recherches sur les ressources naturelles XIX

écosystèmes forestiers tropicaux d'Afrique



ORSTOM — Unesco

Dans cette collection :

I. *Enquête sur les ressources naturelles du continent africain*
I. *A review of the natural resources of the African continent*

II. *Bibliography of African hydrology / Bibliographie hydrologique africaine*, by/par J. Rodier

III. *Carte géologique de l'Afrique (1/5 000 000). Notice explicative / Geological map of Africa (1/5 000 000). Explanatory note*, par/by R. Furon et J. Lombard

IV. *Compte rendu de recherches sur les latérites*, par R. Maignien
IV. *Review of research on laterites*, by R. Maignien

V. *Functioning of terrestrial ecosystems at the primary production level. Proceedings of the Copenhagen symposium / Fonctionnement des écosystèmes terrestres au niveau de la production primaire. Actes du colloque de Copenhague.* Edited by F. E. Eckardt / Texte mis au point par F. E. Eckardt

VI. *Aerial surveys and integrated studies. Proceedings of the Toulouse conference / Exploration aérienne et études intégrées. Actes de la conférence de Toulouse*

VII. *Agroclimatological methods. Proceedings of the Reading symposium / Méthodes agro-climatologiques. Actes du colloque de Reading*

VIII. *Proceedings of the symposium on the granites of West Africa. Ivory Coast, Nigeria, Cameroun / Compte rendu du colloque sur les granites de l'Ouest africain. Côte-d'Ivoire, Nigéria, Cameroun*

IX. *Biologie des sols. Comptes rendus de recherches*
IX. *Soil biology. Reviews of research*

X. *Utilisation et conservation de la biosphère. Actes de la Conférence intergouvernementale d'experts sur les bases scientifiques de l'utilisation rationnelle et de la conservation des ressources de la biosphère, Paris.*
X. *Use and conservation of the biosphere. Proceedings of the intergovernmental conference of experts on the scientific basis for rational use and conservation of the resources of the biosphere, Paris*

XI. *Soils and tropical weathering. Proceedings of the Bandung symposium, 15–23 November 1969*

XII. *Ressources naturelles de l'Asie tropicale humide*
XII. *Natural resources of humid tropical Asia*

XIII. *Computer handling of geographical data*

XIV. *Écosystèmes forestiers tropicaux.* Un rapport sur l'état des connaissances préparé par l'Unesco, le PNUE et la FAO
XIV. *Tropical forest ecosystems.* A state-of-knowledge report prepared by Unesco/UNEP/FAO
XIV. *Ecosistemas de los bosques tropicales.* Informe sobre el estado de los conocimientos preparado por Unesco/PNUMA/FAO. Unesco/CIFCA.

XV. *Review of research on salt-affected soils*, by I. Szabolcs, with a bibliography compiled by G. Varallyay

XVI. *Tropical grazing lands ecosystems.* A state-of-knowledge report prepared by Unesco/UNEP/FAO
XVI. *Écosystèmes pâturés tropicaux.* Un rapport sur l'état des connaissances préparé par l'Unesco, le PNU et la FAO

XVII. *Vegetation map of South America : explanatory notes*

XVIII. *Case studies on desertification*

A paraître :

XX. *The vegetation of Africa*

Écosystèmes forestiers tropicaux d'Afrique

Texte mis au point par F. Fournier
et A. Sasson

Orstom — Unesco

Publié en 1983 par l'ORSTOM et l'Organisation des Nations Unies
pour l'éducation, la science et la culture,
7, place de Fontenoy, 75700 Paris
Imprimé par l'Office de la recherche scientifique et technique outre-mer

Les idées et les opinions exprimées dans cet
ouvrage sont celles des auteurs et ne reflètent pas
nécessairement les vues de l'Unesco.

Les appellations employées dans cette publication
et la présentation des données qui y figurent
n'impliquent de la part de l'Unesco aucune prise de
position quant au statut juridique des pays,
territoires, villes ou zones, ou de leurs autorités,
ni quant à leurs frontières ou limites.

UNESCO : ISBN 92-3-202041-6

ORSTOM : ISBN 2-7099-0681-3

© Unesco : 1983

Préface

Dès sa création, l'Unesco s'est efforcée, dans le cadre de ses programmes de coopération scientifique internationale, d'organiser et de promouvoir les recherches sur les ressources naturelles du monde tropical et de dresser périodiquement le bilan et l'état des connaissances à cet égard. En 1956, alors que le Programme de recherches de l'Unesco sur la zone aride était en plein essor, un programme plus modeste relatif aux recherches sur la zone tropicale humide était lancé. Ces efforts ont montré, outre l'intérêt lié à la synthèse et à la dissémination des résultats des recherches conduites en diverses régions du monde dans les domaines les plus variés, l'utilité des études intégrées permettant un examen interdisciplinaire des projets de mise en valeur fondés sur une véritable connaissance écologique ; on démontrait aussi la liaison indispensable entre les résultats des investigations fondamentales et les nécessités de l'utilisation des terres, où les aspects humains jouent un rôle capital.

Ce souci de l'Unesco de présenter aussi complètement que possible les connaissances relatives aux ressources naturelles s'est manifesté également dans des enquêtes intéressant des régions ou des continents, ainsi qu'en témoignent les ouvrages *Enquête sur les ressources naturelles du continent africain* (1963) et *Ressources naturelles de l'Asie tropicale humide* (1974). Ces études restaient cependant sectorielles, épousant les grandes divisions disciplinaires avec en particulier la séparation classique entre sciences humaines et sciences naturelles. Avec le Programme biologique international, entre 1961 et 1972, un effort incontestable fut fait pour promouvoir les recherches sur la productivité des écosystèmes terrestres et aquatiques en transcendant les frontières disciplinaires, tout au moins en biologie ; l'écologie et ses méthodes se trouvaient ainsi au premier plan des préoccupations de recherche aux niveaux régional et international ; les résultats obtenus furent importants surtout dans les zones tempérées, le monde tropical n'ayant fait l'objet que de travaux ponctuels. Il restait de toutes façons à relier les connaissances acquises sur le fonctionnement des écosystèmes naturels aux diverses modalités de mise en valeur et d'aménagement.

Le temps était alors venu de réfléchir à l'utilisation rationnelle et à la conservation des ressources de la biosphère, et de fonder cette utilisation et cette conservation sur les connaissances scientifiques acquises ou susceptibles d'être recueillies. La Conférence intergouvernementale d'experts sur les bases scientifiques de l'utilisation rationnelle et de la conservation des ressources de la biosphère (Paris, septembre 1968), convoquée par l'Unesco, a constitué un tournant important à cet égard. Cette conférence contribua à faire admettre la relation directe entre le développement économique et social, d'une part, et l'utilisation rationnelle des ressources renouvelables, d'autre part, ainsi qu'à montrer que la conservation de ces ressources devait être considérée comme un élément de leur exploitation correcte et soutenue et non comme un obstacle à cette dernière ; l'idée majeure d'une révision des relations entre l'homme et son environnement, c'est-à-dire avant tout d'une orientation convenable du développement de manière à ne pas compromettre le renouvellement des ressources, se trouvait alors clairement exposée. Elle présidait à l'adoption, en 1970, du Programme intergouvernemental de l'Unesco sur l'homme et la biosphère (MAB). La Conférence de 1968 portait témoignage de la conscience écologique qui se développait à travers le monde et qui requérait au premier chef la poursuite des inventaires, l'extension et la synthèse des connaissances de base. A cet égard, l'Unesco poursuivait activement la préparation et la publication de cartes thématiques concernant l'environnement et ses ressources, exécutées en collaboration avec les institutions compétentes des Nations Unies ; cette action s'accompagnait de la mise au point de méthodologies et de nomenclatures agréées, dont des exemples démonstratifs sont offerts par les cartes continentales de la végétation, la Carte mondiale des sols FAO/Unesco ou les atlas climatiques OMM/Unesco. L'assistance directe aux instituts de recherche, par exemple ceux créés dans le cadre du Programme de recherches sur la zone aride, aux spécialistes des pays en développement, se poursuivit sous des formes diverses en vue d'acquérir les techniques d'inventaires intégrés des ressources naturelles, mais aussi pour mieux relier l'aménagement de celles-ci aux conditions socio-économiques en fonction de la productivité biologique et des contraintes de nature écologique.

Les préoccupations et les diverses activités de l'Unesco en matière de recherches et de synthèse des connaissances sur les ressources naturelles et leur aménagement rationnel devaient être exposées à la Conférence des Nations Unies sur l'environnement (Stockholm, juin 1972), qui a été suivie par la création du Programme des Nations Unies pour l'environnement (PNUE). Ce dernier a accordé, dans le cadre de son rôle de coordination et de stimulation, une priorité à l'étude du fonctionnement des écosystèmes

terrestres en vue de leur gestion satisfaisante ; les terres arides, les terrains de parcours et les pâturages, les forêts et formations boisées tropicales requéraient, dans le plan d'action du PNUE, une attention particulière et une action urgente. A cet égard, la concordance était totale avec les thèmes retenus dans le Programme MAB dont l'objectif est de « préciser, dans les sciences exactes et naturelles et dans les sciences sociales, les bases nécessaires à l'utilisation rationnelle et à la conservation des ressources de la biosphère et à l'amélioration des relations globales entre l'homme et l'environnement, de prévoir les répercussions des actions présentes sur le monde de demain et, par là, de mettre l'homme mieux à même de gérer efficacement les ressources naturelles de la biosphère ». Deux de ces thèmes concernaient particulièrement le monde tropical :

1. Effets écologiques du développement des activités humaines sur les écosystèmes des forêts tropicales et subtropicales (Projet 1 du MAB).
2. Impact des activités humaines et des méthodes d'utilisation des terres à pâturage : savanes, prairies (des régions tempérées aux régions arides) (Projet 3 du MAB).

L'initiative commune de l'Unesco et du PNUE d'élaborer un rapport sur l'état des connaissances concernant les écosystèmes forestiers tropicaux du monde était alors une démarche naturelle conforme au souci de faire le point de ces connaissances afin de mieux guider les recherches indispensables à la gestion satisfaisante de ces écosystèmes et de contribuer à la formation des spécialistes dans les domaines scientifiques variés en cause. Cette initiative, si elle ressort des priorités accordées par l'Unesco et le PNUE dans leurs programmes respectifs aux écosystèmes forestiers tropicaux, est pour l'Unesco une autre occasion de manifester sa préoccupation de synthèse et de diffusion des connaissances, et de fait ce rapport sur les forêts tropicales tentait de résumer les résultats des recherches conduites durant les deux dernières décennies, de souligner les lacunes existantes et de tracer les orientations des futures investigations. Il s'agissait donc avant tout d'un instrument d'action, même s'il offre à tous ceux qui sont préoccupés de savoir et d'enseigner une documentation et une information précieuses.

Ce Rapport a été publié en 1978 dans sa version anglaise et en 1979 dans sa version française, dans la collection *Recherches sur les ressources naturelles* (volume XIV). Un ouvrage comparable concernant les écosystèmes pâturés tropicaux a été également publié en 1979 (version anglaise) et 1980 (version française) dans la même collection (volume XVI).

L'élaboration du Rapport mondial avait représenté une opération complexe qui avait fait appel à la compétence de nombreux spécialistes dans les régions tropicales et hors de celles-ci ; elle avait aussi nécessité la précieuse contribution des institutions spécialisées du système des Nations Unies, en particulier de la FAO, avec laquelle l'Unesco conduit au demeurant plusieurs de ses actions dans le cadre du MAB. Sa mise au point rédactionnelle, les nombreuses révisions qu'elle avait nécessitées et surtout la présentation d'un ouvrage aussi homogène que possible, avaient été réalisées par A. Sasson (Division des sciences écologiques, Unesco).

La volumineuse documentation recueillie au niveau régional pour l'élaboration de l'ouvrage mondial justifiait la tentative de réaliser une synthèse des connaissances au niveau d'une région comme l'Afrique, pour laquelle les contributions faites par les chercheurs et les spécialistes du Centre technique forestier tropical (CTFT) et de l'Office de la recherche scientifique et technique outre-mer (ORSTOM) de France, ainsi que de la Land Resources Division du Royaume-Uni, avaient été particulièrement riches d'informations. C'est pourquoi cet ouvrage sur les *Ecosystèmes forestiers tropicaux d'Afrique* s'inspire, d'une part, très largement de la synthèse mondiale, et intègre, d'autre part, des contributions particulières aux régions tropicales d'Afrique.

L'Office de la recherche scientifique et technique outre-mer (ORSTOM) a une longue tradition de recherche dans le monde tropical, en particulier dans les zones forestières d'Afrique. Créé il y a presque 40 ans, ses actions de recherche, qui répondent aux besoins des pays en développement, comprennent :

des recherches de base, le plus souvent à long terme, en vue de comprendre les mécanismes fondamentaux de la biosphère ;
des recherches plus nettement orientées vers un objectif de développement ;
des recherches d'accompagnement, indispensables à la réussite d'un projet de développement.

L'Office attache par ailleurs une importance particulière à la formation des spécialistes indispensables à la mise en œuvre de ces recherches.

L'excellente collaboration entre l'Unesco, en particulier sa Division des sciences écologiques, et l'ORSTOM, a donc permis la réalisation de cet ouvrage, dont l'édition a été faite par F. Fournier (ORSTOM) et A. Sasson (Unesco).

Table des matières

Remerciements 9
Avant-propos 11

Première partie *Description, fonctionnement et évolution des écosystèmes forestiers tropicaux*
1. Inventaire et prospection : activités internationales 15
2. Les forêts tropicales et la biosphère 32
3. Paléogéographie et paléoclimatologie 61
4. Floristique et typologie 77
5. Organisation 102
6. Paléogéographie et autécologie animales 137
7. Les populations animales 149
8. La forêt naturelle : biologie, régénération et croissance des arbres 162
9. Successions secondaires 198
10. Production primaire brute et nette, paramètres de croissance 216
11. Production secondaire 229
12. Bilan hydrique et les sols 236
13. Décomposition et cycles biogéochimiques 259
14. Ravageurs et phytopathologie des forêts et des plantations 276

Deuxième partie *Les hommes et les types d'exploitation des écosystèmes forestiers tropicaux*
Introduction 297
15. Démographie 299
16. Nutrition 313
17. Santé et épidémiologie 325
18. Adaptation humaine et condition physique 345
19. Populations, civilisations et sociétés humaines 351
Première partie : Les densités de population 351
Deuxième partie : Civilisation et sociétés 373
Les types d'utilisation 386
Conservation et développement 440

Remerciements

L'Unesco et l'ORSTOM expriment leur profonde gratitude aux spécialistes dont les noms suivent et dont les contributions ont permis l'élaboration de cet ouvrage sur les *Écosystèmes forestiers tropicaux d'Afrique* (le nombre précédant le ou les noms se réfère au chapitre pour lequel la contribution a été faite. L'Unesco et l'ORSTOM expriment également leur reconnaissance aux différents consultants qui avaient contribué à la préparation de l'ouvrage sur les *Écosystèmes forestiers tropicaux* (Unesco, 1979).

1. M. R. CATINOT (ancien directeur du), Centre technique forestier tropical (CTFT), rue de l'Église, 63450 St-Amant-Tallende, France.
   M. R. G. FONTAINE (ancien directeur de la), Division des ressources forestières de la FAO, via Lidia 73, Rome, Italie.
   M. J. P. LANLY, Division des ressources forestières de la FAO, via delle Terme di Caracalla, Rome, 00100, Italie.

2. Prof. E. F. BRÜNIG, Institut für Weltforstwirtschaft, Bundesforschungsanstalt für Forst und Holzwirtschaft, Leuschnerstrasse 91, 2050 Hamburg 80, République fédérale d'Allemagne.

3. Prof. D. A. LIVINGSTONE, Department of Zoology, Duke University, Durham, North Carolina 27706, États-Unis d'Amérique.

4. M. R. CATINOT
   Dr R. M. LAWTON, Land Resources Division, Ministry of Overseas Development, Tolworth Tower, Surbiton, Surrey KT6 7DY, Royaume-Uni.
   Dr R. LETOUZEY, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

5. M. F. HALLÉ, Institut de Botanique, Université des sciences et techniques du Languedoc, 163, rue A.-Broussonet, 34000 Montpellier, France.
   Dr R. A. A. OLDEMAN, Department of Sylviculture, Wageningen Agricultural Unit, Gen. Foulkesweg, P.O. Box 345, 6700 Att Wageningen, The Netherlands.
   Dr B. ROLLET, 7, villa Cœur-de-Vey, 75014 Paris, France.

6. M. J. GRY, Services scientifiques centraux de l'ORSTOM, 70-74, route d'Aulnay, 93140 Bondy, France.
   Prof. G. H. ORIANS, University of Washington, Department of Zoology, Seattle, Washington 98.195, États-Unis d'Amérique.

7. M. J. GRY
   Prof. O. J. SEXTON, Washington University, Department of Biology, St Louis, Missouri 63.130, États-Unis d'Amérique.

8. Dr P. S. ASHTON, University of Aberdeen, Department of Botany, St Machar Drive, Aberdeen AB9 2UD, Royaume-Uni.
   M. J. L. GUILLAUMET, Centre ORSTOM de Manaus, B. P. 478, CEP, 69000 Manaus, Brésil Am.
   Dr R. M. LAWTON.

9. M. R. CATINOT
   M. R. G. FONTAINE
   M. J. L. GUILLAUMET.

10 et 11. Dr F. G. GOLLEY, Institute of Ecology, The Rockhouse, University of Georgia, Athens, Georgia 30602, États-Unis d'Amérique.
   M. C. HUTTEL, Mission ORSTOM en Équateur, Apartado 6596 CCI, Quito, Équateur.
   Prof. G. LEMEE, Université de Paris XI, Laboratoire d'Écologie, Faculté des Sciences, 15, rue Georges-Clémenceau, 91405 Orsay, France.

12. M. R. BOULET, Mission ORSTOM de Cayenne, B. P. 165, 97301, Cayenne, Guyane.
   Dr F. FOURNIER, Consultant, Division des sciences écologiques, Unesco, Place de Fontenoy, 75007 Paris, France.
   M. C. HUTTEL
   Dr E. ROOSE, ORSTOM, 24, rue Bayard, 75008, Paris, France.
   M. J. F. TURENNE, Centre ORSTOM des Antilles, B.P. 81, Fort de France, Martinique.

13. Mme F. BERNHARD-REVERSAT, Centre ORSTOM de Dakar, Laboratoire de Botanique, B.P. 1386, Dakar, Sénégal.

14. Dr B. GRAY, P.O. Box 61, Beerwah, Queensland 4519, Australie.
   M. J. GRY.

15. Dr P. KUNSTADTER, East West Population Institute, 1777, East-West Road, Honolulu, Hawaii 96822, États-Unis d'Amérique.
   M. J. PODLEWSKI, 34890 Agel, France.

16. Dr J. V. G. A. DURNIN, Institute of Physiology, University of Glasgow, Glasgow, Royaume-Uni.
   Mme D. FRONTIER, Centre ORSTOM des Antilles, B.P. 81, Fort de France, Martinique.

17. Dr J. MOUCHET, ORSTOM, Services scientifiques centraux, 70-74 route d'Aulnay, 93140 Bondy, France.

18. Dr O. G. EDHOLM, School of Environmental Studies, University College of London, Gower Street, London WC1E 6BT, Royaume-Uni.

19. Prof. J. BARRAU, Laboratoire d'ethnobotanique, Museum national d'histoire naturelle, 57, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05, France.
   Prof. P. GOUROU, 13, Place Constantin-Meunier, 1180 Bruxelles, Belgique.

Prof. G. SAUTTER, Département de géographie, Université de Paris I, 12, Place du Panthéon, 75231 Paris Cedex 05, France.

20. M. R. CATINOT
M. R. G. FONTAINE
Prof. D. J. GREENLAND, Deputy Director General, International Rice Research Institute, P.O. Box 933, Manila, Philippines.

M. GROULEZ, Centre technique forestier tropical (CTFT), 45*bis*, avenue de la Belle-Gabrielle, 94130 Nogent-sur-Marne, France.
Dr R. M. LAWTON.

21. M. R. CATINOT
M. R. G. FONTAINE.

Avant-propos

Les forêts et les formations boisées représentent dans la plupart des régions humides et subhumides du monde tropical le type de végétation naturel. Leur importance est grande pour diverses raisons, la moindre n'étant pas la satisfaction des besoins en bois et en produits alimentaires ; elles jouent aussi un rôle essentiel sur le plan mésologique, économique et socio-culturel. Pour nombre de pays africains, l'utilisation rationnelle des ressources offertes par les forêts tropicales et la mise en valeur des zones rurales auxquelles elles correspondent sont au cœur des programmes et des politiques de développement national. L'un des aspects de ces programmes et politiques consiste à rechercher des techniques de sylviculture et de reboisement perfectionnées ainsi qu'à trouver les moyens de mieux utiliser les bois feuillus tropicaux, qui comprennent notamment leur commercialisation et la fabrication de pâte à papier. Un autre aspect concerne la transformation des forêts tropicales en plantations arborées et en exploitations agricoles mixtes, au niveau du village et sous rendement soutenu.

On a enregistré des progrès dans ces domaines dans quelques cas. Mais, dans la plupart d'entre eux, on manque de données scientifiques sur lesquelles fonder une mise en valeur optimale, ou tout au moins de données utilisables facilement. On ressent le besoin d'informations plus nombreuses sur la nature et la disponibilité des ressources offertes par les écosystèmes terrestres, ainsi que sur les contraintes d'ordre écologique et social relatives à une modification des formes d'utilisation des terres et à l'accroissement de la productivité sur la base d'un rendement soutenu. On manque en particulier d'informations judicieuses sur les conséquences écologiques et sociales des diverses alternatives d'aménagement du territoire et des modalités de gestion dans des situations particulières.

On doit, en même temps, faire un meilleur usage des données existantes sur les écosystèmes forestiers tropicaux. Il convient en effet de trouver les mécanismes d'un échange rapide et efficace de ces données ainsi que les moyens de les inclure en temps opportun dans le processus de la prise de décision. De tels mécanismes doivent surtout se réaliser aux niveaux local et national, car c'est à ces niveaux qu'on doit résoudre les problèmes de l'exploitation des ressources et de l'aménagement des écosystèmes.

On doit, en outre, encourager la synthèse et les échanges d'information entre pays présentant des conditions biogéographiques voisines et des problèmes socio-économiques et d'aménagement comparables, si l'on souhaite mieux tirer parti des connaissances existantes. C'est dans ce domaine que se situe le rôle traditionnel des organisations internationales, qui ont en effet une tâche particulière à accomplir. C'est pour cela que l'Unesco, le PNUE et la FAO avaient coopéré pour rassembler et synthétiser les connaissances relatives aux écosystèmes forestiers tropicaux du monde en un seul volume. L'ouvrage réalisé par l'Unesco et l'ORSTOM pour l'Afrique a tiré profit de cette synthèse mondiale, mais il a fait également appel à d'autres organisations gouvernementales, ainsi qu'au concours de plusieurs spécialistes.

Cet ouvrage a pour but de présenter un résumé clair des connaissances relatives à la structure, au fonctionnement et à l'évolution des écosystèmes forestiers tropicaux d'Afrique ainsi qu'aux populations humaines qui vivent au sein et autour de ces écosystèmes. On y trouve également la description des principaux types d'exploitation par l'homme de ces écosystèmes. Il tâche, en outre, d'indiquer les lacunes existant dans ces connaissances, de présenter les recommandations pour les recherches à entreprendre, de signaler les méthodes s'appliquant aux recherches orientées vers la solution des problèmes. Il décrit des exemples de gestion des terres et des ressources, les raisons des échecs et des succès dans certaines situations particulières sont passées en revue, de manière à dégager l'orientation nécessaire des politiques de mise en valeur et d'aménagement.

Même un ouvrage aussi volumineux ne peut être exhaustif, ni encyclopédique. Les faits essentiels ont été résumés dans les domaines de l'aménagement. de la commercialisation des bois tropicaux et du développement économique.

Cet ouvrage traite avant tout des pluviisylves sempervirentes de plaine des régions tropicales humides, mais d'autres types d'écosystèmes forestiers tropicaux humides denses sont passés en revue chaque fois que cela a paru utile : c'est le cas des forêts semi-caducifoliées ou caducifoliées humides. En dehors d'une étude de cas sur le miombo, les forêts tropicales sèches denses ou claires ne sont pas traitées.

L'ouvrage comprend trois parties. La première partie résume les travaux des biologistes et des spécialistes des sciences naturelles. Quatorze chapitres traitent en effet de la description, du fonctionnement et de l'évolution des écosystèmes, intacts ou manipulés : composition floristique et faunistique, structure, biomasse, pro-

ductivité primaire et secondaire, bilans hydriques, cycles biogéochimiques, flux d'énergie, stabilité, interactions, successions, croissance, régénération, ravageurs et pathologie. On trouvera dans certains chapitres des données comparables sur les agroécosystèmes et les plantations qui ont été substitués aux forêts dans bien des régions de plaine.

La seconde partie intéresse davantage les démographes, les anthropologues culturels, les ethnologues et d'autres spécialistes des sciences humaines, ainsi que les aménagistes et les planificateurs. Cette partie traite en effet de la biologie humaine et des caractéristiques socioculturelles des populations vivant au sein et autour de ces écosystèmes forestiers tropicaux ainsi que des modes d'exploitation et d'aménagement. Dans plusieurs chapitres, on souligne le rôle que peut jouer dans la mise au point des nouveaux instruments d'aménagement, la connaissance des techniques traditionnelles d'exploitation des ressources employées par les populations locales. On insiste également sur la relation existant entre les modes traditionnels d'utilisation des terres et les systèmes sociaux correspondants, d'une part, les contraintes de nature écologique des milieux vivant et physique dans lesquels ils se déroulent, d'autre part.

La seconde partie de l'ouvrage se termine par un exposé des politiques de préservation et de protection, d'aménagement et de mise en valeur des forêts, en soulignant leur rapport avec les connaissances scientifiques et techniques ainsi qu'avec les considérations d'ordre économique.

La troisième partie comprend des études de cas qui décrivent des écosystèmes forestiers tropicaux, de plusieurs points de vue (recherches fondamentales de nature écologique ou expériences d'exploitation et d'aménagement), afin d'illustrer les types et les orientations des travaux de recherche.

Comme dans tout ouvrage collectif, on pourra constater des différences entre les chapitres, au niveau du volume et du détail avec lequel les connaissances sont présentées. On a tâché de conférer à chaque chapitre une certaine autonomie, en vue d'aider le spécialiste, mais un effort a été fait pour le situer dans le cadre des exigences de l'ouvrage. Chaque chapitre se termine par une conclusion concise, la liste des lacunes dans nos connaissances, les recommandations relatives aux recherches à entreprendre, et par une bibliographie sélective. Dans le cas de plusieurs chapitres, les références importantes sont signalées par un astérisque ; l'absence d'astérisques dans d'autres listes bibliographiques signifie que celles-ci sont déjà très sélectives ; en outre, on a souvent ajouté dans celles-ci des références non citées dans le texte : il s'agit de références générales présentant un intérêt documentaire.

Il est permis d'espérer que cet ouvrage fournira, pendant un certain nombre d'années, à tous ceux qui s'intéressent aux écosystèmes forestiers tropicaux d'Afrique, un matériau de référence où l'on trouvera des faits et des idées. En particulier, il pourra rendre service à ceux qui sont chargés de l'élaboration et de la conduite des programmes de recherches et d'aménagement. Il pourra enfin contribuer à la réalisation d'activités diverses, sur les plans national et régional, dans les domaines de la formation, de l'éducation et des échanges d'information.

Première partie

Description, fonctionnement et évolution des écosystèmes forestiers tropicaux

1 Inventaire et prospection : activités internationales

Introduction

Surfaces occupées
- Inventaire forestier mondial de la FAO
- Projet FAO/PNUE de surveillance continue de la couverture forestière tropicale
- Projet pilote pour la surveillance continue de la couverture forestière tropicale
- Inventaires forestiers nationaux

Synthèses cartographiques
- Critères et classifications adoptés
- Essais de synthèse cartographique

Utilisation des techniques de télédétection pour la surveillance continue des forêts tropicales
- Surveillance continue des forêts tropicales par les photographies aériennes conventionnelles
- Surveillance continue des forêts tropicales par les techniques nouvelles de télédétection
  - Nouvelles techniques de télédétection
  - Application des techniques nouvelles à la surveillance continue des forêts tropicales

Un système de traitement des données d'inventaire forestier pour les pays tropicaux
- Introduction
- Brève revue de l'état actuel des systèmes de traitement électronique des données (TED) pour les inventaires forestiers
- Particularités essentielles d'un système de TED pour les inventaires forestiers tropicaux
- Schéma du système FAO de TED

Conclusions : les recherches nécessaires et les priorités

Bibliographie

Introduction

La détermination de la surface et du capital sur pied des forêts d'Afrique comme du monde a fait l'objet d'un intérêt continu depuis le début du siècle, aussi bien en raison de leur signification pour l'estimation des potentialités en matières premières que comme éléments stabilisateurs de la biosphère. C'est pourquoi cette question a retenu l'attention de la Conférence des Nations Unies sur l'environnement, réunie à Stockholm en 1972 et qu'une recommandation a été faite à son sujet. Toutefois le Secrétariat du PNUE, compte tenu des moyens importants exigés pour une surveillance continue des forêts du monde, a limité ses propositions à la forêt tropicale qui est particulièrement menacée actuellement, par suite des mises en culture accélérées, du surpâturage, des exploitations forestières intensives et du développement de l'infrastructure routière. Une autre justification pourrait se trouver également dans l'intérêt porté actuellement aux climats tropicaux et dans les corrélations possibles à établir entre les changements climatiques et la régression des surfaces boisées.

Les tendances actuelles concernant la diminution de la surface boisée tropicale en qualité et quantité se traduisent par des nombres éloquents. Dans une province du Venezuela, Veillon (Hamilton, 1976) a constaté que le taux de boisement était passé de 56 % en 1956 à 37 % en 1970. En Indonésie, plus des deux tiers des concessions d'exploitation forestière ont été accordés dans les dix dernières années et sur les 40 millions d'hectares de forêts exploitables, 12,5 millions sont en exploitation, 4 millions sont en cours de concession et 10 millions sont l'objet d'inventaires pour de futures concessions.

Il n'est pas question bien sûr de conserver à tout prix pour des raisons sentimentales les forêts existantes et de s'opposer aux transformations sylvicoles, agricoles ou pastorales nécessaires au développement économique et social des pays dont le taux de boisement est encore relativement élevé. Le but de la conservation des forêts, c'est-à-dire de leur utilisation rationnelle, est bien la satisfaction des besoins des hommes. Mais il s'agit simplement d'attirer l'attention sur la nécessité de maintenir boisées aussi bien les surfaces nécessaires au ravitaillement des industries et à la stabilité du milieu que les surfaces où les études écologiques et économiques ont montré que les transformations agricoles ou pastorales n'étaient pas rentables à long terme.

Il convient aussi de souligner que les méthodes et techniques d'inventaire auxquelles on se réfère font état des utilisations les plus répandues actuellement, c'est-à-dire sous forme de bois d'œuvre, d'industrie et de chauffage. Des idées nouvelles, par exemple, sur l'utilisation complète de l'arbre, des racines jusqu'aux feuilles, ou sur l' « ingénierie des matériaux », pourraient changer les modalités de l'inventaire.

Inventaire et synthèses cartographiques soulèvent des problèmes de définitions des forêts en cause. Il s'agira ici surtout des forêts tropicales humides sans saison sèche marquée, notamment les pluviisylves et les forêts denses humides semi-caducifoliées, mais les forêts claires et les savanes boisées sont exclues. Ce chapitre déborde un peu le cadre de cette définition et traite les forêts tropicales dans leur ensemble pour tenir compte des projets internationaux en cours qui ne se limitent pas aux forêts denses humides, mais concernent les forêts entre les deux tropiques, avec quelques ajustements concernant certains pays situés sur chaque tropique. Bien que cet ouvrage porte plus particulièrement attention aux écosystèmes forestiers tropicaux d'Afrique, il a été choisi de replacer les efforts faits dans ce Continent parmi les efforts accomplis sur le plan international. En conséquence ce chapitre traite surtout des efforts faits depuis la deuxième guerre mondiale, notamment par la FAO et le PNUE, pour mieux faire connaître la couverture forestière, grâce à une surveillance continue des forêts tropicales. On examinera ensuite les synthèses cartographiques en cours au niveau mondial notamment par l'Unesco, mais aussi au niveau des régions et sous-régions qui peuvent compléter utilement les inventaires en localisant les types de forêts et en permettant des comparaisons utiles. Pour la synthèse cartographique, la classification est extrêmement importante. Mais la synthèse des différents facteurs du milieu se heurte à des problèmes de méthodologie et à l'absence de données disponibles. Des critères physionomiques et structurels pourraient servir à définir de grandes zones à l'intérieur desquelles on effectuera une stratification écologique plus poussée.

On examinera également l'utilisation des techniques de télédétection pour la surveillance continue des forêts tropicales, aussi bien par la photographie aérienne que par les techniques nouvelles de télédétection qui sont essentiellement la photographie aérienne radar (par exemple, le dispositif radar SLAR) ainsi que les photographies prises dans le spectre visible et dans le proche infrarouge à partir de satellites.

Enfin, il sera fait mention des efforts faits pour réaliser des programmes types de traitement des données de l'inventaire forestier et faciliter l'éducation et la formation dans ce domaine.

Surfaces occupées

On a essayé à plusieurs reprises, vers la fin du siècle dernier et avant la première guerre mondiale, d'évaluer les ressources forestières du monde, y compris celles des forêts tropicales, en particulier lors des congrès forestiers ou d'autres événements universels. C'est ainsi qu'en 1900, lors de l'Exposition universelle de Paris, on tâcha d'évaluer ces ressources par rapport aux besoins d'alors et du futur. Mais la première tentative d'évaluation détaillée fut faite peu après la première guerre mondiale par Sparhawk (FAO, 1963) aux États-Unis d'Amérique; les résultats de cette enquête furent publiés en 1922 et ils servirent de termes de référence entre les deux guerres. En 1928 et 1931, les Finlandais Illevesallo et Javala (FAO, 1963) firent de nouvelles recherches, tandis qu'en 1930 le Suédois Streyffert (FAO, 1963) publiait une importante étude sur les ressources mondiales en conifères et qu'en 1956 l'American Geographical Society faisait paraître l'ouvrage *World geography of forest resources.* Entre-temps, l'Institut international de l'agriculture de Rome publiait les renseignements annuels fournis par les gouvernements entre 1933 et 1938. En 1946, l'information disponible sur le couvert forestier était résumée dans un rapport présenté à la deuxième session de la Conférence de la FAO et qui avait pour titre *Foresterie et produits forestiers — situation mondiale, 1937-1946.* La même année, sir Hugh Watson (Royaume-Uni) fit paraître dans le *(British) Empire forestry handbook* une étude analogue exécutée indépendamment. Ces travaux furent réalisés à partir de rapports nationaux, de publications, de questionnaires remplis à l'occasion de missions et d'échanges de correspondance.

Inventaire forestier mondial de la FAO

Lors de la première session de la Conférence de la FAO, en 1945, on recommanda d'entreprendre dès que possible un inventaire forestier mondial. Ce dernier fut réalisé en 1947-1948 et les résultats en furent publiés en 1948 dans le rapport de la FAO intitulé *Ressources forestières du monde.* En 1951, lors de la sixième session de la Conférence de la FAO, on recommanda de publier tous les cinq ans les informations relatives aux ressources forestières de tous les pays du monde; c'est ainsi que parurent en 1953, 1958 et 1963 des inventaires forestiers mondiaux de la FAO. Ces derniers étaient basés sur les réponses des services nationaux; en l'absence d'informations ou lorsque celles-ci étaient insuffisantes, on procédait à une évaluation aussi satisfaisante que possible. La FAO publia, en liaison avec les commissions économiques régionales des Nations Unies, durant cette même période, des études régionales sur les tendances et les perspectives du marché du bois, où l'on faisait l'analyse des ressources disponibles et de la demande prévisible. Toutes ces études furent mises à jour et résumées dans un numéro spécial de la revue *Unasylva* (FAO, 1966).

Si les inventaires forestiers mondiaux de la FAO furent largement utilisés dans l'analyse des tendances et des possibilités des ressources forestières du monde ainsi que dans la définition d'orientations générales pour les politiques forestières régionales, ils n'ont pu servir à la formulation d'une politique forestière et de l'aménagement forestier, aux niveaux régional, national et local. On a mis en outre en cause la valeur de la méthode de collecte des renseignements par un questionnaire, reposant sur des définitions (territoire forestier, plans d'aménagement, capital sur pied, accrois-

sement, etc.) interprétées différemment par les gouvernements. De fait, comme ces inventaires sont avant tout basés sur les données fournies par les pays, leur précision et leur sûreté sont fonction de la qualité des informations transmises. La FAO a alors envisagé une autre méthode de nature régionale, c'est-à-dire que les efforts d'inventaire devaient être poursuivis de façon continue dans une série de régions. L'inventaire forestier mondial qui fut entrepris en 1968 devait alors concerner une région à la fois, et en cinq ans on devait avoir couvert le monde. On abandonna néanmoins cette procédure de questionnaires régionaux. Entre-temps, on examina une méthode cartographique, réalisant la synthèse entre des cartes de la végétation et des inventaires locaux détaillés, tandis qu'un projet pilote portant sur l'étude des ressources forestières de l'Afrique était effectué par Persson (1975), qui pouvait servir à mettre au point une nouvelle méthode d'évaluation des ressources forestières dans les pays tropicaux. Une telle méthode peut être ainsi résumée : identification de l'information disponible; élaboration de tableaux statistiques concernant les principaux paramètres, comme, par exemple, les surfaces forestières, le mode de propriété, les plans de gestion ou d'aménagement, etc.; préparation de cartes pour chaque pays forestier important. De telles cartes devaient indiquer, dans toute la mesure possible, la localisation des forêts, les types de formations forestières, les régions inventoriées, les ressources forestières, les zones exploitées et concédées à l'exploitation, le réseau de communications et de transport, les plantations, etc.

Projet FAO/PNUE de surveillance continue de la couverture forestière tropicale

Les difficultés qui viennent d'être soulignées amenèrent la FAO à présenter à la Conférence des Nations Unies sur l'environnement (Stockholm, 1972) une proposition d'un Programme d'évaluation de la couverture forestière mondiale, avec pour objectif essentiel de réaliser une surveillance continue de cette couverture forestière. La conférence appuya cette proposition et, par la suite, le PNUE demanda à la FAO de préparer un projet dans ce sens pour les forêts tropicales, car les menaces qui pèsent sur ces dernières sont plus graves qu'ailleurs. Ce projet devait être considéré dans le cadre du système de surveillance continue de l'environnement (GEMS), avec pour objectifs :

D'obtenir des informations sur l'état présent de la couverture de chaque type de formation forestière et de chaque catégorie de forêt exploitée, pour chaque pays tropical considéré dans son ensemble ou pour certaines de ses parties;

De déterminer les modifications de nature qualitative et quantitative intervenues dans la couverture forestière tropicale durant les vingt dernières années, et qui sont susceptibles d'avoir un effet notable sur la stabilité de la biosphère (par exemple, sur l'équilibre thermique à la surface de la terre);

De faire des propositions sur une évaluation périodique de la surface boisée et, par conséquent, des changements concernant cette surface dans les régions tropicales.

Un tel projet doit être également replacé dans le cadre des activités de la FAO de surveillance des ressources naturelles (eaux, sols, végétation, pêcheries, etc.). Une liaison étroite est en outre envisagée avec l'Unesco, en particulier le Projet 1 du Programme sur l'homme et la biosphère (MAB) concernant les « Effets écologiques du développement des activités humaines sur les écosystèmes des forêts tropicales et subtropicales », ainsi que les travaux de cartographie de la végétation à petite échelle. Les considérations suivantes furent soulignées :

Les changements affectant la couverture forestière représentaient les résultats attendus les plus importants du projet; comme l'erreur relative à leur évaluation pourrait être supérieure à celle concernant la superficie boisée à une période donnée, il est indispensable de procéder à des mesures objectives et de ne pas se fier uniquement à des questionnaires;

Sur le plan statistique, la méthodologie de l'inventaire forestier continu (CFI) doit être utilisée;

La stratification comprendrait une classification des formes d'utilisation des terres; on a fait référence à ce propos à la récente classification de la végétation de l'Unesco;

Les techniques de télédétection devraient être utilisées, y compris l'étude approfondie de vues à très petite échelle (prises par des satellites) de l'ensemble de la couverture végétale tropicale (première phase), complétée par une évaluation détaillée et une analyse des changements affectant la couverture végétale dans des zones menacées (deuxième phase).

Le tableau 1 récapitule les superficies territoriales, les surfaces boisées et les effectifs des populations des principaux pays tropicaux, d'après les informations réunies par la FAO. On a également tâché d'évaluer pour quelques pays d'Afrique, d'Asie et d'Amérique tropicale les surfaces relatives aux forêts denses humides et de subdiviser ces dernières en forêts sempervirentes et en forêts semi-caducifoliées (tableau 2).

D'après une évaluation faite par la FAO (1976), les forêts tropicales humides couvrent près de 935 millions d'hectares, tandis que la zone correspondant à ce climax forestier est égale à 1 234 millions d'hectares environ.

Projet pilote pour la surveillance continue de la couverture forestière tropicale

Un projet pilote pour la surveillance continue de la couverture forestière tropicale a été inclus dans les activités du PNUE et se rattache à la surveillance de l'environnement (Programme Vigie) et en particulier au GEMS.

Le but principal du projet est de réaliser dans quatre pays voisins d'Afrique tropicale (Togo, Bénin, Nigeria et République-Unie du Cameroun) la surveillance de la couverture forestière, afin :

De réunir pour ces quatre pays des données sur l'état présent de la couverture forestière ainsi que sur les changements d'ordre qualitatif et quantitatif affectant cette couverture dans certaines régions critiques;

D'affiner, de tester et de corriger éventuellement la méthodologie générale présentée dans un projet antérieur, lors de son application concrète à ces pays;

De préparer l'extension du projet à l'ensemble des régions tropicales et subtropicales d'Afrique ainsi qu'à l'Asie et l'Amérique latine.

Le choix de ces quatre pays africains est dû essentiellement à l'existence d'activités semblables conduites par les Nations Unies et à la similitude des conditions écologiques.

TABLEAU 1. Superficie territoriale, surface boisée et population des pays tropicaux[a]

I. AFRIQUE

Pays	Superficie totale : ensemble du pays ou partie en zone tropicale (en milliers de km²)	Surface de forêts denses, claires et de formations buissonneuses (en milliers de km²)	Population en milliers	Densité (hab./km²)	Pourcentage de la population urbaine
Angola	1 250	430	5 670	5	
Bénin	110	50	2 870	26	15
Botswana	400	20	500	1	4
Burundi	30	—	3 400	113	3
Congo	340	200	980	3	26
Côte-d'Ivoire	320	170	4 530	14	?
Empire centrafricain	620	400	1 670	3	27
Éthiopie	1 220	740	25 930	21	10
Gabon	270	200	500	2	32
Gambie	10	—	380	38	15
Ghana	240	190	9 090	38	33
Guinée	250	200	4 110	16	12
Guinée-Bissau	40	—	630	16	?
Guinée équatoriale	30	20	290	15	?
Haute-Volta	270	50	5 610	21	?
Kenya	580	90	12 070	21	10
Libéria	110	80	1 620	15	26
Madagascar	590	360	6 900	12	15
Malawi	120	20	4 670	39	10
Mali	1 240	150	5 260	4	15
Maurice	20	20	850	43	?
Mauritanie	1 170	—	800	1	?
Mozambique	780	40	8 230	11	?
Niger	1 270	—	4 210	3	10
Nigéria	920	310	58 020	63	10
Ouganda	240	30	10 460	44	8
Rép.-Unie du Cameroun	480	300	5 950	12	20
Rép.-Unie de Tanzanie	950	700	14 000	15	10
Rhodésie	390	220	5 690	15	20
Rwanda	30	—	3 900	130	5
Sénégal	200	120	4 120	21	26
Sierra-Leone	70	70	2 630	38	?
Somalie	640	360	2 940	5	?
Soudan	2 510	130	16 490	7	12
Tchad	1 280	50	3 790	3	8
Togo	60	50	2 070	35	15
Zaïre	2 350	1 200	22 860	10	18
Zambie	750	370	4 420	6	30
Total	22 150	7 340	267 110		

a. Données extraites du rapport FAO/PNUE sur la présentation d'un projet de surveillance continue de la couverture forestière tropicale (FAO, 1975).

II. AMÉRIQUE CENTRALE ET DU SUD

Pays	Superficie totale : ensemble du pays ou partie en zone tropicale (en milliers de km²)	Surface de forêts denses, claires et de formations buissonneuses (en milliers de km²)	Population (en milliers)	Densité (hab./km²)	Pourcentage de la population urbaine
Belize	20	20	120	6	?
Bolivie	1 100	450	5 190	5	35
Brésil	7 900	4 660	90 000	11	55
Colombie	1 140	650	22 490	20	53
Costa Rica	50	40	1 840	37	35
Cuba	110	20	8 750	80	60
Équateur	280	220	6 510	23	60
Guatemala	110	70	5 600	51	34
Guyana	210	190	750	4	30
Guyane française	90	70	50	1	80
Haïti	30	—	5 670	169	20
Honduras	110	70	2 690	24	32
Jamaïque	10	—	1 930	193	37
Mexique	850	160	25 000	29	60
Nicaragua	150	70	1 990	13	45
Panamá	80	50	1 520	19	48
Paraguay	200	150	1 200	6	36
Pérou	1 290	700	14 460	11	53
Porto Rico	10	—	2 810	281	?
République dominicaine	50	20	4 300	86	40
Salvador	20	—	3 760	188	40
Suriname	160	120	410	3	80
Trinité-et-Tobago	10	—	1 040	104	20
Venezuela	910	480	10 970	12	72
Total	14 890	8 210	218 450		

III. ASIE, OCÉANIE (p.p.)

Pays	Superficie totale : ensemble du pays ou partie en zone tropicale (en milliers de km²)	Surface de forêts denses, claires et de formations buissonneuses (en milliers de km²)	Population (en milliers)	Densité (hab./km²)	Pourcentage de la population urbaine
Australie	2 500	150	2 000	1	83
Birmanie	470	270	9 000	19	20
Brunei	10	10	100	10	16
Inde	1 720	470	300 000	174	20
Indonésie	1 900	1 220	121 300	64	18
Kampuchéa démocratique	180	130	6 700	37	15
Malaisie	340	240	10 800	32	29 (Ouest) 16 (Est)
Papouasie - Nouvelle-Guinée	480	330	1 700	35	?
Philippines	300	180	39 040	130	32
Rép. démocratique populaire du Laos	240	150	3 110	13	15
Rép. socialiste du Viet Nam	330	140	41 390	125	20-30
Sri Lanka	70	40	13 030	186	20
Thaïlande	510	310	36 290	71	20
Total	9 050	3 600	584 460		

IV. RÉSUMÉ

Région	Superficie totale (en milliers de km²)	Pourcentage	Forêts denses, claires et formations buissonneuses (en milliers de km²)	Pourcentage	Forêts denses (en milliers de km²)	Pourcentage de forêts denses	Population	Pourcentage
Afrique tropicale	22 150	48,1	7 340	38,3	2 100	29	267	25,0
Amérique centrale et du Sud	14 890	32,3	8 210	42,9	5 900	72	218	20,4
Asie du Sud-Est et Australie (sans l'Océanie)	9 050	19,6	3 600	18,8	3 000	83	584	54,6
Total	46 090	100,0	19 150	100,0	11 000		1 069	100,0

Sources :
Cartes et tableaux de l'*Atlas forestier mondial* (Federal Research Institute of forestry and forest products, Reinbek, République fédérale d'Allemagne). *Fischer's Weltalmanach* (1974). *Inventaire forestier mondial* (FAO, 1963).

Inventaires forestiers nationaux

La FAO a effectué un grand nombre d'inventaires nationaux dans le cadre du Programme des Nations Unies pour le développement (PNUD) et a fait des publications sur la méthodologie à employer. Un nouveau manuel sur l'inventaire forestier a été publié (FAO, 1973). Ce manuel est destiné surtout aux forestiers chargés de l'évaluation et de l'aménagement des forêts tropicales mélangées. Les questions de l'accessibilité des forêts et du traitement des données y sont également envisagées. Il convient en effet de souligner l'importance que prend dans l'inventaire des ressources, la question de l'accessibilité, les coûts d'abattage et de transport représentant une part de plus en plus grande dans le coût des produits. Les pays très étendus se sont préoccupés de l'accessibilité de leurs ressources forestières. Dans les pays tropicaux et, particulièrement en Afrique, on parle de forêt de 1re et 2e zones ; le rôle joué par l'extension du chemin de fer transgabonais pour la mise en valeur de la 2e zone mérite d'être signalé.

Sur le plan international, la Conférence des Nations Unies sur la science et la technologie (1963) a suggéré les limites au-delà desquelles la récolte de certains produits n'était plus rentable. Pour les bois, la situation a fortement évolué avec les technologies nouvelles, aussi bien des transports (containers) que d'utilisation du bois (copeaux et particules). Sur le plan national et local, il s'agit souvent de

TABLEAU 2. Superficies des forêts denses humides en Afrique, Amérique et Asie (en millions d'hectares)

	Forêts sempervirentes	Forêts semi-caducifoliées	Superficie totale des forêts denses humides
AFRIQUE[a]			
Côte-d'Ivoire	4,5	4,5	9
Congo	3	7	10
Empire centrafricain	0,75	3	3,75
Gabon	17	5	22
Madagascar	1,5	4,5	6
Rép.-Unie du Cameroun	6,5	6,5	13
Zaïre	50	25	75
AMÉRIQUE TROPICALE[b]			
Bolivie	25	10	35
Brésil	362	101	463
Colombie	49	22	71
Équateur	14	4	18
Guyana	14	—	14
Guyane française	7	—	7
Pérou	62	6	68
Suriname	7	—	7
Venezuela	17	25	42
ASIE[c]			
Inde	4,5	1,8	6,3[d]
Sri Lanka	0,2	0,1	0,3
Birmanie	—	—	6[e]
Thaïlande	—	—	10[f]
Indonésie	89,2	1,4	90,6
Malaisie	21[g]	—	21
Philippines	10[g]	—	10
Kampuchéa démocratique	—	—	6[h]
Rép. dém. pop. du Laos	—	—	5[h]
Rép. socialiste du Viet Nam	—	—	6[h]

a. D'après Catinot (communication personnelle).
b. Surfaces calculées d'après la carte de végétation de Hueck (1966).
c. Les mangroves et les divers types de forêts marécageuses couvrent 100 000 ha au Kampuchéa démocratique, 14 millions d'hectares en Indonésie, 2 millions d'hectares en Malaisie, 500 000 ha aux Philippines et 1,5 million d'hectares en Birmanie.
d. Ajouter 23 millions d'hectares de forêts humides caducifoliées.
e. Ajouter 14 millions d'hectares de forêts humides caducifoliées.
f. Ajouter 5,5 millions d'hectares de forêts humides caducifoliées (forêts de mousson).
g. Y compris les forêts semi-caducifoliées.
h. Il s'agit surtout de forêts humides caducifoliées, feuillues ou mélangées, également appelées forêts de mousson.

choisir les forêts qui doivent être inventoriées les premières et, parmi celles-ci, les unités d'exploitation qui permettront les profits les plus élevés. C'est cette nécessité qui a amené la FAO à essayer de mettre au point une méthode pour classer les forêts selon leur coût d'exploitation, bien qu'il soit quelquefois difficile de définir le volume exploitable à l'hectare, compte tenu de l'influence du marché international et intérieur.

L'accessibilité, pour un degré d'inventaire et un degré de précision donnés, peut être définie à partir des réponses aux questions suivantes : Quelles quantités de bois qualifiées par essence, dimensions et qualité peuvent-elles être délivrées sur certains marchés, dans certaines limites de coût par volume unitaire? La méthode doit résoudre les problèmes suivants :

Quels sont les paramètres à rassembler?

Comment ces paramètres peuvent-ils être quantifiés ou classés?

Quelles sont les relations quantitatives qui doivent être utilisées pour déduire de ces paramètres d'accessibilité les coûts de gestion ainsi que de débardage et de transport?

On pourra calculer l'indice d'accessibilité qui représente le coût d'exploitation au mètre cube pour l'unité considérée. Pour la détermination de l'indice, trois groupes de données sont nécessaires :

Les données concernant les conditions de la forêt, c'est-à-dire les arbres, le peuplement et le terrain;

Les données socio-économiques sur la main-d'œuvre disponible et son coût; l'équipement (coût, entretien, carburant, etc.) et le cadre institutionnel (législation des transports, tarifs de chemin de fer, etc.);

Les données générales concernant l'exploitation, résultant des études sur le travail en forêt et sur le contrôle de la production et des coûts.

Des problèmes méthodologiques relatifs au rassemblement des données restent non résolus ou nécessitent certains ajustements :

Méthodologie. On pourrait subdiviser l'indice d'accessibilité en coût moyen d'exploitation d'une unité de volume, rendue bordure de route, et coût moyen de transport du dépôt à l'usine, ce qui permettrait de considérer facilement divers emplacements pour l'usine. Cela souligne l'importance dans l'inventaire d'une bonne description des conditions de terrain.

Systèmes d'exploitation. Les coûts d'exploitation ont été établis à partir d'exploitations types dérivant des études du travail et résultant des différentes technologies qui ont permis d'établir et de quantifier les formules. On doit tenir compte non seulement des aspects techniques, mais des conditions forestières dans lesquelles les opérations se déroulent. Lorsque des données suffisantes sur ces opérations sont disponibles, il sera possible de définir les facteurs limitants de chaque système d'abattage et de développer des formules des coûts des opérations partielles pour chacun des systèmes.

Classification du terrain. Le but d'une classification du terrain est de déterminer les aspects topographiques et mésologiques du terrain en termes quantitatifs de façon à les relier aux coûts d'exploitation. Dans cette étude la pente a été considérée comme le facteur topographique principal et de grands efforts ont été faits pour trouver un facteur de la pente qui ait une influence véritable sur l'abattage et le transport. Or il y a actuellement deux valeurs limites de la pente qui entraînent un changement de technologie : l'une (généralement 50-60 %) qui nécessite le remplacement de la traction au sol par l'exploitation par câble; l'autre (environ 70 %) qui rend difficile la construction des routes et où les risques d'érosion et d'éboulement sont élevés. On a supposé une corrélation entre la pente et le coût, mais des études ultérieures sont nécessaires.

Production et coûts. Les problèmes tiennent à la disponibilité des données concernant la production et les coûts et à leurs relations avec les autres variables couvertes par l'inventaire. Les données sont généralement insuffisantes et, quand elles sont disponibles, elles doivent être recalculées pour être ajustées à cet exercice. C'est le cas notamment des données concernant les coûts d'abattage, de débardage, de construction du réseau routier et de transport et de manutention.

Enfin, les questions écologiques prenant une importance de plus en plus grande, il serait intéressant de relier tous les inventaires à une classification écologique qui permettrait des comparaisons significatives. A une réunion d'experts sur l'inventaire forestier (FAO, 1967), cette nécessité a été reconnue et le système de Holdridge (1967) a été choisi, puisqu'il s'applique à toute la gamme des milieux du monde. Ce système diffère des autres systèmes purement descriptifs, en ce sens qu'il est plutôt une classification des relations existant entre climats et types de végétation. On a recommandé que ce système ne soit appliqué que pour les ordres les plus élevés de la classification des types de végétation.

Synthèses cartographiques

Si des cartes forestières n'existent pas pour tous les pays tropicaux, des cartes de la végétation ou de l'utilisation des terres et des cartes écologiques existent pratiquement pour tous ces pays. La situation est décrite au moins pour l'Afrique, l'Asie, dans deux publications de l'Unesco (1963, 1974). On trouve également, par continent et par pays, la liste des cartes d'utilisation des terres et des cartes de végétation dans le catalogue des cartes publié par la FAO et l'Unesco (*Carte mondiale des sols*, FAO, 1973).

Critères et classifications adoptés

Le groupe FAO/PNUE chargé du projet de surveillance de la couverture forestière tropicale (FAO, 1975) a défini la couverture forestière tropicale, qui doit comprendre la bande entre les tropiques avec quelques ajustements concernant les pays traversés par les tropiques, notamment le sous-continent indien (Inde, Birmanie, Pakistan et Bangladesh). Le groupe a examiné les classifications suivantes :

La classification de Yangambi (CCTA, 1956, voir chapitre 4), basée principalement sur la physionomie des forêts, mais qui comprend également des distinctions écologiques;

La classification ITC des forêts tropicales humides, qui est basée principalement sur les conditions de drainage du sol;

La classification internationale de l'Unesco (Unesco, 1973), qui est basée sur la physionomie et la structure de la végétation en liaison avec les « habitats ou environnements écologiques importants » et destinée à la cartographie de la végétation au 1/1 000 000 ou à une échelle plus petite.

Ces trois classifications, bien que basées en partie sur des critères physionomiques, ne sont pas complètement adaptées au travail de photo-interprétation aérienne.

La clé de la végétation des surfaces non cultivées (Blair Rains, FAO, 1975), pour l'interprétation des photographies aériennes conventionnelles.

Le groupe a tiré les conclusions suivantes :

La valeur de la hauteur pour une classification de la végétation par l'interprétation d'images aériennes ou spatiales semble discutable puisqu'il n'existe aucun consensus sur l'effet de la hauteur de la végétation sur l'albedo;

La densité du peuplement semble le critère le plus important à retenir;

Une classification large des classes de densité de végétation, par exemple de 0 à 25, de 25 à 75, de 75 à 100 %, peut être utilisée dans l'interprétation visuelle des images par satellite;

Les deux premiers niveaux de la classification Unesco pourraient être probablement utilisés, mais quelques modifications seraient nécessaires au-delà du 3e niveau.

Pour l'Amérique tropicale, et plus particulièrement pour l'Amérique centrale, les cartes écologiques, qui donnent des renseignements sur les forêts, utilisent le plus souvent le système de Holdridge (1967), basé sur les rapports entre climats et types de végétation, c'est-à-dire tenant compte, d'une part, des caractéristiques physionomiques et structurelles, ainsi que des formes de vie, et, d'autre part, du macroclimat. En Asie tropicale humide, les classifications adoptées à l'échelle régionale ou nationale pour établir une hiérarchie des types de végétation ont retenu les rapports entre la température et la pluie. Quelques pays ont toutefois utilisé d'autres critères, tels que ceux proposés par Burtt Davy (1938) ou par Beard (1955), ce dernier mettant en corrélation les classifications physionomiques avec la méthode du profil diagrammatique, dérivée des travaux de Davis et Richards (1933, 1934, voir chapitre 5). En Afrique tropicale, les cartes ont généralement utilisé la classification de Yangambi (CCTA, 1956), qui distingue essentiellement :

Les formations forestières climatiques (saisonnières ou d'altitude);

Les formations forestières édaphiques (mangrove, forêts marécageuses, forêts périodiquement inondées, forêts ripicoles);

Les formations mixtes forestières et graminéennes et les formations graminéennes (forêt claire, savane boisée et arborée). (Voir chapitre 4.)

Les cartes de végétation ou des forêts ont des échelles variables : 1/5 000 000 pour des grands pays comme l'Australie, le Zaïre ou l'Angola, l'Indonésie, ou au 1/800 000, pour la Gambie ou El Salvador. Une échelle couramment adoptée est de 1/1 000 000. Les cartes concernant les provinces, régions ou districts sont souvent au 1/20 000 ou au 1/50 000.

Une tendance s'est manifestée, notamment en Afrique, d'utiliser les méthodes phyto-sociologiques mises au point en Europe par l'école zuricho-montpelliéraine, mais il existe d'autres approches pour définir les groupes écologiques et fournir des renseignements sur la structure de la forêt et son évolution. (Voir chapitre 4.)

Essais de synthèse cartographique

Pour l'Afrique, les cartes les plus récentes au 1/10 000 000 ont été publiées par l'AETFAT (Association pour l'étude taxonomique de la flore de l'Afrique tropicale, 1958) et par la FAO (1960). La carte de l'AETFAT utilise la classification de Yangambi; elle a fait l'objet d'une révision par l'Unesco (1977) et doit paraître prochainement à l'échelle au 1/5 000 000 en utilisant la classification de l'Unesco (1973). La carte de la FAO est une carte du tapis graminéen et donne des renseignements sur les savanes boisées. Il existe également une carte de la végétation au 1/5 000 000 de l'Afrique occidentale et une au 1/4 000 000 de l'Afrique orientale.

Quelques cartes à moyenne échelle, comme celle de la végétation de l'Ouganda au 1/500 000 (Langdale Brown, Osmaston, Wilson, 1964), donnent une assez bonne description détaillée des principales communautés végétales mais n'apportent pas d'ajouts significatifs à la carte de l'AETFAT et à sa révision par l'Unesco. Il faut cependant souligner leur importance pour la planification de l'utilisation du sol et de l'aménagement des écosystèmes. Ces cartes sont généralement le fait de prospections multi disciplinaires et intégrées et ont leur place à côté des cartes pédologiques, climatiques, d'utilisation et d'aptitude des sols. Leur échelle varie du 1/1 000 000 au 1/250 000.

A la requête du Gouvernement nigérien, la Division des Ressources en Terres du Ministère du Développement Outre-Mer (U.K.) a préparé une cartographie de ce genre dans le cadre du projet de ressources en terres du Nigeria central. Une même cartographie a été effectuée par Trapnell pour les forêts de montagne du Kenya, sous l'égide du Gouvernement du Kenya et du même Ministère du Développement Outre-Mer.

En ce qui concerne l'Amérique latine, une carte de la végétation figure dans l'*Atlas d'agriculture mondial* (Anon., 1969) et constitue un essai de synthèse valable de la végétation forestière. Mais les plantations forestières extensives ne sont pas mentionnées. L'Unesco a entrepris l'élaboration d'une carte de la végétation en Amérique latine au 1/5 000 000, utilisant sa classification. Il convient aussi de signaler une carte à l'échelle de 1/20 000 000, qui est jointe à la carte des sols publiés au 1/5 000 000 (FAO, 1968) ; la couverture végétale de l'Amérique du Sud a été divisée en dix unités écologiques principales ; leur distribution est reliée à un certain nombre de types de végétation répartis sur tout le continent latino-américain. Ces types de végétation sont basés sur l'habitat (climatique ou

édaphique), la physionomie et la structure de la végétation. Une carte phyto-écologique du bassin de l'Amazone (Projet RADAM) est en cours d'élaboration (feuilles au 1/5 000 000) et plusieurs feuilles ont déjà été publiées ; Voir Snobohn (1973).

En Asie, la situation est plus complexe. Il n'existe pas de cartes de la végétation à petite échelle pour l'ensemble de cette région, mais il existe une carte des types de forêt au 1/30 000 000. Il existe toutefois des cartes pour le sous-continent indien : carte d'ensemble de la végétation au 1/19 000 000, revue par Champion et Seth (1968), qui représente, au 1/15 000 000, 16 types de végétation; pour la Malaisie et l'Indonésie au 1/1 500 000, ainsi que pour d'autres grands ensembles comme la vallée du Mékong et des régions du Sud-Est asiatique. Des cartes au 1/1 000 000 de la végétation et des conditions écologiques ont été réalisées par l'Institut français de Pondichéry, en collaboration avec les services forestiers et les organismes de recherche des pays intéressés; elles couvrent déjà Sri Lanka et l'Inde jusqu'au 24 °N; les cartes du Kampuchéa démocratique et du Viet Nam sont en cours d'achèvement.

Sur le plan mondial, la carte n° 1 de l'*Atlas forestier mondial* donne une répartition des forêts tropicales denses et des forêts tropicales dégradées, mais la définition de forêt dense n'est pas claire et n'est pas reconnue mondialement. Sous l'égide de l'Unesco, une carte des forêts tropicales humides au 1/60 000 000 a été publiée en 1961 dans *The geographical review* (voir Fosberg *et al.*, 1961), mais ce n'est qu'une synthèse de cartes existantes. Dassmann (1973) a publié un rapport sur un système pour définir et classer les régions naturelles à des fins de conservation; ce rapport contient non seulement des définitions des provinces biotiques du monde, mais également des cartes à très petite échelle donnant les contours de ces provinces et notamment des différents types de forêts denses humides.

Il faut souligner que les synthèses cartographiques à petite échelle (1/1 000 000, 1/5 000 000, etc.) ne donnent pas les renseignements nécessaires aussi bien aux scientifiques qu'aux preneurs de décision et qu'elles doivent être révisées compte tenu des inventaires des dix dernières années. Ces cartes ont toutefois une grande valeur pour stimuler les activités nationales et leur donner un cadre et une méthodologie.

La répartition précise des forêts tropicales, et plus particulièrement des forêts tropicales humides, est encore mal connue et les essais de synthèse régionale en cours doivent être encouragés pour pouvoir procéder à une synthèse à l'échelle mondiale. C'est la tâche assignée au groupe Unesco des cartes de la végétation à petite échelle.

Utilisation des techniques de télédétection pour la surveillance continue des forêts tropicales

L'utilisation des radiations électromagnétiques à des fins civiles ou militaires d'observation et de détection est déjà ancienne et les forestiers ont été d'une certaine manière des précurseurs dans l'utilisation des photographies aériennes panchromatiques pour l'évaluation et la mise en valeur des ressources naturelles.

Surveillance continue des forêts tropicales par les photographies aériennes conventionnelles

On distingue dans toute opération d'évaluation de ressources forestières deux volets principaux, l'un correspondant à l'estimation des surfaces des peuplements forestiers, et l'autre à l'estimation des caractéristiques (nombre de tiges, volumes, etc.) moyennes à l'unité de surface de ces peuplements. L'interprétation visuelle des photographies aériennes conventionnelles (éventuellement complétée par une cartographie forestière et corrigée par des reconnaissances aériennes ou au sol) a constitué la technique principale de l'estimation des surfaces dans presque tous les inventaires forestiers tropicaux; et cela, qu'il s'agisse d'inventaires au niveau d'un pays entier ou d'une de ses régions, ou bien d'inventaires de préinvestissement en relation avec l'attribution de grandes concessions et l'implantation d'usines de transformation, ou même d'inventaires limités devant servir à l'élaboration de règlements d'exploitation au niveau de petits massifs forestiers. L'interprétation des photographies aériennes sert ainsi à la classification des peuplements forestiers en fonction de critères en relation avec leur mise en valeur, tels le type de forêts (sur sol ferme ou marécageux, hétérogène ou homogène), la catégorie d'accessibilité, la densité et la hauteur de l'étage dominant, etc. Certains de ces critères sont également utiles à une stratification permettant une estimation plus précise des caractéristiques moyennes à l'unité de surface dans les inventaires totaux ou partiels. Cette interprétation peut se compléter par le report des limites séparant les différentes unités administratives et les divers types de propriété.

Presque tous les inventaires forestiers tropicaux réalisés à ce jour concernent la situation des peuplements forestiers à un moment déterminé. Très peu de forêts tropicales ont été inventoriées plus d'une fois et, par exemple, les deux grands bassins de l'Amazone et du Congo sont relativement mal connus, alors qu'ils sont le siège de changements rapides. Il existe une exception notable, en Thaïlande, où un inventaire forestier au niveau national a débuté en 1971 après que l'ensemble des régions eut été couvert par des inventaires réalisés entre 1957 et 1970. Cependant, devant les proportions prises par les déboisements provoqués par l'agriculture itinérante et d'autres activités, des services forestiers ou parfois même des forestiers isolés ont pris l'initiative de quantifier, et éventuellement de cartographier, la régression de la couverture forestière, sans généralement tenter, par un inventaire continu au sol, d'évaluer les changements apportés aux potentiels sur pied.

La méthode la plus indiquée consiste à comparer deux couvertures aériennes de spécifications aussi semblables que possible (échelle, émulsion), prises aux deux époques considérées. Si les deux couvertures photographiques aériennes sont complètes, il est possible de cartographier les limites de

la forêt aux deux époques et d'évaluer, aussi exactement que possible, par planimétrage ou grilles de points, les différences entre elles. Cette cartographie peut s'appliquer aussi aux différentes strates forestières et on peut ainsi caractériser l'évolution de la couverture forestière par rapport aux critères de cette stratification (type de forêt, accessibilité, hauteur, densité, etc.). Un tel travail a été réalisé par le Centre technique forestier tropical (CTFT), à Panamá (FAO, 1972). La couverture forestière de la presqu'île d'Azuero fut examinée en 1956 et 1964 : sur un total de 215 000 ha de forêts en 1954, 55 000 ha en lisière du massif avaient été défrichés par l'agriculture (soit près de 26 %). Un travail similaire a été réalisé à Sumatra par Schwaar (1971) sur deux petites surfaces-échantillons : sur celle d'entre elles qui n'avait pas servi officiellement de périmètre de colonisation, il ne restait en 1969 plus rien des 2 000 ha de forêts existant en 1954.

Une estimation approximative de l'évolution de la couverture forestière peut être suffisante pour prendre des mesures appropriées ou, du moins, pour prendre conscience de l'ampleur des modifications intervenues depuis une certaine date. Il suffit de comparer un échantillon objectivement choisi d'unités de terrain photographiées à deux ou plusieurs époques différentes pour estimer quantitativement ces changements. Si une couverture photographique aérienne complète existe à la première date, les estimations des changements des surfaces forestières seront, toutes choses égales d'ailleurs, plus précises. Un exemple souvent cité est l'étude faite sur l'ensemble de la zone forestière de la Côte-d'Ivoire entre 1956 et 1966 : l'évolution des surfaces forestières par la méthode de sondage dite de régression, appliquée à la couverture photographique aérienne complète de 1956 et à un échantillon de bandes photographiques prises en 1966, a mis en évidence que 2,8 millions d'hectares de forêts avaient disparu entre ces deux dates, soit 30 % environ de la surface forestière de 1956 (Lanly, 1969).

Certains travaux consistent à comparer une couverture photographique aérienne existante, témoin de l'état de la forêt à une date antérieure, avec des observations provenant de reconnaissances aériennes ou au sol. Ces méthodes, pas toujours dénuées de subjectivité et d'erreurs d'observation, sont cependant bien utiles lorsqu'il n'est pas possible d'obtenir de nouvelles photographies aériennes. C'est ainsi qu'on a estimé à 2,15 millions d'hectares la surface forestière déboisée entre 1954 et 1965 dans les vallées de Magdalena et Sinu, en Colombie (FAO, 1970), soit une réduction de 40 % environ de la surface forestière de 1954. Ce taux particulièrement fort est imputable essentiellement à la colonisation résultant de la construction de la voie ferrée reliant Bogotá à Santa Marta sur la côte Atlantique. On a évalué de la même façon la régression de la forêt, entre 1964 et 1972, dans la presqu'île d'Azuero à Panamá : 30 000 ha environ se sont ajoutés aux 55 000 ha disparus entre 1954 et 1964; la forêt de 1972 ne représentait plus que 60 % environ de celle de 1954[1] (FAO, 1972).

L'évolution ne va pas toujours dans le sens d'une régression de la forêt. Dans quelques cas, rendus trop peu nombreux par le raccourcissement des jachères, il arrive qu'une véritable forêt se reconstitue. C'est ainsi que Letouzey (1967) a pu montrer la formation spontanée de recrûs forestiers sur des savanes herbeuses ou arbustives, en lisière de la forêt dense semi-caducifoliée au Cameroun.

Toutes les études faites jusqu'à présent ont comparé la couverture forestière à deux ou trois époques séparées par des périodes de sept à quinze ans, périodes qui sont en général grandes au regard de la rapidité de cette évolution. Celle-ci est due à plusieurs facteurs : c'est ainsi qu'en Côte-d'Ivoire, à la suite du développement du réseau des routes d'exploitation forestière, on a pu estimer que la déforestation devait être inférieure ou égale à 100 000 ha/an en 1956 et atteindre ou dépasser 500 000 ha en 1966. Il est évident qu'une surveillance ne pourra être qualifiée de continue que si l'état de la couverture forestière est observé à des intervalles de temps d'autant plus courts que l'évolution paraît rapide. Ces intervalles, en ce qui concerne la couverture forestière tropicale, devraient être, au moins dans les zones critiques, inférieurs à cinq ans.

Les photographies aériennes conventionnelles se prêtent très bien, là où elles existent, à ces évaluations périodiques. Comme des couvertures conventionnelles continueront d'être prises pour les besoins non seulement forestiers, mais aussi de topographie, de génie civil, de cadastre, etc., et qu'il est toujours possible, pour un coût relativement modeste, de prendre avec un appareil photographique ordinaire, à partir d'un avion léger, un échantillon de photographies à grande échelle, l'information fournie par les photographies aériennes pourra généralement être utilisée dans la procédure de surveillance continue; ces techniques sont cependant supplantées par celles plus récentes de la télédétection.

Surveillance continue des forêts tropicales par les techniques nouvelles de télédétection

Nouvelles techniques de télédétection

Les photographies aériennes panchromatiques conventionnelles reproduisent, grâce à une pellicule recouverte d'une *émulsion* de grains de sel d'argent, l'intensité relative des *radiations électromagnétiques naturelles de l'ensemble des bandes du spectre visible* (ensemble éventuellement limité par un filtre), *l'appareil photographique* se trouvant à bord d'un *avion*. Les innovations portent sur l'une ou l'autre des caractéristiques en italique dans cette définition.

La gamme des avions utilisés, ainsi que celle de leurs altitudes de vol, s'est étendue au fur et à mesure du développement des techniques de télédétection. C'est ainsi que se développe l'étude des photographies aériennes à très petite échelle (inférieures à 1/100 000) prises à partir d'avions volant à des altitudes de l'ordre de 20 000 m; à l'autre bout de la chaîne, l'hélicoptère est utilisé pour des prises de vues

1. Le ralentissement relatif du déboisement — 5 500 ha par an entre 1954 et 1964 contre 37 000 entre 1964 et 1972 — n'était pas imputable à une quelconque mesure prise en faveur de la forêt, mais provenait probablement de ce que les forêts susceptibles d'être défrichées se trouvaient sur des terrains de plus en plus pentus ou inaccessibles.

à des échelles de l'ordre de 1/1 000 ou même supérieures. Cependant, l'innovation principale est l'utilisation des satellites et, dans une moindre mesure, des fusées avec des hauteurs de prise de vues de plusieurs centaines de kilomètres (voir American National Research Council, 1970; Billings *et al.*, 1976).

Depuis longtemps déjà, l'adjonction de la bande du *proche infrarouge* (0,78 à 1 µm environ) aux autres longueurs d'onde du spectre visible est une technique photographique au point, qu'il s'agisse de la photographie infrarouge en noir et blanc ou de la photographie infrarouge couleurs, encore appelée photographie en « fausses couleurs ». L'utilisation des rayonnements de l'*infrarouge thermique* (3-14 µm) est plus récente et s'applique particulièrement bien à la détection des éléments en échauffement (d'où son intérêt dans la détection préventive des maladies des végétaux et des incendies de forêt). Une autre innovation dans le domaine de l'étude des ressources naturelles est l'utilisation des ondes *radar* (longueurs d'onde centimétriques). Dans le court terme au moins, la photographie radar est peut-être la technique de télédétection la plus utile pour la surveillance continue des forêts tropicales (voir IUFRO, 1971, 1973 ; Latham *et al.*, 1972 ; Lanly, 1973, 1974 ; Howard et Lanly, 1975).

La pellicule recouverte d'une émulsion est maintenant très souvent remplacée par des systèmes de télévision ou par des détecteurs (*scanners*), qui sont constitués essentiellement d'un dispositif optique balayant la surface à observer et transmettant les radiations à un détecteur qui transforme en signaux électriques les variations d'intensité de ces radiations. Ces scanners peuvent être regroupés pour capter ainsi plusieurs bandes de radiations continues (l'appareil de détection qui a fonctionné à bord du satellite Earth Resources Technology Satellite, ERTS-1, était un scanner multiple enregistrant ainsi simultanément dans quatre bandes contiguës du spectre visible et du proche infrarouge, la gamme de longueurs d'onde s'étendant de 0,5 à 1,1 µm).

A la différence des photographies aériennes conventionnelles qui enregistrent essentiellement le rayonnement solaire réfléchi par les objets observés, certains systèmes de télédétection enregistrent les radiations « artificielles » réfléchies par ces objets et qu'ils ont émises. C'est le cas des systèmes radars dits « actifs », qui sont maintenant employés très couramment.

Le principe de la sélection des bandes n'est pas nouveau puisque depuis longtemps, dans les prises de vues aériennes, des filtres sont utilisés pour éliminer certaines longueurs d'onde du violet et du bleu; de même, le principe de la sélection des bandes s'opère également dans le développement des photographies en couleurs ou en fausses couleurs, puisque chaque couche de l'émulsion reçoit une certaine bande des radiations captées.

On a signalé le dispositif de balayage multiple utilisé à bord du satellite ERTS-1, qui a permis de prendre des clichés séparés dans les bandes du vert, du rouge, et deux bandes du proche infrarouge. Il est également utilisé sous la forme de plusieurs appareils photographiques ou d'appareils à plusieurs objectifs, chaque appareil, dans le premier cas, et chaque objectif, dans le second, enregistrant les radiations d'une certaine bande du spectre.

Des images en noir et blanc ou en couleurs conventionnelles peuvent être obtenues à partir de systèmes de détection autres que les appareils photographiques, et travaillant aussi bien dans les bandes visibles du spectre que dans l'infrarouge ou les ondes radar, et reproduites éventuellement sur un *écran de télévision*. L'emmagasinage des informations recueillies (c'est-à-dire des intensités codifiées des radiations d'une bande donnée reçues) sur un *support magnétique* pourra servir à un traitement automatique ultérieur sur ordinateur, ou à l'analyse directe. D'autres outils d'analyse des clichés existent : la procédure de *projection simultanée*, qui consiste à obtenir, à partir de plusieurs clichés de la même scène dans différentes bandes du spectre, un cliché « composé » qu'on peut essayer d'adapter au mieux aux besoins de l'interprétation, en modulant l'intensité d'éclairement et en choisissant le filtre pour chaque cliché. Une autre procédure est l'*analyse densitométrique* des images : les variations de teinte détectées par un spot balayant un cliché sont reproduites graphiquement, l'étude détaillée de ces courbes permettant d'identifier des éléments (arbres d'une espèce donnée, par exemple), par comparaison automatique avec des courbes-échantillons.

L'important dans les nouvelles techniques d'analyse automatique de l'information est leur *objectivité* et leur *homogénéité*, deux qualités que l'analyse visuelle des photographies aériennes ne permet pas d'assurer complètement.

Application des techniques nouvelles à la surveillance continue des forêts tropicales

Les deux types nouveaux de télédétection applicables à la surveillance continue des forêts tropicales sont essentiellement :

Les photographies aériennes radar, et plus particulièrement le dispositif radar SLAR (Side Looking Air-borne Radar);

Les photographies prises dans le spectre visible et dans le proche infrarouge à partir de satellites ou de fusées.

Bien que le deuxième procédé bénéficie à l'heure actuelle d'une plus grande publicité, il n'est pas sûr qu'il soit dans l'immédiat le plus opérationnel, particulièrement dans la zone équatoriale.

Les ondes radar sont comprises entre 0,5 cm et 1 m. Les ondes de l'ordre du centimètre sont les plus utiles pour l'étude de la végétation, tandis que les ondes plus grandes traversent la couverture végétale et sont donc plus utiles pour l'étude des sols. Ces ondes ne sont pas interceptées par les formations nuageuses et sont, par suite, d'un grand intérêt dans les zones équatoriales où la couverture nuageuse est sinon permanente, du moins fréquente et importante.

Dans le système SLAR (ESRO, 1973), les ondes radar sont émises par un dispositif comportant une antenne balayeuse et sont réfléchies par le sol ou la couverture végétale; aucune radiation naturelle n'est utilisée. Les radiations émises sont monochromatiques, c'est-à-dire qu'une seule bande de fréquence est considérée. Le SLAR opère en

balayant transversalement et en continu une bande au sol, parallèle à la ligne de vol et sur un côté de celle-ci : l'inclinaison par rapport à la verticale de l'axe d'observation permet une meilleure détermination des distances au sol, par des mesures chronométriques. Les signaux électriques correspondant aux radiations réfléchies le long des lignes de balayage sont reproduits en continu sur un film, par l'intermédiaire d'un tube à rayons cathodiques. La photographie radar en noir et blanc qui en résulte a l'apparence d'une photographie infrarouge noir et blanc, mais l'interprétation en est très différente. La bande étant photographiée en continu, il n'y a pas de recouvrement longitudinal. Il est possible d'opérer un recouvrement transversal de bande à bande et d'obtenir une vision stéréoscopique sur une partie au moins de la zone couverte. L'enregistrement simultané des radiations réfléchies avec polarisation horizontale et de celles avec polarisation verticale permet un léger effet pseudostéréoscopique qui aide à la perception du relief (Newton, 1973). Tous les traits caractéristiques du terrain — lignes de crête, thalwegs, cours d'eau — sont en général perçus sans difficulté et rehaussés par l'ombre portée par les points hauts sur les zones environnantes, dans la direction opposée à celle de l'avion (bien que ces ombres gênent l'interprétation détaillée de la photographie). Les échelles originales varient du 1/150 000 au 1/400 000. La résolution des clichés — c'est-à-dire la plus petite distance permettant la séparation de deux objets donnant des signaux d'intensité égale — est compliquée, car fonction de plusieurs facteurs, dont la longueur d'onde des radiations, la longueur de l'antenne et le type d'ouverture. Les systèmes actuels sont capables d'une résolution de 10 m, qui est suffisante pour l'étude de la couverture végétale.

Le premier exemple d'une cartographie de la végétation tropicale sur une surface étendue à partir de clichés radar fut réalisé en 1965 dans la province de Darien, dans le sud-est de Panamá (projet RAMP, Crandall, 1969; Viksne *et al.*, 1970). La surface couverte était d'environ 17 000 km² et l'ensemble du survol dura seulement quatre heures. Une cartographie planimétrique acceptable à l'échelle du 1/250 000 fut d'abord réalisée à partir de 13 réflecteurs au sol situés en des points de coordonnées connues. Plusieurs cartes thématiques furent réalisées, dont une carte de la végétation au 1/250 000 isolant les entités suivantes :

Forêts sempervirentes et semi-caducifoliées;
Palmeraies;
Mangroves;
Formations marécageuses à petits arbres;
Formations marécageuses à grands arbres;
Prairies marécageuses;
Cultures;
Plantations;
Chantiers d'exploitation forestière;
Agglomérations.

Des types de cartographie analogues ont été réalisés dans d'autres pays tropicaux, notamment au Nicaragua, en Nouvelle-Guinée, en Indonésie et en Équateur (FAO, 1974). Une couverture radar fut réalisée au Brésil dans le cadre du projet RADAM sur 4,2 millions de kilomètres carrés. L'échelle originale des clichés était de 1/400 000 et les bandes photographiques, d'une largeur de 37 km, se recouvraient latéralement de 25 à 50 %. Cet énorme programme de survol radar, couvrant la moitié du pays, fut réalisé dans le temps relativement court de six mois. L'intérêt d'un tel programme à des fins, d'une part, de cartographie planimétrique à petite échelle et, d'autre part, de cartographie de la végétation, est évident (Snobohn, 1973).

Les avantages actuels du système SLAR sont particulièrement intéressants : utilisation possible par tout temps, coût relativement faible (3 à 5 dollars des États-Unis par kilomètre carré sur de grandes surfaces), exécution très rapide, valeur planimétrique satisfaisante à petite échelle, ce qui permet d'envisager des programmes de surveillance continue de la couverture forestière et de l'utilisation des sols. Des améliorations peuvent être envisagées pour réaliser une cartographie à plus grande échelle et une stratification forestière plus fine et plus objective : amélioration de la résolution par l'utilisation d'« ouverture synthétique », utilisation combinée des polarisations et d'un plus grand intervalle de longueurs d'onde (de manière à réduire le mouchetage des clichés), recouvrement des bandes pour l'étude en stéréoscopie et développement des programmes d'analyse automatique des données fournies.

Il n'existe actuellement aucun programme de télédétection combinant les avantages des ondes radar et la couverture répétitive permise par les satellites orbitaux. La réalisation de couvertures aériennes radar, à intervalles réguliers de quelques années, pour la surveillance des surfaces forestières et des autres ressources naturelles, devrait être considérée très sérieusement dans nombre de pays tropicaux; elle s'avère en fait comme la solution la meilleure au problème de la surveillance continue des forêts dans les zones à forte nébulosité.

Le programme LANDSAT (à la suite de ERTS) et, dans une moindre mesure, le programme SKYLAB, ont vulgarisé très rapidement l'observation des ressources naturelles à partir de satellites. D'autres expérimentations utilisant des fusées (Petrel ou Skylark) ont aussi servi à l'évaluation des ressources naturelles à partir de plates-formes situées à des altitudes supérieures à 100 km. Voir Wilson (1970), Howard (1973), NASA (1973).

Le premier satellite ERTS fut lancé en juillet 1972 et le second en janvier 1975, sur une orbite synchrone avec le soleil à l'altitude de 910 km et couvrant l'ensemble de la terre en dix-huit jours. L'observation se fait par zones (« scènes »), en forme de parallélogrammes, les côtés mesurant 185 km et étant de direction est-ouest et en légère inclinaison par rapport à la direction nord-sud. La surface couverte par chaque scène est d'environ 34 000 km², mais, du fait d'un léger recouvrement dans les deux sens, de l'ordre de 10 % au niveau de l'équateur, la surface appartenant en propre à chaque cliché est de 26 000 km² environ. Chaque série est rephotographiée à la même heure, tous les dix-huit jours. Le système de détection qui a fonctionné sur ERTS-1 était un scanner multiple (MSS, *multispectral scanner*), enregistrant séparément dans les bandes suivantes :

bande 4 : 0,5-0,6 μm vert (visible)
bande 5 : 0,6-0,7 μm rouge (visible)

bande 6 : 0,7-0,8 }
bande 7 : 0,8-1,1 } µm proche infrarouge

Les informations renvoyées au sol sont reproduites suivant différentes formes, dont trois sont particulièrement utiles pour l'analyse :

Diapositives 23 cm × 23 cm en noir et blanc (surface photographiée : 18 cm × 18 cm, soit une échelle de 1/1 000 000 environ) pour chacune des 4 bandes;

Diapositives 70 mm × 70 mm en noir et blanc (soit une échelle légèrement inférieure à 1/2 500 000) pour chacune des 4 bandes;

Bandes magnétiques utilisables sur ordinateur contenant l'information sur l'intensité en chaque *élément de surface* dans les 4 bandes.

La taille d'un élément de surface interprétable est déterminée par la résolution au sol permise par le système de balayage, qui est de l'ordre de 70 m : l'élément de surface interprétable est ainsi un carré d'environ 0,45 ha.

Le coût des photographies par satellite est égal à celui, très faible, de leur reproduction : une diapositive dans une bande donnée de 23 cm × 23 cm coûte 3 dollars, et une diapositive de 70 mm × 70 mm, 2,5 dollars. En principe, n'importe quelle personne physique ou morale peut obtenir les clichés de son choix (en les commandant à Eros Data Center, 10th Street and Dakota Avenue, Sioux Falls, South Dakota 57198, États-Unis d'Amérique).

Les informations digitalisées ou sous forme d'image, fournies par ERTS-1, donnent une vue synoptique de régions très étendues dans les mêmes conditions d'éclairement, avec une résolution particulièrement bonne (compte tenu des dimensions des zones photographiées) et des distorsions négligeables des clichés, ce qui rend leur utilisation possible comme fond planimétrique ainsi que dans la surveillance continue. L'inconvénient majeur provient du type de radiations utilisées, qui sont arrêtées par les nuages recouvrant très souvent ces régions. On peut distinguer deux types d'analyse des informations fournies par ERTS-1 :

Une interprétation *visuelle* des clichés dans chaque bande ou des clichés composés en (fausses) couleurs, agrandis jusqu'à des échelles de l'ordre du 1/200 000 (au-delà, l'interprétation est gênée par le découpage des lignes de balayage), comparable à celle réalisée avec des photographies aériennes conventionnelles sans l'aide de la stéréoscopie; les clichés (fausses) couleurs utilisés peuvent être reconstitués à partir de dispositifs de *projection simultanée* qui permettent d'obtenir le rapport de couleurs le plus adapté aux objectifs de l'interprétation;

Une interprétation *automatique* sur ordinateur utilisant les données sur support magnétique : l'analyse statistique multivariable des intensités dans chacune des quatre bandes en chaque élément de surface (0,5 ha), suivie d'une classification automatique, permet d'attribuer chaque surface élémentaire à une classe déterminée; par l'utilisation des informations obtenues au sol, on peut rapprocher cette classification d'une classification déjà utilisée dans un domaine particulier (sols, végétation, etc.) pour l'aménagement des ressources correspondantes; on obtient ainsi une cartographie automatique par élément de 0,5 ha de la zone couverte par le cliché.

L'interprétation automatique des informations obtenues par le satellite ERTS-1 ainsi présentée est impressionnante. Cependant, on ne saurait trop insister sur *l'ampleur des travaux préalables de collection et d'interprétation des données au sol* qu'elle suppose, si l'on veut aboutir à une cartographie utile à un forestier. Ces travaux restent encore rares dans les pays tropicaux forestiers et l'interprétation automatique des données est pour l'instant limitée dans ces pays.

La FAO a parrainé en 1974 deux études pilotes d'utilisation des informations de ERTS-1 dans des zones forestières inventoriées au sol, en Colombie et au Nigéria. Une autre étude, entreprise par la FAO, est à un stade plus avancé au Soudan (Mitchell, 1973). Bien que la région pilote étudiée ne fasse pas partie de la zone forestière tropicale, les enseignements relatifs à l'étude de la végétation sont les suivants : l'analyse visuelle des diapositives de chaque bande ne permet d'identifier les types de couverture végétale que dans la mesure où il existe une concomitance entre ceux-ci et des types physiographiques (*land-forms*) particuliers; l'interprétation visuelle d'un agrandissement en fausses couleurs à une échelle de l'ordre du 1/200 000 confirme l'interprétation précédente, à savoir la possibilité de distinguer de grands types de végétation en relation avec les grandes unités physiographiques; quant au premier stade de l'interprétation automatique réalisé sans données d'observation au sol, il ne fait apparaître que certains grands traits de la surface couverte, tels que le système hydrographique et les zones dénudées. Cependant, l'intérêt de l'interprétation visuelle des photographies par satellite apparaît profitable dans cette zone, où la présence d'une couverture nuageuse est rare, et pour laquelle on ne disposait jusqu'à une période récente que de cartes thématiques très approximatives et à très petite échelle.

Que faut-il tirer de ces quelques observations préliminaires dans le domaine de la surveillance continue de la forêt tropicale? Il est certain que, dans les pays tempérés développés — et particulièrement aux États-Unis — un outil puissant et extrêmement complexe se développe pour évaluer à intervalles réguliers l'état des ressources naturelles. Ce savoir-faire va assez rapidement se transmettre aux pays moins développés, et en particulier à ceux de la zone forestière tropicale. Déjà, dans certains pays, des comités d'utilisateurs et des groupes d'experts travaillent activement dans ce domaine. Mais il convient de ne pas se dissimuler les écueils qui peuvent retarder une utilisation judicieuse et efficace de cet outil dans le domaine forestier, notamment *l'absence d'une connaissance approfondie du milieu et de données scientifiques au sol.*

Un système de traitement des données d'inventaire forestier pour les pays tropicaux

Introduction

Durant les deux dernières décennies, des inventaires forestiers ont été réalisés dans plusieurs parties du monde en

développement, souvent dans le cadre de l'assistance bilatérale ou multilatérale. Malgré cela, on n'a inventorié jusqu'ici qu'une faible proportion de la couverture forestière tropicale et il reste à évaluer avec précision de vastes zones forestières. De plus, peu de programmes d'inventaire continu existent dans les pays concernés. Il est donc probable que les activités d'inventaire deviendront plus nombreuses dans le proche avenir; elles seront de plus en plus le fait de personnel qualifié local utilisant le traitement électronique des données (TED), car des ordinateurs sont à présent disponibles dans beaucoup de pays en développement. La FAO songe à créer un système général de TED pour :

Fournir aux pays en développement des programmes d'ordinateur déjà établis pour le dépouillement des données d'inventaire forestier;

Transmettre aux services forestiers locaux des informations sur le traitement électronique des données, dans le cadre d'activités d'enseignement et de formation.

Par le biais de ce système de traitement des données, on devrait être alors en mesure de coordonner le travail d'inventaire et de rendre plus aisée la comparaison ultérieure entre pays, de manière à produire des évaluations régionales et interrégionales.

Brève revue de l'état actuel des systèmes de traitement électronique des données (TED) pour les inventaires forestiers

Plusieurs systèmes de TED ont été mis au point pour servir à des inventaires forestiers nationaux et à des inventaires à plus petite échelle.

Dans les régions tropicales, très peu d'inventaires à petite échelle ont été réalisés par TED, le plus souvent dans le cadre de projets FAO/PNUD ou d'assistances bilatérales. Il est intéressant de signaler ceux élaborés en Malaisie, au Suriname et au Nigéria (FAO/UNDP, 1973, 1974). Ces systèmes possèdent des composantes particulières relatives à l'évaluation qualitative du volume sur pied qui nécessitent un traitement des données plus complexe. Le premier essai d'un système généralisé de TED applicable à l'inventaire des forêts tropicales a été fait par Haller (1968) pour l'inventaire forestier du Libéria. Un système de TED très complexe a été mis au point il y a plusieurs années par la Northeastern Forest Experiment Station du Service forestier des États-Unis d'Amérique. Ce système FINSYS peut être en vérité considéré comme un *Système généralisé de TED*, car il recouvre plusieurs dispositifs de sondage et il possède une grande souplesse pour ce qui est des procédures d'entrée et sortie (Frayer *et al.*, 1968). Il ne se prête cependant pas aux dispositifs de sondage à un degré par la méthode du quotient ou de la régression, ni aux méthodes de sondage à 2 degrés. Le système a été néanmoins utilisé avec succès pour le traitement des données de l'inventaire forestier au Paraguay, où l'on avait employé une méthode de sondage à 2 phases (échantillonnage double). Cependant le système FINSYS ne satisfait pas, d'après l'étude faite par la FAO, à toutes les exigences d'un système de TED utilisable pour les inventaires forestiers tropicaux. Voir Marsh (1974).

Particularités essentielles d'un système de TED pour les inventaires forestiers tropicaux

On a affaire à trois principales sources de données pour les inventaires forestiers :

Celles de la *photo-interprétation* pour la stratification de la région en types de formations forestières ou en catégories d'utilisation des terres;

Celles des *sondages sur le terrain*, donnant des renseignements sur la parcelle et les arbres (y compris les *aspects qualitatifs* pour l'évaluation des volumes susceptibles d'être extraits);

Celles des *mesures répétées* sur des *parcelles permanentes*, en vue d'évaluer le potentiel de croissance des forêts.

L'inventaire forestier tropical doit en outre fournir des informations sur les *volumes susceptibles d'être extraits* et sur l'*accessibilité*. L'inventaire des forêts de feuillus tropicaux mélangés soulève des problèmes particuliers en raison de leur hétérogénéité. Cela exige une recherche préliminaire sur le groupement des espèces existantes avant d'élaborer des tarifs de cubage et de fournir des tableaux définitifs des résultats en nombres de tiges et en volumes sur pied. Comme la nature des informations diffère d'un pays à un autre, il sera probablement nécessaire d'élaborer des tableaux de résultats assez polyvalents, en plus des tableaux fondamentaux indispensables extraits de chaque inventaire.

Le choix du dispositif de sondage pour un inventaire donné est fonction des objectifs de l'inventaire et des conditions locales. On devra cependant tenir compte des considérations suivantes, lorsqu'on choisit un dispositif de sondage sur le terrain :

Les dispositifs systématiques conviennent généralement mieux aux conditions des pays tropicaux;

Pour des raisons logistiques, le sondage à 2 degrés est souhaitable dans les forêts tropicales;

Le sondage par parcelle de surface déterminée est — tout au moins dans les conditions difficiles des forêts denses — généralement plus efficace et plus sûr que les sondages dits par point (PSS).

Il convient de remarquer que seuls quelques services forestiers de pays en développement ont accès à des ordinateurs moyens ou importants. Un questionnaire adressé par la FAO, à la fin de 1972, à 25 pays forestiers tropicaux au sujet des moyens disponibles en traitement électronique des données a donné les résultats suivants :

Soixante-dix pour cent des ordinateurs disponibles pour l'emploi par les services forestiers sont des machines IBM; les 30 % restants correspondent à des installations de neuf marques différentes;

La moitié des ordinateurs disponibles ont une mémoire de moins de 12 K mots; 15 % ont une mémoire supérieure à 40 K.

Afin de tenir compte des considérations ci-dessus, le système de TED proposé est écrit en langage FORTRAN IV, qui est le langage le plus universellement employé et adapté à des ordinateurs de petite taille.

Schéma du système FAO de TED

Le système FAO établit un compromis entre le besoin d'un système efficace, général et polvyalent, et les limites imposées

par les conditions particulières des pays tropicaux. Le nombre relativement faible d'ordinateurs de petite taille disponibles dans ces derniers a conduit la FAO à scinder le système de traitement des données de l'inventaire forestier (FIDAPS) en plusieurs phases remplissant les fonctions suivantes :

Phases	*Fonctions*
ENTRÉE	Transformation des informations de terrain en une information standardisée.
APUREMENT	Apurement des nouvelles données et création de « dossiers » vérifiés pour tout traitement ultérieur.
VALEUR DES PARAMÈTRES	Conversion des données de base au niveau de l'unité de sondage.
MOYENNES/ERREURS	Calcul des résultats en nombres de tiges et en volumes et évaluation de leur précision.
SORTIE	Impression des tableaux de résultats.

Les principales caractéristiques d'un tel système seront : *a*) une souplesse maximale de l'*entrée* et de l'*apurement*; *b*) des restrictions au niveau de la phase de la génération et des calculs d'erreurs; *c*) une certaine souplesse dans la production des *sorties*.

Conclusions : les recherches nécessaires et les priorités

Il semble indispensable de soutenir le projet de surveillance continue des forêts tropicales, et surtout des forêts tropicales humides. Ce projet doit permettre de mesurer l'impact des activités humaines sur le fonctionnement et la structure des écosystèmes forestiers tropicaux, et d'étudier les diverses phases de régression ou de remontée biologique; il est conçu dans le cadre du Système global de surveillance de l'environnement (GEMS). Il pourrait être utilement relié aussi au projet ETGAO, qui constitue l'expérience tropicale du GARP dans l'Atlantique (Programme de recherche sur l'atmosphère du globe).

La surveillance continue des forêts doit aussi permettre de fixer des orientations régionales et mondiales pour la production de bois et d'appréhender leur rôle de producteur de matières premières et de protection de l'environnement.

Par ailleurs, les inventaires forestiers nationaux ne doivent pas se borner à inventorier un capital sur pied et un taux d'accroissement, mais relier ceux-ci à l'écologie et à la composition floristique du peuplement; les inventaires effectués ne doivent pas négliger les opérations au sol, souvent complexes. Par exemple, l'importance des indices d'accessibilité a été soulignée et les problèmes nécessitant des études ultérieures comprennent la méthodologie de l'échantillonnage, les systèmes d'exploitation, la classification du terrain, la production et les coûts.

Les cartes de végétation à petite échelle jouent un grand rôle dans la détermination des grands types de forêt basés sur l'écologie et dans la localisation des échantillons. L'élaboration de ces cartes nécessite toutefois la définition et la quantification de facteurs de classement, significatifs d'un point de vue écologique et identifiables aussi bien sur les photographies aériennes qu'au sol; les recherches dans ce domaine doivent être poursuivies.

Le Comité FAO de la mise en valeur des forêts dans les tropiques, lors de sa troisième session (mai 1974), a recommandé l'usage des techniques de télédétection à partir de satellites, mais il a adressé une mise en garde contre le risque d'en surévaluer l'efficacité en l'état actuel du développement (FAO, 1974). Il a reconnu la nécessité d'approfondir les recherches et de rassembler des données au sol. Les programmes répétitifs de couverture photographique aérienne classique, sous les auspices de plusieurs institutions et organismes nationaux, ont été jugés extrêmement utiles pour la surveillance continue des ressources forestières. Le besoin de coordonner l'assistance internationale aux pays tropicaux dans le domaine de l'application des techniques de télédétection a été reconnu. Cette coordination devrait s'exercer de préférence à l'échelon régional.

Bibliographie

Surfaces occupées

ANON. *World Forest Inventory.* Rome, FAO, 1963, 113 p.

——. *Le bois. Évolution et perspectives mondiales.* Rome, FAO, 1967, 133 p.

——. *Report of the Headquarters meeting of forest inventory experts on UNDP/SF Projects.* Rome, FAO, sept. 1967, 260 p.

——. *Environmental aspects of natural resources management. Forestry* (a basic paper prepared for the UN Conference on Human Environment by FAO as UN Interagency focal point with contribution from Unesco and WHO). Rome, FAO, 1971, 33 p.

——. *Evaluation of accessibility of forest resources. A pilot study on logging costs from inventory data.* Rome, FAO, 1972, 26 p.

——. *Manual of forest inventory with special reference to mixed tropical forest.* Rome, FAO, 1973, 200 p.

——. *Formulation of a tropical forest cover monitoring project, FAO/UNEP.* Rome, FAO, 1975.

FAO. *Attempt at a global appraisal of the tropical moist forest.* Rome, FAO, 1976, 15 p. multigr.

HAMILTON, L. S. *Tropical rain forest use and preservation: a study of problems and practices in Venezuela.* San Francisco, Sierra Club Special Publication, International Series no. 4, 1976, 72 p. + annexes.

HEINSDIJK, D. *Forest assessment.* Wageningen, Centre for agricultural publishing and documentation, 1976, 359 p., 1 800 références.

PERSSON, R. *World forest resources. Review of World's forest resources in the early 1970's.* Stockholm, Department of Forest Survey, Royal College of Forestry, no. 17, 1974, 261 p., 3 cartes.

PERSSON, R. *Forest resources of Africa.* Stockholm, Royal College of Forestry, no. 18, 1975.

VON SEGELADEN, G. Studies of the accessibility of forest and forest land in Sweden. *Studia Forestalia Technica*, no. 76, 1969, 64 p.

Synthèses cartographiques

ANON. *World atlas of agriculture.* 3 vol. Novara (Italia), Istituto geografico De Agostini, 1969, 527, 671 et 497 p.

ASHTON, P. and M. *The classification and mapping of Southeast Asian ecosystems. Transactions of the fourth Aberdeen-Hull Symposium on Malesian ecology.* Univ. Hull, Dept. of Geography, miscellaneous series no. 17, 1976, 103 p.

BEARD, J. S. The classification of tropical American vegetation types. *Ecology*, 36, 1955, p. 89–100.

BURTT DAVY, J. *The classification of tropical woody vegetation types.* Oxford, Imperial Forestry Institute, no. 13, 1938, 85 p.

CHAMPION, H. G.; SETH, S. K. *Forest types of India.* Dehra Dun Forest Research Institute, 1965, multigr. Revised ed. 1968.

DASMANN, R. F. *Classification and use of protected natural and cultural areas.* Morges, IUCN occasional paper no. 4, 1973.

FAO. *Catalogue des cartes. Carte mondiale des sols.* Projet FAO/Unesco. Rome, 1973.

FOSBERG, F. R.; GARNIER, B. J.; KUECHLER, A. W. Delimitation of the humid tropics. I-III. *The Geographical Review*, vol. 51, no. 3, 1961, p. 353–357.

HOLDRIDGE, L. R. *Life zone ecology* (revised edition). San José (Costa Rica), Tropical Science Center, 1967, 206 p.

HUECK, K. *Die Wälder Sudamerikas.* Stuttgart, Gustav Fischer Verlag, 1966, 422 p.

LANGDALE-BROWN, I., OSMASTON, H. A. and WILSON, J. G. *The vegetation of Uganda and its bearing on land-use.* Printed by Govt. of Uganda, 1964.

Unesco. *A review of the natural resources of the African continent.* Paris, Unesco, Natural resources research no. 1, 1963, 437 p.

——. *International classification and mapping of vegetation.* Ecology and Conservation no. 6. *Classification internationale et cartographie de la végétation.* Écologie et Conservation n° 6. Paris, 1973, 93 p.

——. *Ressources naturelles de l'Asie tropicale humide.* Paris, Unesco, Recherches sur les ressources naturelles n° 12, 1974, 490 p. *Natural resources of humid tropical Asia*, Natural resources research no. 12, 1974, 456 p.

——. *Carte de la végétation de l'Afrique.* Paris, Unesco, 1977, sous presse.

Welt Forst Atlas. Hamburg, Berlin, Paul Parey, 1945, 59 cartes.

Utilisation des techniques de télédétection pour la surveillance continue des forêts tropicales

Nouvelles techniques de télédétection et application aux problèmes forestiers

American National Research Council. *Remote sensing with special reference to agriculture and forestry.* Washington, D.C., National Academy of Sciences, 1970, 424 p.

BILLINGS, W. D.; GOLLEY, F. B.; LANGE, O. L.; OLSON, J. S. (eds.). *Remote sensing for environmental sciences.* Berlin and New York, Springer Verlag, 1976, 367 p.

IUFRO. *Application of remote sensors in forestry.* Joint report of the working group 'Application of remote sensors in forestry'. Section 25, 1971, 189 p.

——. *Compte rendu du symposium* tenu à Freiburg (17-21 septembre 1973). Subject Group 56.05, 1974.

LATHAM, R. P.; MCCARTY, T. M. Recent developments in remote sensing for forestry. *Journal of Forestry*, vol. 70, no. 7, 1972, p. 398–402.

WILSON, R. C. *Potentially efficient forest and range applications of remote sensing using earth orbital spacecraft—circa 1980.* Special report in series 'Remote sensing application in forestry' of University of California, Berkeley, 1970, 199 p.

Surveillance continue des forêts tropicales par les photographies aériennes conventionnelles

FAO. *Inventario forestal por N. Henning* (FO: SF/COL 14). *Estudio de preinversión para el desarrollo forestal en los valles del Magdalena y del Sinu.* Rome, FAO, Informe técnico 4, 1970.

——. *Reconocimiento general de los bosques e inventario detallado de Azuero, por Centre technique forestier tropical,* FO: SF/PAN 6 (Inventariación y demonstraciones forestales). Rome, FAO, Informe técnico 12, 1972, vol. 4, documentos cartográficos.

LANLY, J. P. Régression de la forêt dense en Côte d'Ivoire. *Bois et Forêts des Tropiques* (Nogent-sur-Marne), 127, 1969, p. 45–59.

——. L'utilisation des photographies aériennes et des cartes pour l'évaluation des ressources forestières. Application au cas de l'Afrique francophone. In: *3e Conférence régionale de cartographie pour l'Afrique* (Addis Abéba, oct.-nov. 1972).

LETOUZEY, R. Photo-interprétation en forêt dense camerounaise. In: *Colloque sur le rôle des recherches techniques dans le développement de l'emploi des bois tropicaux en Europe* (Centre technique forestier tropical, Nogent-sur-Marne), 1967, I/E, p. 1–12.

PARKER, R. C.; JOHNSON, W. E. Small camera aerial photography — The K-20 system. *Journal of Forestry*, vol. 68, no. 3, 1970, p. 152–155.

SCHWAAR, D. C. *Land-use dynamics and transmigration in southern Sumatra.* Bogor, Soil Research Institute, 1971, 16 p.

Surveillance continue des forêts tropicales par les techniques nouvelles de télédétection

Radar

CRANDALL, C. J. Radar mapping in Panamá. *Photogrammetric Engineering*, vol. 35, no. 7, 1969, 6 p.

FAO. *Comité de la mise en valeur des forêts dans les tropiques. Rapport de la 3e session* (mai 1974). Rome, 1974, 65 p. + annexes.

HOWARD, J. A.; LANLY, J. P. Remote sensing for tropical forest surveys. *Unasylva* (Rome, FAO), 108, 1975 II, p. 32–37.

LANLY, J. P. Monitoring tropical forest resources through remote sensing. *Span*, vol. 17, no. 3, 1974, p. 114–115.

——. Techniques récentes en matière d'évaluation des ressources forestières. *Bois et Forêts des Tropiques* (Nogent-sur-Marne), 147, 1973, p. 35–45.

NEWTON, A. R. Pseudostereoscopy with radar imagery. *Photogrammetric Engineering*, vol. 39, no. 11, 1973, 4 p.

Organisation européenne de recherches spatiales (OERS). *Side-looking radar systems and their potential application to earth resources surveys.* Summary volume: ESRO CR-141, 1973, 135 p.

SNOBOHN, A. J. Empleo de sensores remotos — radar en la inventariación de la selva amazónica y levantamiento de los recursos naturales. In: 7e *Congrès forestier mondial* (Buenos Aires), 1973, 4 p.

VIKSNE, A.; LISTON, T. G.; SAPP, C. D. SLAR reconnaissance of Panamá. *Photogrammetric Engineering*, vol. 36, no. 3, 1970, p. 253–259.

Satellites et fusées

HOWARD, J. A. *Satellite sensing of land resources.* Rome, Document FAO-AGS: Misc/73/25, 1973, 6 p.

MITCHELL, C. W. *The application of ERTS-1 imagery to the FAO Sudan Savanna Project.* Rome, FAO, 1973, 23 p.

NASA. *Symposium on significant results obtained from ERTS-1* (Goddard Space Flight Center, Greenbelt, Maryland, 5–9 March 1973).

Traitement des données

ANON. *Data Processing Report, Pre-investment survey of forest resources, East Godavari.* New Delhi, Ministry of Agriculture, 1972, 43 p.

FAO/UNDP. *A description of the data processing system used in the inventory of selected areas of mixed dipterocarp forest in Sarawak* (by K. D. Singh). Rome, FAO, FO: DP/MAL/72/009, 1973, 70 p.

——. *Electronic data processing and computer programming. Forest development in Surinam* (by M. Blakstad; R. De Milde). Rome, FAO, 1974, 82 p. et 7 annexes.

FRAYER, E.; WILSON, R.; PETERS, C.; BICKFORD, C. FINSYS: an efficient data processing system for large forest inventories. *Journal of Forestry*, 12, 1968, p. 902–905.

HALLER, K. E. Inventory of natural tropical forests; a computer programme for the processing of data. Inventaire des forêts tropicales naturelles ; programme de traitement par ordinateur des résultats. *Unasylva* (Rome, FAO), 89, 1968, p. 22-28.

MARSH, H. E. *Some views on a forest inventory data processing system for uses in tropical countries.* Rome, FAO, 1974, 8 p.

2 Les forêts tropicales et la biosphère

Introduction
- Les tropiques
- Les climats des régions tropicales forestières
- Les forêts tropicales
- La biosphère

Les écosystèmes forestiers tropicaux, partie intégrante de la biosphère
- Rôles principaux des forêts
- Structure des forêts et climat
  - Interactions
  - La forêt sempervirente hyperhumide
  - La forêt caducifoliée
  - Les effets des forêts au niveau régional
    - Importance des effets exercés par les forêts
    - Considérations énergétiques
    - Considérations hydrologiques
  - Les effets des forêts au niveau mondial
    - Problèmes d'évaluation
    - Équilibre énergétique et thermique
    - Cycle de l'eau et équilibre hydrique
    - Cycle du carbone
    - Effets sur la pollution atmosphérique

Les conséquences de la modification du couvert végétal
- Le problème
- Conséquences au niveau du sol
- Conséquences sur le micro-système
  - Écobuage
  - Simplification de la complexité architecturale
  - Urbanisation
- Conséquences au niveau de la biosphère

Lacunes, les recherches nécessaires et les priorités
- Lacunes dans les connaissances
- Les recherches nécessaires
- Les priorités en matière de recherche

Bibliographie

Introduction

Les tropiques

La zone tropicale, située entre 23° 27′ de latitude Nord et 23° 27′ de latitude Sud, couvre 40 % de la surface terrestre. Le tableau 1 donne la répartition entre les terres émergées et les mers dans les différents continents, par zones de 5° de latitude.

TABLEAU 1. Superficies des régions tropicales, en milliers de kilomètres carrés (Baumgartner et Reichel, 1975)

N	25°	20°	15°	10°	5°	0°
Afrique	2 976	3 214	3 562	3 646	2 260	
Asie	3 527	2 143	1 066	400	742	
Australie	.	.	.	.	.	
Amérique du Nord	636	805	274	94	.	
Amérique du Sud	.	.	179	1 200	1 761	
Continents	7 139	6 162	5 081	5 340	4 763	
Mers	13 358	14 992	16 553	16 614	17 360	
Pourcentage des continents	35	29	23	24	22	

S	5°	10°	15°	20°	25°	Total
Afrique	1 854	1 566	1 712	1 796	1 436	24 022
Asie	711	332	.	.	.	8 921
Australie	437	508	374	1 258	2 046	4 623
Amérique du Nord	.	.	.	.	.	1 809
Amérique du Sud	2 340	2 651	2 331	1 946	1 565	139 73
Continents	5 342	5 057	4 417	5 000	5 047	53 348
Mers	16 785	16 899	17 218	16 150	15 435	149 364
Pourcentage des continents	24	23	20	24	25	26

Du point de vue climatique, les tropiques représentent une zone de largeur variable de part et d'autre de l'équateur climatique qui ne se confond pas avec l'équateur géographique en raison de la répartition particulière des terres et des mers et des influences orographiques. L'équateur climatique peut être défini comme la ligne d'uniformité maximale de l'humidité et de la température. Plus on

s'éloigne de l'équateur climatique, plus les effets saisonniers sont marqués. Les systèmes cycloniques tropicaux déplacent des masses d'air tropical vers le nord (Inde, Mexique, Floride) ou vers le sud (Afrique orientale, Madagascar) et, de ce fait, étendent les conditions climatiques tropicales au-delà des tropiques géographiques.

Les climats des régions tropicales forestières

Köppen (1930) a défini de façon empirique les climats tropicaux de basse altitude par des températures mensuelles moyennes supérieures à 18 °C. Les moyennes caractéristiques se situent entre 24 et 18 °C. Des températures mensuelles moyennes supérieures à 32 °C sont rares. Les variations thermiques saisonnières sont très faibles et sont inférieures à la variation diurne. Ces deux sortes de variations augmentent en amplitude à mesure qu'on s'éloigne de l'équateur climatique, mais avec une intensité différente, de sorte que la variation enregistrée entre les saisons peut parfois dépasser la variation diurne. Ces gradients climatiques sont représentés au tableau 2. L'alternance des saisons dans les tropiques est gouvernée par le déplacement annuel de la zone de convergence tropicale. Ce front suit la position zénithale du soleil avec un certain décalage dans le temps; le déplacement annuel de ce front ainsi que l'alternance des saisons sèche et humide sont représentés à la figure 1. La coïncidence des saisons et de la position du soleil est grande en Afrique continentale, tandis que dans d'autres régions elle est fortement masquée par les effets des vents d'ouest ou des alizés instables; c'est le cas des vents de mousson en Asie du Sud et du Sud-Est et en Afrique occidentale.

Température et humidité (moyennes annuelles et valeurs saisonnières) ont servi à beaucoup d'auteurs à subdiviser le climat tropical en un certain nombre de catégories présentant une signification écologique (par exemple, Köppen, 1923, 1931; Fosberg, Garnier, Kvechler, 1961). Les classifications les plus courantes sont :

La classification de Köppen (1931) qui est fondée d'abord sur la température, puis sur l'humidité;

La classification de Thornthwaite (1931) qui utilise l'évapotranspiration pour évaluer l'humidité;

La classification de Gaussen (1954) qui fait appel non seulement à l'humidité atmosphérique, mais encore aux réserves en eau du sol et à la probabilité des conditions de sécheresse;

La classification d'Emberger (1955), basée essentiellement sur le rythme des variations climatiques saisonnières;

La classification de Köppen est la mieux connue et la plus utilisée, et elle subdivise le climat tropical humide en :

- A_f pluviisylve, hyperhumide, les précipitations étant suffisantes durant tous les mois de l'année;
- A_m humide ou subhumide suivant les saisons, forêt sempervirente, avec des mois présentant des propriétés « arides »;
- A_w période sèche durant l'hiver de l'hémisphère correspondant, forêts denses, claires, formations arbustives ou buissonneuses, savanes, subhumides ou xéromorphes.

La figure 2 représente la répartition des types climatiques de Köppen. Cette répartition ne se confond pas avec les zones latitudinales, en raison de la distribution des terres et des mers et de la circulation atmosphérique mondiale. Des changements dans les systèmes de circulation des courants atmosphériques au niveau régional et mondial semblent également affecter l'extension des différents types climatiques. On sait cependant peu de choses à ce sujet et encore moins sur les effets de ces changements sur les forêts tropicales humides. Les effets sont plus nets et plus spectaculaires sur les marges subhumides et semi-arides de la région forestière tropicale, mais même dans ces zones on est loin d'une compréhension totale des phénomènes.

L'un des défauts de la classification de Köppen est que le régime d'humidité et la disponibilité de l'eau pour la végétation ne sont pas convenablement définis par les apports des précipitations. On doit aussi prendre en considération les pertes par évaporation. Holdridge (1967) s'efforce de le faire dans sa classification des zones de vie ou biogéographiques. On doit enfin tenir compte de la transpiration de la végétation, de la condensation des brouillards et de la rosée (précipitations occultes), qui peuvent représenter localement une proportion notable des quantités d'eau en circulation. Whitmore (1975) a fait une mise au point sur ce problème et il a résumé les résultats de l'emploi de plusieurs classifications dans le cas des forêts tropicales de l'Extrême-Orient. Il faut également souligner que des incidents climatiques rares, comme des périodes de sécheresse prolongée avec un fort ensoleillement, des orages inattendus ou des fronts froids, peuvent avoir une influence capitale sur la vie végétale, plus que les moyennes calculées d'après les observations météorologiques faites sur de longues périodes.

Les forêts tropicales

Cinquante pour cent environ des forêts du monde sont tropicales. La figure 3 représente la répartition des forêts du monde pour ce qui est de leurs superficies, tandis que le tableau 3 concerne les surfaces des forêts tropicales et les populations humaines dans ces régions.

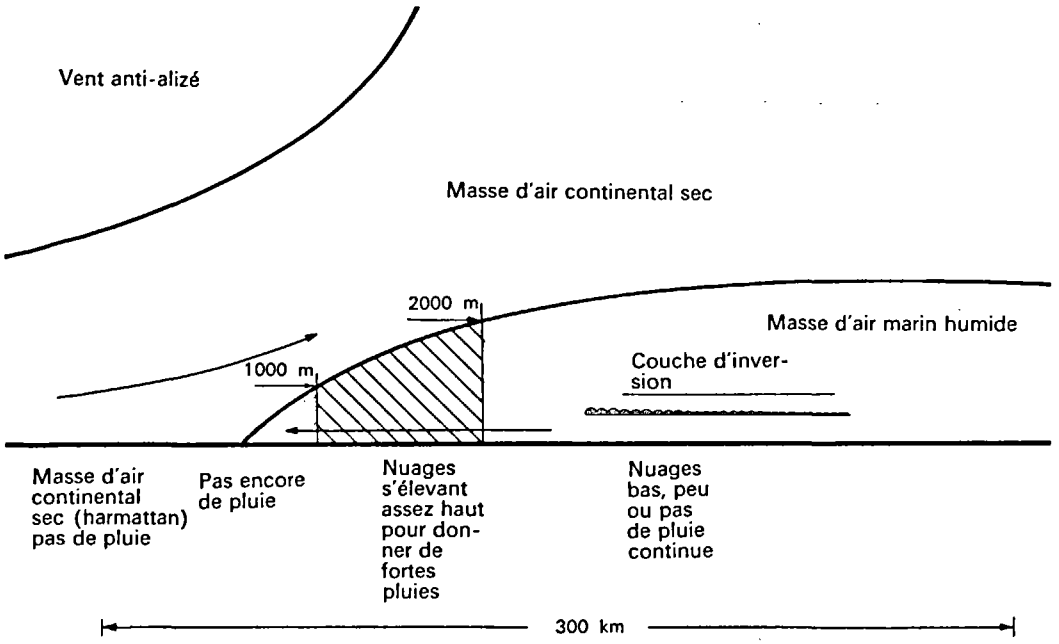
Les écosystèmes forestiers sont en relation étroite avec les précipitations annuelles, leur répartition entre les saisons et leur régularité. Leur composition floristique et leur structure varient en fonction du régime des pluies. Cette variation se trouve encore modifiée par les conditions édaphiques, orographiques, biotiques et historiques. Alors qu'on dispose de connaissances importantes sur les conditions d'existence de certains types structuraux de forêts, à un niveau élevé de la classification, on sait en vérité peu de choses sur les facteurs déterminant les caractères de la structure des forêts aux niveaux inférieurs de cette classification. Le tableau 2 montre d'une façon générale l'association aux types de climats des principales catégories de formations tropicales de la classification de l'Unesco (Ellenberg et Mueller-Dombois, 1966; Ellenberg, 1973). La figure 4 en représente la répartition géographique sur un continent hypothétique.

Les pluviisylves sempervirentes, hyperhumides, se trouvent à cheval sur l'équateur climatique. Lorsqu'on s'éloigne de ce dernier on passe progressivement aux forêts

TABLEAU 2. Gradient climatique, de l'équateur climatique aux latitudes supérieures, et gradients correspondants des principales formations végétales et des adaptations des plantes. Celles-ci concernent les types d'adaptation climatique (au-dessus de la ligne) et les types d'adaptation morphologique correspondante (au-dessous de la ligne). Les formations se rapportent aux niveaux de groupes de formation et de formation s.s. de la classification écologique et structurale. Les données climatiques ont trait aux régions tropicales de basse altitude, au-dessous de 300 m (Brünig, 1972)

Insolation annuelle à la surface du sol (kcal/cm²)	Asie du Sud-Est Bassin du Congo Bassin de l'Amazone	140-160 120-130 100-120	160 environ
Température *moyenne annuelle* T_m (°C) Variation annuelle (°C) Variation diurne (°C)	28 3 9		25 15-20 20
Vent	Prédominance de basses pressions tropicales, faibles vitesses, sauf dans le cas des bourrasques de convexion ou des tornades locales		Vitesses élevées durant l'été (typhons, ouragans, cyclones), faibles en saison sèche, effet marqué de la zone de convergence tropicale. Orages de front locaux vers la fin de la saison sèche (habub en Afrique)
Humidité relative moyenne (%)	95 % la nuit, 60-70 % le jour, variation saisonnière faible		90 % en saison humide, 60-80 % en saison sèche
Évapotranspiration potentielle/ précipitation, rapport E/P	< 1		< 1
Précipitations (mm/an) moyenne et min. ou max.	2 000; min. = 50 (T_m + 12)		1 300-3 000; min. = 25 (T_m + 12)
Répartition des précipitations	Régulière, < 2 mois secs		2 ou 4 saisons, 3-5 mois secs
Situation	Zone équatoriale et régions ayant des masses d'air humide constamment en dehors de cette zone		Zones subéquatoriales soumises à l'influence des alizés, des moussons et de vents semblables
Type de climat	Tropical hyperhumide, isotherme, sans saisons, variation diurne > variation annuelle		Tropical humide, isotherme, avec saisons et surtout des pluies d'été
Période de croissance (en mois)	11-12		7-10
Adaptation climatique et morphologique des formations végétales	Mégatherme-hydrophile		Mégatherme-tropophytique
	Hygromorphe-mésomorphe ——→		tropomorphe ——
Principales formations climaciques climatiques	Forêt équatoriale sempervirente, hyperhumide à humide, ombrophile et forêt humide semi-sempervirente		Forêt tropicale humide à subhumide, semi-caducifoliée et caducifoliée
Formations climaciques édaphiques	Forêt littorale Mangrove et forêt claire Forêt marécageuse d'eau douce et prairie Forêt sur tourbe Forêt galerie Forêts à espèce dominante sur certains sols Forêt sclérophylle		Forêt littorale Mangrove et forêt claire (moins luxuriante) Forêt marécageuse d'eau douce et prairie Forêt galerie (souvent galerie relique) Forêt sempervirente (sur des sols plus humides bien drainés) Forêt sclérophylle (terrasses sablonneuses et sols squelettiques)
Formations climaciques physiographiques	Formation submontagnarde (localement riche en chênes et en Lauracées, structure plus simple que le climax climatique) Forêt de montagne (humide) Forêt altimontaine (humide) Forêt altimontaine néphéliphile Forêt claire altimontaine et formation buissonneuse (humide)		Formations comparables à celles de la zone hyperhumide, mais avec une composition floristique différente, les conifères sont plus nombreux dans l'hémisphère nord et sud, les espèces de bambous le sont davantage dans l'hémisphère nord.
Formations dégradées	Forêt secondaire Forêt secondaire disclimacique Forêt de pins disclimacique - savane à pins (surtout à haute altitude) Prairie disclimacique (*Imperata cylindrica*) Forêt claire karstique Savane disclimacique sclérophytique		Succession secondaire infléchie Forêt secondaire disclimacique Savane disclimacique Forêt de pins disclimacique, forêt claire de pins ou savane à pins (hautes altitudes) Forêt claire karstique disclimacique Savane disclimacique sclérophytique ou xérophytique

180 environ	200 environ	220 environ	> 220
21-32 30 20	20-33 35 30	Variation extrême	Variation extrême
Suivant la saison, vents chaud (harmattan) ou humide (alizés, mousson), vitesses modérées sauf en cas de cyclone	Prédominance de hautes pressions tropicales, vitesses moyennes faibles à modérées, vitesses élevées dans le cas des orages d'advection	Comme précédemment, mais avec des orages chauds et secs plus fréquents	Comme précédemment, vents de sable et de poussière fréquents
80-90 % en saison humide, 40-60 % en saison sèche	60-80 % en saison humide, 20-50 % en saison sèche	50 % en général	Moyenne très faible, mais parfois très élevée localement pour de courtes périodes
> 1	> 2	> 4	> 8
500-1 500; min. = 20 (T_m + 12)	350-1 000; min. = 10 (T_m + 12)	100-500; min. = T_m + 70	100; max. = T + 70 mm
2 ou 4 saisons, 6-8 mois secs	2 saisons, 9-10 mois secs	11 mois secs	12 mois secs
Zones subéquatoriales et subtropicales à pluies d'été	Ceinture extra-tropicale, avec pluies d'été	Ceinture extra-tropicale à subtropicale de masses d'air descendantes	Ceinture extra-tropicale à subtropicale de masses d'air descendantes
Tropical avec saison sèche et pluies d'été	Tropical avec saison sèche très marquée et pluies d'été	Tropical aride	Tropical aride
4-6	2-3	1-2	
Mégatherme-tropophytique	Mégatherme-tropophytique-sclérophytique-xérophytique		Sol nu
→	→ xéromorphe →		→ Sol nu
Forêt tropicale subhumide à semi-aride, caducifoliée	Forêt tropicale semi-aride, à épineux, caducifoliée	Formation buissonneuse à épineux, aride et formation subdésertique	Désert hyperaride
Forêt claire littorale Mangrove-formation buissonneuse Forêt galerie et prairie Forêt claire à épineux Forêt caducifoliée humide	Formation buissonneuse littorale Mangrove claire - formation buissonneuse Forêt claire ripiphile et prairie Formation buissonneuse subdésertique	Formation buissonneuse littorale Mangrove buissonneuse Formation buissonneuse ripiphile et prairie	Mêmes formations qu'en zone aride, mais plus pauvres et plus rares
Formations semblables à celles de la zone humide, mais les effets d'exposition et de barrière sont plus marqués	Formations semblables à celles de la zone sèche, effets de l'altitude très nets et très marqués, gel fréquent même à basse altitude, surtout dans les vallées, avec pour conséquence une végétation naine localement; celle-ci est généralement ouverte et buissonneuse; effets de barrière très marqués	Comme précédemment	Comme précédemment
Savane disclimacique xérophytique Formation buissonneuse à épineux, disclimacique Formation buissonneuse disclimacique, semi-désertique	Formation buissonneuse à épineux, xérophytique, disclimacique Semi-désert disclimacique	Désert disclimacique	Sol nu



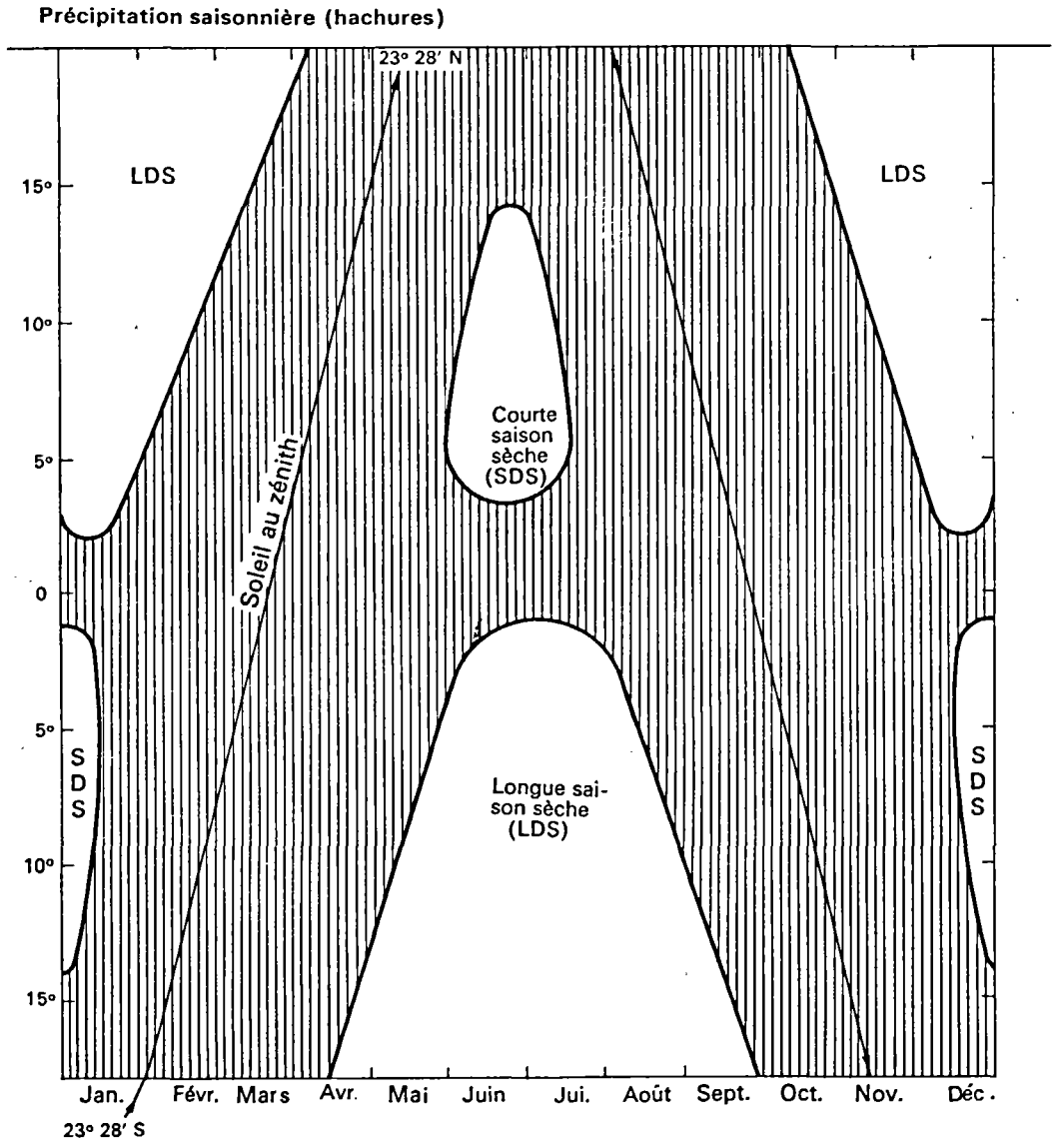


FIG. 1. En haut : coupe de la zone de convergence tropicale, le front se rapprochant vers la gauche ou reculant vers la droite suivant la position zénithale du soleil; en bas : distribution asymétrique des saisons sèche et humide, avec une zone équatoriale continuellement humide.

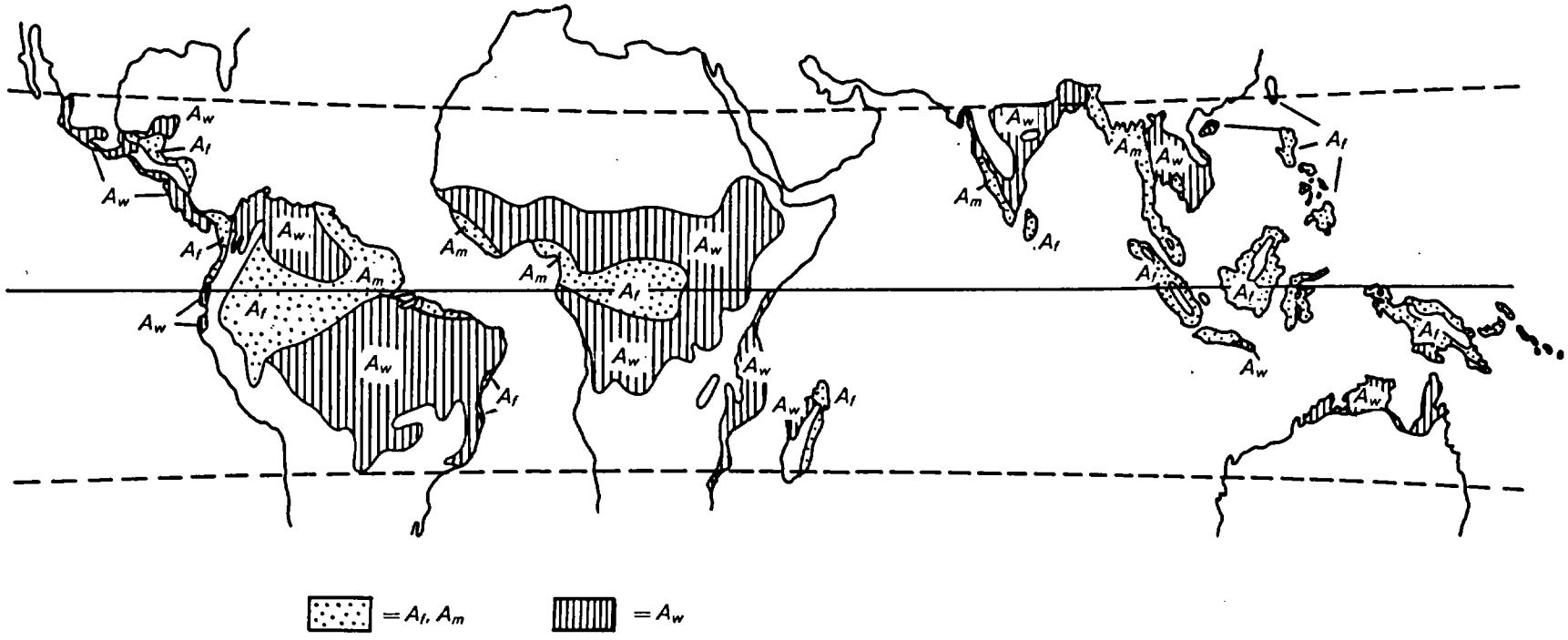


FIG. 2. Schéma de la répartition des climats tropicaux (Köppen, 1930).

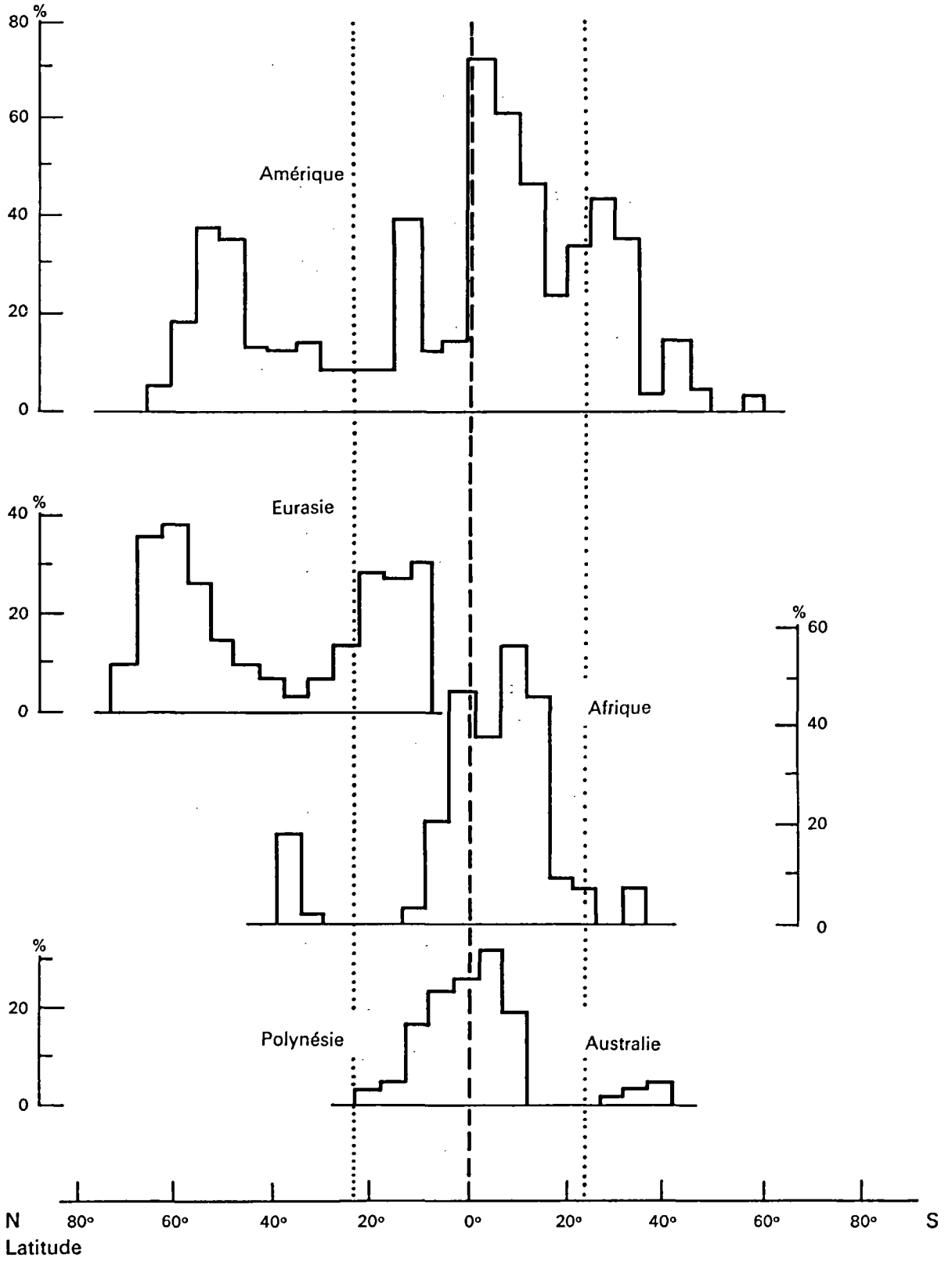


FIG. 3. Répartition des régions forestières (pourcentage de la surface totale des continents, au niveau des latitudes par tranches de 5°). Noter la proportion importante des terres forestières dans les tropiques (Baumgartner, *in Forstw. Centralbl.*, 76, 1976).

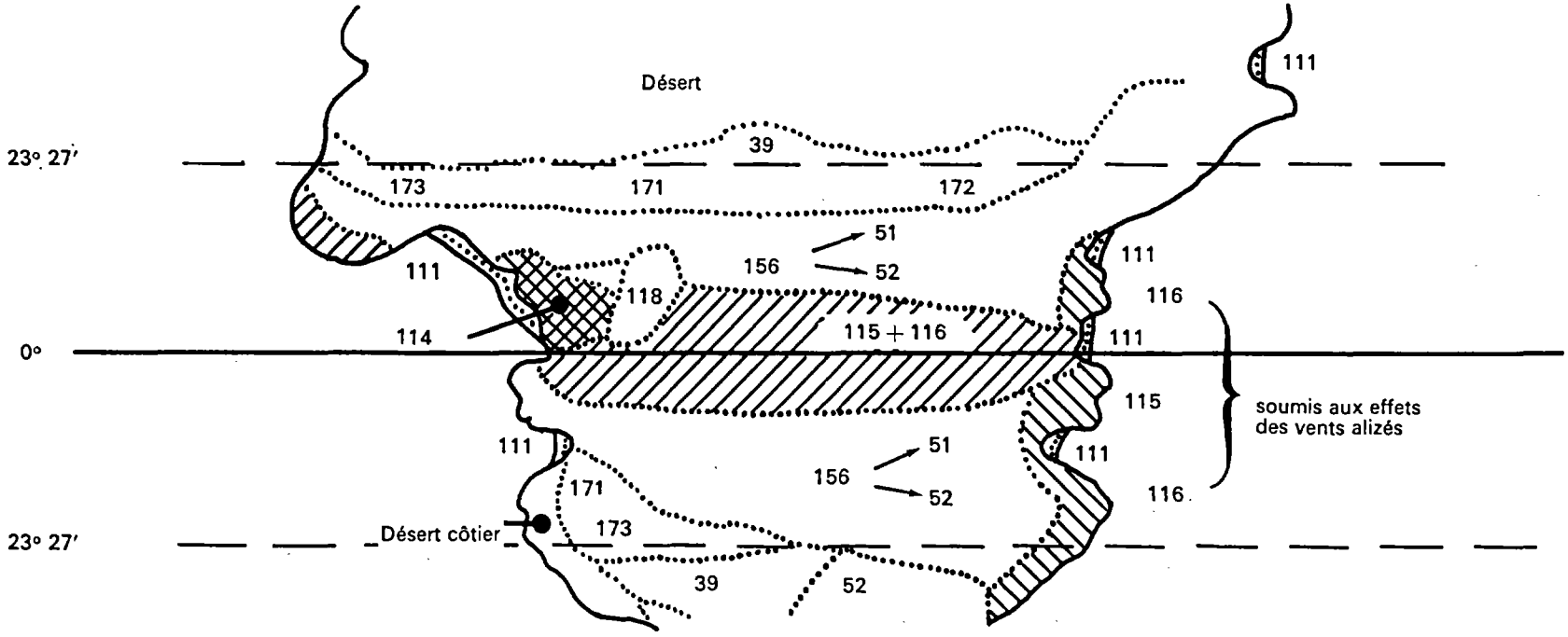


FIG. 4. Répartition des principaux types de végétation dans la zone tropicale d'un continent hypothétique. Les nombres se rapportent à la classification ci-dessous (d'après Brünig, sous presse).

111. Forêt inondée d'estuaire (eau salée).
114. Pluviisylve ombrophile.
115. Forêt sempervirente mésophile sans saison marquée.
116. Forêt sempervirente mésophile avec saison marquée.
118. Forêt sempervirente d'altitude.
156. Forêt de plaine caducifoliée.
171. Forêt sclérophylle très xéromorphe.
172. Forêt épineuse très xéromorphe.
173. Forêt succulente très xéromorphe.
51. Savane à hautes graminées.
52. Savane à graminées courtes.
39. Formations buissonneuses très xéromorphes.

TABLEAU 3. Superficie totale, surface boisée (en milliers de kilomètres carrés) et populations humaines des continents renfermant des forêts tropicales

Région	Superficie totale	Forêts				Population	
		Total[a]	%	Denses	%	× 10⁶	%
Afrique tropicale	22 150	7 340	38	2 100	29	267	25
Amérique centrale et du Sud	14 890	8 210	43	5 900	72	218	20
Asie du Sud-Est et Australie[b]	9 050	3 600	19	3 000	83	584	55
Total	46 090	19 150	100	11 000		1 059	100

a. Forêts denses, claires, formations arbustives et buissonneuses.
b. Sans l'Océanie.

sempervirentes avec une alternance saisonnière, aux forêts semi-sempervirentes, semi-caducifoliées, caducifoliées, puis aux forêts xéromorphes sclérophylles, forêts à épineux ou à plantes succulentes et à des forêts claires. Dans la zone à forêts caducifoliées, la forêt naturelle est remplacée dans une large mesure par un pyroclimax anthropique constitué par des savanes à tapis herbacé haut (humide) ou court (sec); dans le cas des forêts claires très xéromorphes, on passe à des formations buissonneuses ou au semi-désert (fig. 4).

Outre cette variation importante et évidente de la structure et de la fonction au niveau de la formation ou du groupe de formations, on note aussi une variation plus fine à deux autres niveaux inférieurs. A celui de la sous-formation, la variation existe entre les peuplements d'une forêt naturelle évoluée; elle est en grande partie fonction des différences de milieu. La variation se situe enfin au niveau des groupes d'arbres et se trouve contrôlée par les phénomènes de reproduction et les différences édaphiques existant dans un site uniforme au plan topographique. Voir pour des synthèses récentes sur ce sujet Ashton et Brünig (1975), Brünig (1975) et Whitmore (1975). Whitmore (1975) affirme que la variation à petite échelle est le mode de variation le plus délicat de la végétation. Les données précises sont si rares que sa nature et sa signification sont encore controversées pour les écologistes et les forestiers.

La variation de structure et de fonction est également liée à la phase de développement des peuplements (niveau moyen) ou des groupes d'arbres (niveau inférieur). Elle est en grande partie contrôlée par la création de clairières dans la forêt. Les trouées provoquées par la foudre et par les vents dans les forêts équatoriales de basse altitude représentent généralement 0,5 à 3 % de la surface; elles peuvent être de la taille d'un ou de quelques arbres émergents ou plus grandes (d'un diamètre supérieur à la hauteur des émergents). La taille de la clairière et la régénération déterminent la nature et la succession des formations floristiques et architecturales qui s'ensuivent. Cette succession comprend au maximum une phase de chablis, une phase de reconstruction, une phase de maturation et une phase de surmaturation. Le chablis peut occuper jusqu'à 1-2 % de la surface forestière et la phase de reconstruction entre 5 et 20 % de celle-ci, mais les proportions peuvent être plus grandes si les forces de destruction sont plus importantes (voir aussi le chapitre 8). La connaissance de la nature et de la complexité de la variation aux niveaux moyen et inférieur en relation avec la flore disponible, les modifications faites, les conditions édaphiques et de reproduction, est capitale pour l'évaluation de la variation correspondante des fonctions et des possibilités des écosystèmes forestiers tropicaux.

Ce mode de variation est en outre sujet à des changements du milieu, par exemple les fluctuations du régime des pluies et des populations animales, surtout pour les variations enregistrées aux niveaux moyen et inférieur. On dispose à cet égard de peu de données sûres.

Les problèmes d'inventaire et de classification qui découlent des modes de variation très complexes dans les forêts tropicales ont été très étudiés par les écologistes et les forestiers britanniques et français. Des méthodes satisfaisantes sont à présent disponibles pour échantillonner, analyser et classer les forêts tropicales aux échelles de variation grande et moyenne (voir chapitres 1 et 4), mais pas encore à une faible échelle de variation.

Le problème de la stabilité et de la fragilité des forêts tropicales se rattache à celui de la variation. Ces problèmes sont d'une importance cruciale pour l'utilisation et l'aménagement des terres, mais les faits bien établis sont encore rares et les opinions donnent lieu à controverse. Le concept classique d'une relation simple et positive entre diversité et stabilité est contredit par l'observation attentive des écosystèmes tropicaux et par des travaux théoriques récents qui suggèrent « que les communautés présentant un large éventail d'espèces et un réseau complexe d'interactions (la pluviisylve équatoriale étant le paradigme) sont probablement plus fragiles que les écosystèmes tempérés relativement simplifiés et robustes » (May, 1975). Les mécanismes de reproduction des espèces végétales et animales de la pluviisylve tropicale sont plus adaptés à la concurrence biologique qu'à des modifications à grande échelle du milieu. Les écosystèmes tropicaux mettent en réserve les éléments nutritifs dans la végétation plutôt que dans les sols. A ce double égard, ces écosystèmes sont moins résistants aux changements que les forêts des régions tempérées. Les forêts tropicales sont stables seulement dans un domaine assez restreint de variation des paramètres mésologiques. Le milieu tropical humide permet aux systèmes de persister malgré leur fragilité, parce que les perturbations sont de faible amplitude et localisées. Des cataclysmes naturels ont tendance à se reproduire de manière assez régulière. Les forêts tropicales sont donc concernées par une agitation constante caractérisée par plusieurs phases de développement. Chaque zone montre un ensemble complexe de stades d'évolution : stades jeunes, sans grande diversité, mais changeant rapidement, stades

mûrs, avec une plus grande diversité et persistants, stades de dégradation de nouveau moins diversifiés (voir chapitre 8). Cette complexité confère au système une certaine résistance aux perturbations, mais qui est limitée à une amplitude déterminée des modifications. Cette stabilité dynamique du système tient à deux conditions : premièrement que les forces agissant sur lui ne dépassent pas un certain seuil (en pareil cas, des modifications marquées et durables se produisent); deuxièmement, que les conditions mésologiques soient elles-mêmes relativement constantes, si ce n'est uniformes. L'action de l'homme (dans son intensité et dans sa durée) durant la période récente a dépassé la capacité d'autorégulation des écosystèmes et, de ce fait, cette stabilité dynamique a été rompue dans de vastes régions des tropiques humides (voir chapitre 9).

La biosphère

La biosphère comprend tous les milieux où la vie existe et se maintient. Elle comprend de ce fait les parties de la lithosphère, de l'hydrosphère et de l'atmosphère. La biosphère contient des écosystèmes de nature et de niveau de complexité différents; des interactions et des changements se produisent entre ces écosystèmes. La figure 5 illustre cette hiérarchie des écosystèmes sur le plan fonctionnel, depuis la base naturelle jusqu'au sommet culturel. Des rapports analogues existent entre des écosystèmes de taille croissante : depuis un organe d'un arbre, à un arbuste, un groupe d'arbres, un peuplement et jusqu'à la formation (macrosystème d'Ellenberg, 1973).

Les échanges se déroulant dans la biosphère font intervenir de l'énergie lumineuse, thermique, chimique et cinétique ainsi que de la matière sous forme gazeuse, liquide ou solide. Les systèmes de circulation à micro-, méso- et macro-échelle sont interdépendants et ils règlent les inputs et les outputs (intrants et extrants) qui ont lieu entre les écosystèmes. Sont également couplés les processus de circulation interne et externe d'un système. La biosphère apparaît alors comme un vaste ensemble de structures et de processus interdépendants. Toute modification dans une partie d'un écosystème ou de la biosphère entraînera éventuellement des rajustements dans les autres compartiments.

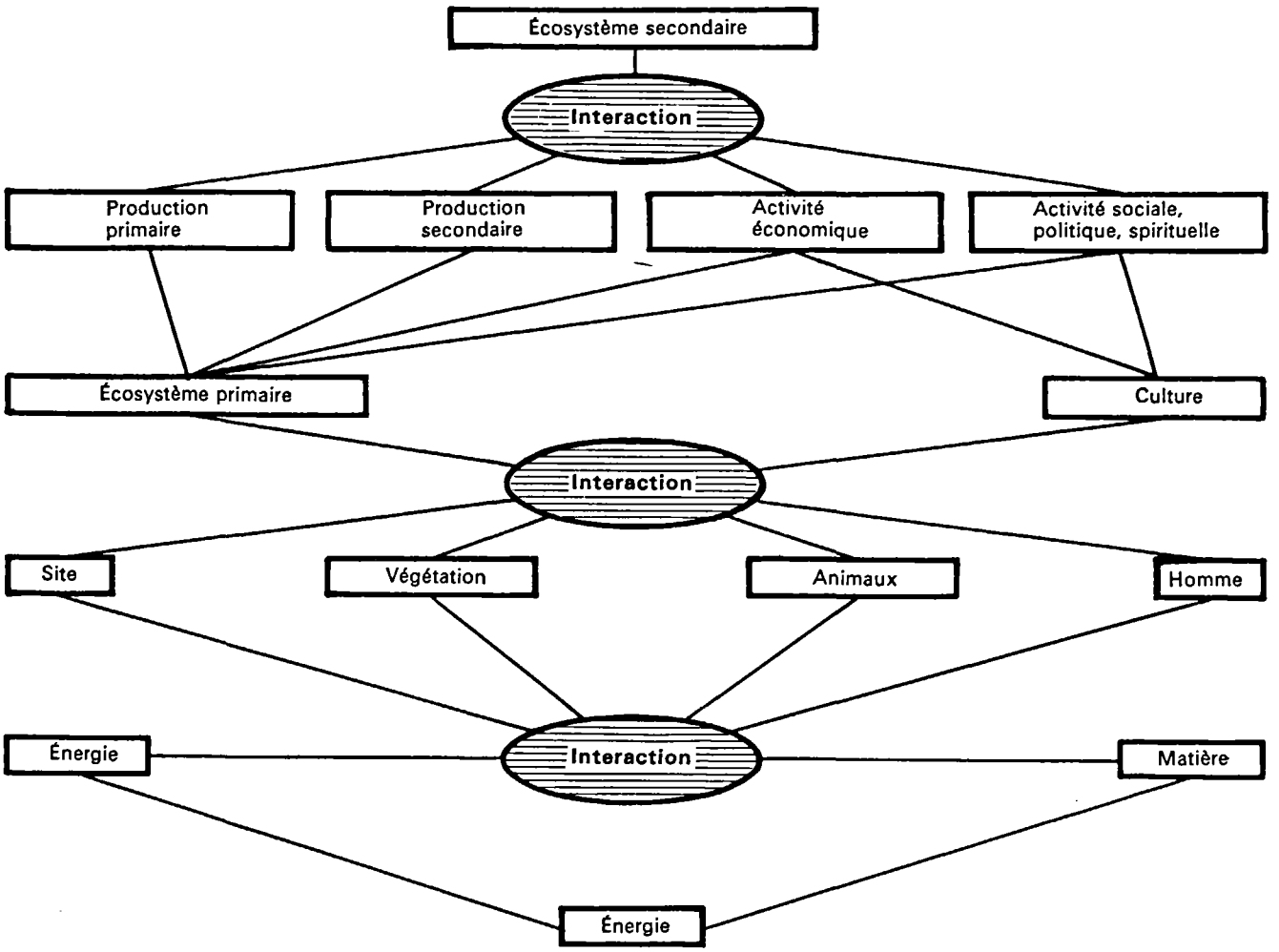


FIG. 5. Relations et interactions au sein d'une hiérarchie d'écosystèmes (d'après Brünig, 1971*b*).

Les écosystèmes forestiers tropicaux, partie intégrante de la biosphère

Rôles principaux des forêts

Les écosystèmes forestiers ont des fonctions de protection, de régulation et de production au niveau de l'écosystème primaire (fig. 5). Ces fonctions peuvent revêtir une valeur utilitaire pour l'homme et faire alors partie de l'écosystème culturel (niveau de l'écosystème secondaire de la fig. 5). Ces fonctions se traduisent par des influences au niveau de l'environnement, dont les plus importantes sont les suivantes :

Fonctions de protection

Protection des sols par interception et réflexion des rayonnements, des précipitations et des vents;
Maintien des concentrations de gaz carbonique et d'humidité par suite de la réduction de la vitesse du vent;
Protection des espèces animales et végétales et mise à leur disposition de conditions favorables.

Fonctions de régulation

Absorption, mise en réserve et libération de gaz carbonique, d'oxygène et d'éléments minéraux;
Absorption des aérosols et des bruits;
Absorption, mise en réserve et émission d'eau;
Absorption et transformation de l'énergie lumineuse et chimique.

Fonctions de production

Mise en réserve efficace de l'énergie sous forme utilisable dans la phyto- et la zoo-masse;
Processus de régénération et d'autorégulation concernant la production du bois, de l'écorce, des fruits et des feuilles;
Production d'un large éventail de composés (résines, alcaloïdes, huiles essentielles, latex, substances pharmacodynamiques, etc.).

Ces fonctions rendent à l'homme les services suivants :

Protection

Protection des cultures contre la sécheresse, le froid, les vents et les rayonnements;
Conservation des sols et des eaux;
Protection des populations humaines contre diverses formes d'agression ou de pollution (bruits, odeurs, fumées).

Régulation

Amélioration des conditions atmosphériques dans les zones urbaines et récréatives;
Amélioration du régime thermique dans les établissements humains (arbres le long des routes, parcs);
Amélioration de la qualité des biotopes et de l'agrément des paysages.

Production

Fourniture d'une grande variété de matières premières pour satisfaire les besoins croissants des hommes;
Création d'emplois;
Source de prospérité économique.

Structure des forêts et climat

Interactions

La structure de la forêt, y compris ses modifications de nature phénologique, est fonction du macroclimat, des conditions physiographiques et édaphiques qui le corrigent, l'ensemble déterminant le microclimat au sein du peuplement, au-dessus et autour de ce dernier. Cette variation de structure de la forêt le long du gradient macroclimatique, à partir de l'équateur climatique, est indiquée dans le tableau 2.

Les modifications de l'architecture forestière et les variations saisonnières affectent la répartition des intrants et des extrants dans le système ainsi que d'une manière plus générale la dynamique de l'écosystème forestier. La figure 6 représente la nature de ces gains et de ces pertes ainsi que les directions des flux dans l'écosystème forestier tropical. Ces phénomènes sont influencés par la structure des peuplements, mais on dispose de peu de données pour quantifier ces interactions. Celles qui sont disponibles concernent des peuplements spécifiques et il est difficile de les généraliser ou de les extrapoler. Par exemple, Jackson (1969) a conclu de ses études sur 500 ha de forêt côtière près de Dar es Salaam que la variation locale de pluviosité était très grande et qu'elle était plutôt en rapport avec les lignes de grain qu'avec le relief; ainsi, des peuplements forestiers adjacents du même type et situés dans une région homogène topographiquement peuvent avoir des microclimats très différents et éventuellement une composition floristique et une architecture distinctes, qui modifieront à leur tour le microclimat. Mais il est difficile de vérifier cela par de simples méthodes de sondage sur le terrain.

La forêt sempervirente hyperhumide

La variation de pluviosité, dans l'espace et dans le temps, semble être sous les tropiques bien plus grande que dans les climats tempérés. On note en outre une variation pour ce qui est des heures d'éclairement et du rayonnement net, ce qui donne encore plus de relief aux effets des extrêmes de pluviosité. C'est ainsi que les statistiques pluviométriques concernant le climat équatorial de Kuching, à Sarawak, permettent de déduire une moyenne de 4 020 mm/an pour la période 1896-1957; les valeurs extrêmes étaient égales à 2 740 et à 5 760 mm; les valeurs mensuelles extrêmes étaient égales à 17 et à 1 580 mm; la somme des pluviosités de 30 jours successifs est souvent inférieure au niveau d'un mois sec, même si la pluviosité mensuelle calendaire est bien supérieure à 100 mm. La signification écologique de ces périodes sèches peu évidentes a été discutée par Brünig (1971*c*). Les hypothèses de ce dernier sont les suivantes :

Les forêts sempervirentes tropicales humides présentent des périodes de déficit hydrique imprévisibles et leur fréquence croît avec la diminution de la capacité de mise en réserve de l'eau dans la région du système radical; la structure de la forêt est adaptée en conséquence pour éviter la surchauffe durant la période de déficit hydrique;
Dans les biotopes caractérisés par des ressources en eau

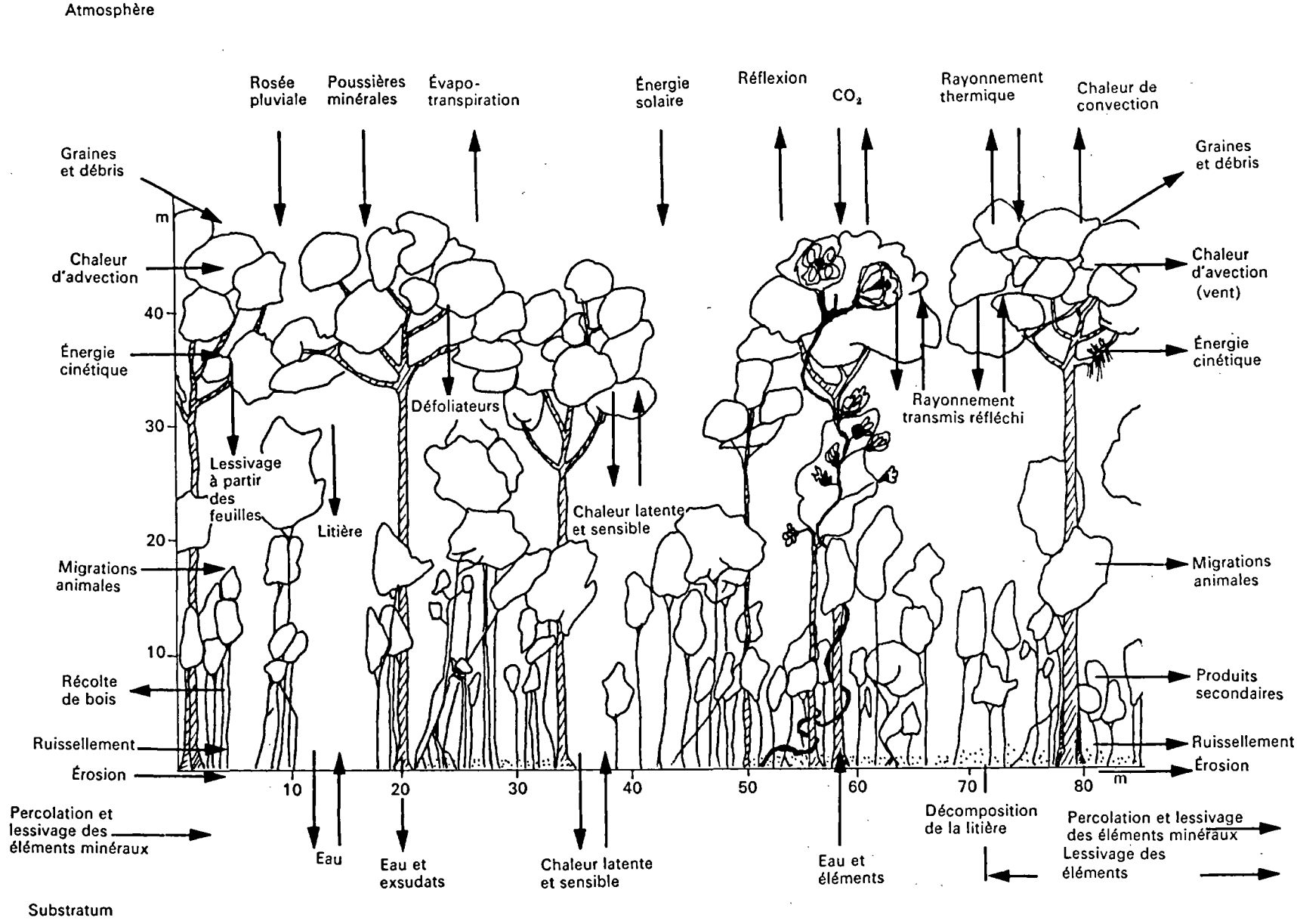


FIG. 6. Nature et sens des gains et des pertes (intrants et extrants) dans un écosystème forestier tropical.

abondantes, la structure de la forêt est adaptée pour rendre l'évapotranspiration maximale, tout en évitant les dommages pouvant être causés aux feuilles lors des maximums d'éclairement du milieu de la journée;

Les différentes phases de développement des peuplements (depuis le chablis jusqu'à la forêt évoluée ou même sénescente) présentent des structures destinées à utiliser au maximum les ressources du biotope avec le minimum de risque de dommage par suite d'un déficit hydrique excessif.

Sajise (1974) fait remarquer que « la combinaison harmonieuse des propriétés d'absorption et d'émission des feuilles (absorption satisfaisante dans la fraction du spectre visible, faible dans la proche absorption et émission bonne dans le lointain) n'est pas une conséquence de l'adaptation ou de l'évolution, mais qu'elle est purement forfuite ; la réflexion spectrale des plantes aquatiques est la même que celle des plantes terrestres ». Nous ne savons presque rien en fait de ce qui peut paraître à l'observateur comme une « stratégie d'adaptation » d'un arbre ou d'un peuplement dans son architecture pour affronter les défis de l'environnement. On ignore également dans quelle mesure les facteurs essentiels cités par Collier *et al.* (1973) (mécanismes de dispersion, milieu physique et effets biotiques comme l'ombrage, l'abri ou la concurrence) contribuent à la structure de la végétation.

On dispose de peu de données sur les processus d'échange d'énergie et de matière et celles qui existent n'ont qu'une valeur locale. Behn et Duffee (1965) ont fait la synthèse des travaux micrométéorologiques faits en Colombie avec de grandes tours (étude BENDIX), près de Dakar (Université de Dakar) et à Panamá (armée américaine), et ils ont confirmé la nature générale des gradients de rayonnement, de température et d'humidité constatés auparavant par Richards (1952). L'évaporation croît du sol vers le haut, d'abord de façon modérée, puis l'intensité augmente nettement dans la partie supérieure de la canopée. Cela est en accord avec les gradients de rayonnement et de vitesse du vent. De courtes périodes sèches durant la grande saison de pluie augmentent fortement l'évaporation à tous les niveaux (trois fois plus au niveau du sol contre deux fois plus au niveau des houppiers).

Les mesures faites dans la réserve forestière de Pasoh, en Malaisie, confirment que la pression de vapeur d'eau est généralement très élevée dans la pluviisylve et qu'elle décroît légèrement du sol vers le haut. La nuit, la teneur en vapeur d'eau de l'air est supérieure au sein de la canopée à ce qu'elle est dans l'atmosphère périphérique, ce qui indique la poursuite de la transpiration même durant la nuit (Aoki, Yabuki et Koyama, 1974). Cette pression élevée de vapeur d'eau dans la pluviisylve atténue les variations de température. La variation maximale est enregistrée dans la strate la plus élevée de la canopée, où les températures maximales un peu après midi coïncident avec les minimums d'humidité; il en résulte des déficits importants de pression de vapeur d'eau à ce niveau (Evans, 1939; Aoki *et al.*, 1974). Dans des conditions de déficit important de pression saturante et d'un rapport Bowen élevé, une augmentation de la turbulence est particulièrement efficace pour la dissipation de la chaleur et l'intensité de la transpiration. C'est ainsi qu'une augmentation de la vitesse du vent de 1 m/s se traduit par un accroissement de l'ordre de 3 % de l'évapotranspiration (Mock, 1974). Cette ventilation de la canopée confère certains avantages de nature écologique; le rafraîchissement s'améliore par l'accroissement de la transpiration, si l'eau est encore disponible, ou par suite du renouvellement rapide de la couche d'air environnante et de la dissipation de la chaleur au niveau de la surface foliaire (voir fig. 7, à droite; Brünig, 1976).

Les valeurs moyennes de l'évapotranspiration dans les forêts tropicales humides sont comprises entre 1 200 et 1 500 mm (Penman, 1970). Elles sont tirées de mesures météorologiques fort rares et l'on peut supposer l'existence d'une grande variation en fonction des biotopes, des types de forêts (structure et composition floristique) (Brünig, 1971*c*). Voir également le chapitre 12.

Kenworthy (1971) a mesuré une perte par interception de 450-500 mm dans le cas d'une forêt naturelle mélangée à Diptérocarpacées de Malaisie, où la pluviosité est de 2 500 mm/an. L'écoulement le long des troncs est négligeable, sauf en cas de fortes précipitations, lorsque la pluie est poussée par des vents très puissants. La transpiration atteint 1 350 mm et l'évaporation au niveau du sol 25 mm; le drainage représente 650-700 mm, soit 26-28 % de la pluviosité. Loe Kwaisin (1974) a mesuré dans la réserve forestière de Pasoh une interception de 42 % et Teoh (1974) a trouvé des valeurs comprises entre 12 et 32 % dans des plantations d'hévéas. L'écoulement le long des troncs est très variable, ce qui n'est pas surprenant en raison de la variation de la morphologie des plantes, du régime pluviométrique et de la vitesse des vents.

La pénétration à travers le couvert ainsi que le rayonnement au niveau du sol diminuent à mesure que progresse la succession secondaire. Pour une pluviosité continue de 40 mm/jour, les données de Snedaker (1970), dans le cas de régions de basse altitude du Guatémala, sont les suivantes : 90 % pour la pénétration à travers le couvert dans une succession secondaire âgée de 14 ans, 82 % à 32 ans et une valeur comparable dans une forêt non perturbée. Le rayonnement incident au sol était égal à 10 % dans le peuplement âgé de 14 ans et à 3,9 % dans celui âgé de 32 ans. Outre l'âge du peuplement, la nature du biotope influe sur l'interception, car sur les biotopes favorables il se forme plus rapidement un couvert plus dense et plus complexe.

L'intensité lumineuse dans la canopée et dans le sous-bois diffère en fonction des saisons dans le cas des forêts où la chute des feuilles présente un caractère saisonnier. Un meilleur éclairement pendant les périodes de chute des feuilles joue un rôle important pour la régénération des espèces de lumière (Ashton et Brünig, 1975). On dispose de peu de mesures à ce sujet, à l'exception de celles de Brinkmann (1971). Dans les peuplements relativement ouverts, sclérophylles et xéromorphes, la réduction du rayonnement dans la partie supérieure de la canopée est beaucoup plus faible; en conséquence la proportion de lumière qui parvient au sol est plus grande. La faible ventilation au niveau du sol et le rayonnement assez élevé entraînent des températures élevées à la surface des feuilles et du sol. Ces températures

peuvent être égales à celles enregistrées en dehors du couvert forestier pendant les jours calmes et même supérieures en cas de vent. On trouve des exemples et des considérations sur l'importance écologique de ces phénomènes dans le cas des forêts de pins de Cuba (Fojt, 1969) et de certains types de *kerangas* à Sarawak (Brünig, 1974). Dans de telles conditions l'évaporation potentielle au niveau du sol peut être considérable.

Brinkmann (1970) a mesuré l'intensité d'éclairement à de brefs intervalles pendant 3 jours dans une forêt secondaire dense et dans des zones défrichées comparables. En forêt, l'intensité d'éclairement relatif était faible (0,7-1,9 %), la proportion du rayonnement ultraviolet très faible alors que celle du rouge et de l'infrarouge était plus élevée qu'en dehors du couvert forestier. Il en conclut, en accord avec les résultats antérieurs de Smith (1936) et Walton (1936), que pour le sous-bois la compétition au niveau des racines et des tiges semblait plus importante que la lumière. Stoutjesdijk (1972) relie le rapport de la proportion de radiation dans le rouge proche à celle du rouge lointain, qui est plus élevé dans les pluviisylves que dans les forêts tempérées feuillues, à la structure plus irrégulière de la canopée des premières.

L'illumination à partir du sol et jusqu'à une hauteur de 5 m environ, dans des forêts ombrophiles mésophylles complexes, est souvent égale à moins de 1 % de l'illumination en terrain non forestier et la plus grande partie de

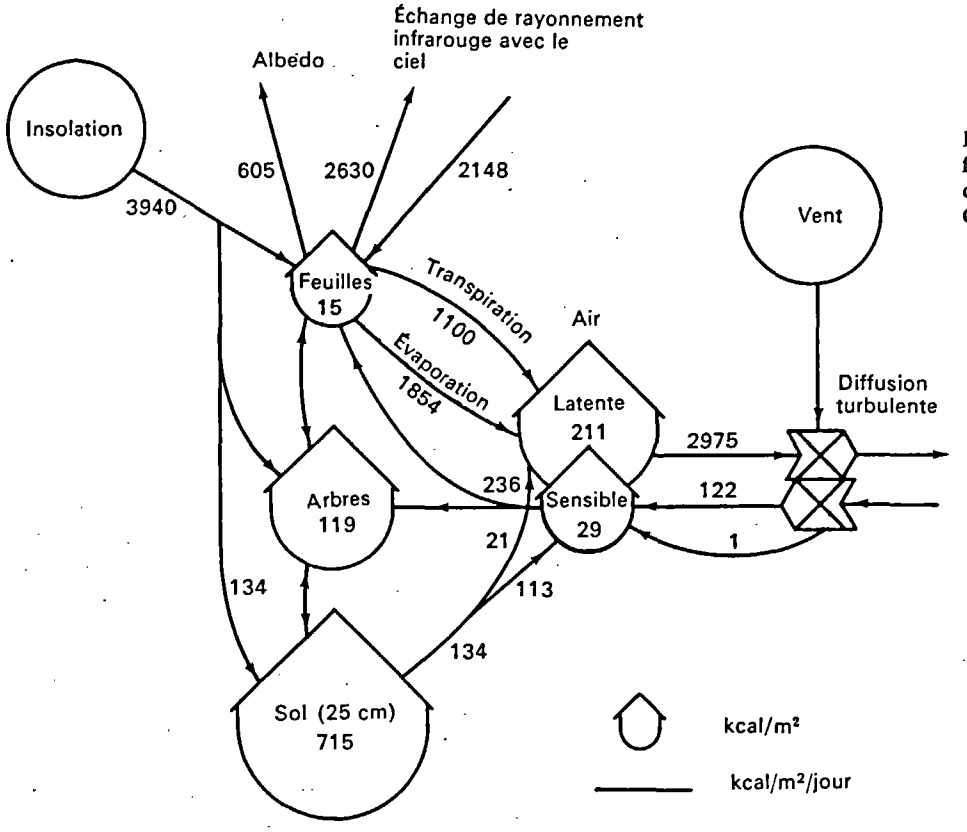


FIG. 7. Bilan de l'insolation et des flux de chaleur dans la pluviisylve d'El Verde (Porto Rico), d'après Odum (1970).

l'énergie provient des taches de lumière. La courbe de l'illumination relative enregistrée dans la réserve forestière de Pasoh traduit une diminution progressive de 100 à 25 % entre une hauteur de 58 et de 47 m; il n'y a pas ensuite de diminution au-dessus d'une canopée intermédiaire dense aux environs de 30 m; au-dessous de ce niveau, la diminution est logarithmique : 5 % à 20 m, 2 % à 10 m et 1 % à 5 m dans le sous-bois (Yoda, 1974). Odum (1970) a présenté une évaluation de l'insolation et des flux de chaleur dans une pluviisylve (fig. 7) qui montre l'importance de l'évapotranspiration et de la diffusion par suite de remous atmosphérique dans le maintien d'un équilibre énergétique au sein d'une forêt tropicale humide. L'accumulation de chaleur dans la phytomasse d'une pluviisylve évoluée est probablement notable. Yabuki et Aoki (1974) l'évaluent dans le cas de la biomasse (800 t/ha = 8 g/cm², variation journalière de la température 7 °C) de la forêt à Diptérocarpacées de la réserve forestière de Pasoh, à 56 cal/cm², soit 40 % du rayonnement incident net pendant la demi-journée (jusqu'à midi).

La variation de température le long du profil du peuplement végétal est faible et elle est de l'ordre de quelques degrés Celsius, sauf vers midi pendant les journées radieuses où l'on enregistre un maximum thermique bien net dans une zone étroite à la surface de la canopée (Yoda *et al.*, 1975).

L'importance de ce maximum dans la genèse de déficits importants de saturation de vapeur d'eau dans la couche atmosphérique entourant les émergents a été discutée par Richards (1952) et par Brünig (1971*c*, 1974). D'une manière générale, les gradients de température sont peu prononcés, mais la proportion de rayonnement rouge lointain augmente de façon notable dans la strate inférieure. L'humidité relative s'accroît lorsqu'on descend dans la canopée, de 50 à 60 % au sommet, vers midi, à plus de 90 % au niveau du sol. La forme et la disposition des feuilles et des plantes doivent être adaptées à des conditions climatiques très différentes dans les diverses strates forestières, mais on dispose de très peu de données sûres sur les conditions microclimatiques et les informations expérimentales sur les propriétés écophysiologiques des plantes dans ces milieux sont quasi inexistantes.

La composition chimique de l'air à l'intérieur du peuplement végétal diffère également de celle enregistrée en dehors du couvert forestier; Freise (1936) en a donné les caractéristiques suivantes :

Teneur élevée en gaz carbonique, dépassant souvent 1 000 ppm;

$N_x O_x$: 44 mg/m³; NH_4 : 2 mg/m³; $H_2 O_2$: 1 mg/m³; CH_4 : 15 mg/m³;

Acides gras de faible poids moléculaire, 65 mg/m³, en particulier acide formique et d'autres composés organiques odorants;

Particules végétales minuscules comme des fibres, des poils, des écailles, mais peu de grains de pollen.

L'élaboration d'une phytomasse considérable et le renouvellement rapide de la matière organique, de l'énergie et de l'eau dans l'écosystème entraînent une répartition caractéristique des nutriments minéraux dans les différents compartiments de cet écosystème, qui est fondamentale pour son équilibre dynamique. Klinge (1976) a résumé et comparé les données disponibles sur la biomasse et la teneur en éléments nutritifs dans les écosystèmes forestiers tropicaux et tempérés. Il en conclut que dans les premiers il y avait une tendance à l'accumulation dans la biomasse vivante d'une plus grande proportion de nutriments, mais le degré de variation dans les deux types de forêts était important, avec des chevauchements dans les valeurs enregistrées. Cette tendance à l'accumulation des nutriments dans la biomasse des écosystèmes forestiers tropicaux rendra ces derniers plus sensibles aux perturbations induites par l'homme. En effet toute modification consistant dans la destruction ou l'exportation de la phytomasse entraînera un départ considérable de nutriments hors du système sous forme de solutions, de gaz et de particules. Voir également les chapitres 10 et 13.

La forêt caducifoliée

En s'éloignant de l'équateur climatique les précipitations diminuent tandis que l'évapotranspiration et le caractère saisonnier du climat augmentent. Le long de ce gradient les forêts deviennent de plus en plus caducifoliées, cette propriété intéressant d'abord la strate supérieure de la canopée et les peuplements situés sur des biotopes ayant une capacité de rétention en eau moyenne, puis peu à peu l'ensemble de la canopée y compris le sous-bois et les formations sur des sols profonds et possédant des réserves en eau importantes. Par suite du caractère saisonnier du climat et du mode de chute des feuilles, les conditions microclimatiques sont nettement différentes de celles de la forêt sempervirente hyperhumide, mais les mesures comparées sont rares.

Lors de la saison pluvieuse, ces conditions microclimatiques sont analogues à celles qui prévalent dans la forêt sempervirente, si l'architecture et la structure sont semblables, mais d'une manière générale la forêt caducifoliée possède des arbres de hauteur plus faible, une surface foliaire et une biomasse moindres. En conséquence, les taux de réduction du rayonnement et des précipitations diffèrent. Les paramètres macroclimatiques (moyennes et variations) exercent une influence profonde sur la structure de la végétation et la phénologie. Malaisse *et al.* (1972) ont enregistré une interception de la pluviosité de 35 % dans une forêt claire (*miombo*) pendant l'optimum de la saison de croissance, lorsque la pluviosité mensuelle est égale à 250 mm. La pénétration à travers le couvert et l'écoulement le long des troncs donnent des volumes d'eau qui sont presque entièrement mis en réserve dans le sol. L'écoulement le long des troncs est évalué à 50 % de l'eau interceptée. Le drainage dans l'année représente 50 mm ou 4 % environ de la pluviosité totale. L'évapotranspiration annuelle comprend 200 m d'évaporation et 850-900 m de transpiration (voir chapitre 12).

Les effets des forêts au niveau régional

Le microclimat des forêts se caractérise par une subdivision particulière de l'énergie et de la matière incidentes. Cette subdivision n'est pas la même suivant les propriétés structurales, architecturales et optiques des peuplements. Les flux sortant de ces derniers seront variables et influeront sur les climats régionaux. Ces effets seront modifiés par l'influence des villes, des surfaces pâturées et cultivées, des plantations ou des étendues d'eau. En effet, chacun de ces types d'occupation des terres possède des caractères particuliers au niveau des échanges et des équilibres de matière et d'énergie et leurs effets se prolongent verticalement et latéralement sur une certaine distance. L'échange de rayonnement influe sur la stabilité ou la labilité de la stratification atmosphérique, le transfert de la teneur en vapeur d'eau influe sur la nébulosité ou le type de nuages ou encore le cycle hydrologique et les propriétés aérodynamiques de la surface foliaire modifient la direction du flux d'air, la retombée des aérosols et la répartition des polluants. On ne peut encore évaluer aucun de ces effets.

Importance des effets exercés par les forêts

Cette importance croît avec la taille de la source et elle est fonction de la nature du facteur transporté. La vapeur d'eau, le gaz carbonique, les grains de pollen ou les spores peuvent affecter la biosphère à l'échelle continentale. Les échanges d'eau agissent sur le fonctionnement des bassins versants ainsi que sur les caractéristiques des cours d'eau, du fait du

ruissellement, de l'infiltration rapide, de l'érosion et du lessivage. On connaît bien dans les régions tempérées les mécanismes des échanges verticaux de rayonnement, mais ce n'est guère le cas pour les régions tropicales, en particulier pour ce qui est des températures, de l'humidité et de l'albedo. On ne comprend pas encore assez bien le transfert turbulent de chaleur, de vapeur, de gaz et de particules, dans certaines conditions de labilité de la stratification de l'air ou d'inversion. La circulation atmosphérique peut transférer les effets des forêts tropicales bien au-delà des régions où celles-ci se trouvent.

Des études régionales sur l'importance et l'étendue des effets exercés par les forêts, par exemple les changements de pluviosité à la suite d'une déforestation ou au contraire d'un reboisement, existent en Argentine, en Espagne, en Inde, dans la République fédérale d'Allemagne et en URSS. Les rares études faites dans des pays tropicaux ont été moins fructueuses, car il est très difficile de séparer les effets des fluctuations climatiques de ceux dus aux changements d'utilisation des terres. Les recherches dans ce domaine sont délicates et nécessitent des techniques expérimentales et d'évaluation complexes et souvent coûteuses.

Considérations énergétiques

Les échanges d'énergie représentent un moyen précieux pour évaluer les effets au niveau local et régional d'un type de couvert végétal et d'occupation des terres particulier. Les conditions locales de la surface terrestre, comme les propriétés aérodynamiques et optiques de la végétation, et celles du régime de rayonnement solaire déterminent des caractères particuliers de l'équilibre radiatif, hydrique, ainsi que des propriétés thermiques et hydrologiques individuelles. Les forêts absorbent de manière efficace les radiations visibles et infrarouges. La réflexion des forêts est inférieure de 5 à 10 % à celle des autres types de couverture du sol. La basse température radiante des forêts réduit l'émission infrarouge. L'absorption élevée d'énergie par les forêts est surtout utilisée dans le processus d'évapotranspiration; en conséquence l'émission de vapeur d'eau dans l'atmosphère au-dessus des peuplements est intense, et le refroidissement par évaporation empêche la surchauffe des terres forestières et réduit les échanges atmosphériques par convexion. L'humidification de l'air sans rupture de la stratification atmosphérique semble caractéristique des régions forestières tropicales humides (tableau 4).

TABLEAU 4. Éléments de l'équilibre thermique dans les régions tropicales (Baumgartner et Reichel, 1975)

Latitude (°)	Nord			Sud		
	25°	15°	5°	5°	15°	25°
kcal/cm²/a	Surfaces terrestres seulement					
Q, rayonnement net	69	71	72	72	73	70
H, flux de chaleur dans l'air	48	35	9	4	21	42
L, flux de chaleur latente	21	36	63	68	52	28
$\frac{100\,L}{Q}$	31	51	88	94	71	40
$\frac{100\,H}{L}$	224	96	14	6	40	150

Le rayonnement net (Q) augmente en direction de la zone équatoriale. Le flux de chaleur dans l'air (H) et le rapport H/Q sont relativement faibles près de l'équateur et ils augmentent en direction de la limite des tropiques. Le flux de chaleur latente (L), qui est proportionnel à l'évaporation, décroît de l'équateur vers les pôles. Ces divers éléments de l'équilibre énergétique sont sensibles aux modifications de la couverture végétale. La transformation de forêts en plantations, en champs cultivés ou en pâturages modifiera l'équilibre énergétique. Ces changements devront être évalués à l'avance par des recherches comparées avant d'entreprendre une conversion à grande échelle de la forêt naturelle. On devra également prendre en considération les effets des modifications consécutives des propriétés aérodynamiques de la surface sur la répartition de l'énergie cinétique (direction, vitesse et turbulence du vent).

Considérations hydrologiques

Les éléments de l'équilibre hydrique sont la pluviosité (P), l'évaporation (E), le ruissellement (D), les réserves (R) et la consommation (C). Le tableau 5 résume les données relatives à ces éléments dans les régions tropicales.

La pluviosité (P) dans la ceinture équatoriale est plus de trois fois supérieure à la moyenne mondiale de 746 mm. La moyenne pour l'évaporation au niveau du globe est égale à 460 mm pour les surfaces terrestres, mais elle s'élève dans les tropiques humides à 1 200 mm au moins. Le ruisselle-

TABLEAU 5. Équilibres hydriques en régions tropicales. Moyennes latitudinales pour les surfaces terrestres (Baumgartner et Reichel, 1975)

Latitude (°) N	25°	20°	15°	10°	5°	0	5°	10°	15°	20°	S
P (mm)	616	670	1 022	1 485	1 962	2 093	1 818	1 431	937	603	
E (mm)	389	455	792	1 042	1 118	1 214	1 118	1 002	778	517	
D (mm)	227	215	230	443	844	879	700	429	159	86	
E/P (%)	63	68	77	70	57	58	61	70	83	86	
D/P (%)	37	32	23	30	43	42	39	30	17	14	

ment (D) se monte en moyenne à 266 mm, mais à 879 mm en région équatoriale. Cela explique l'importance considérable des cours d'eau de ces zones : l'Amazone, le Congo et l'Orénoque charrient respectivement 18, 3 et 2 % de l'eau totale déchargée à la surface du globe. Le mode de ruissellement et la qualité de l'eau sont fonction des effets des terres boisées sur les apports d'eau, les inondations, l'érosion et la sédimentation (Lull, 1971). Dans les régions hyperhumides, l'influence des forêts sur les apports d'eau est moins importante que sur le mode de ruissellement. Les forêts réduisent les risques d'inondation et les dépôts importants de sédiments.

Les connaissances actuelles sont encore insuffisantes pour évaluer les effets climatiques des divers types de végétation situés sur des biotopes semblables. Cela est particulièrement vrai dans le cas des équilibres énergétique et hydrique, où l'on manque presque totalement de travaux quantitatifs. Il est donc urgent de développer les recherches sur les effets bio- et anthropo-écologiques des activités forestières et des autres formes d'utilisation des terres dans les régions tropicales. On ressent également un besoin de données de nature hydrographique plus précises et plus approfondies sur les bassins des cours d'eau. Des travaux comparés sont nécessaires sur des bassins versants soumis à différents types d'exploitation, mais placés dans des conditions climatiques identiques.

Les effets des forêts au niveau mondial

Problèmes d'évaluation

La part des forêts tropicales dans les ressources naturelles du monde s'exprime par l'échelle d'évaluation de leurs effets sur la biosphère. Leur surface (A_t) par rapport à celle du globe (A_g) est la suivante :

Zone tropicale (surfaces terrestres et marines), 40 %
Terres tropicales, 12 %
Forêts tropicales, 4 %.

Si C_t est la concentration (g/cm²) d'un paramètre dans la biosphère tropicale, on obtient la puissance de la source par le produit $A_t\, C_t$. Suivant cette hypothèse on peut définir l'efficacité (E_t) des effets des régions tropicales comme :

$$E_t = \frac{A_t}{(A_g - A_t)} \cdot \frac{C_t}{C_g}$$

C_g représente la concentration moyenne du même paramètre dans l'ensemble de la biosphère. En employant les pourcentages cités plus haut et exprimant la proportion de l'extension en surface, cette efficacité peut être quantifiée :

Ensemble de la zone tropicale $= 0{,}67\ (C_t/C_g)$
Terres tropicales $= 0{,}14\ (C_t/C_g)$
Forêts tropicales $= 0{,}04\ (C_t/C_g)$

On peut calculer de cette façon les effets sur les bilans de rayonnement et d'énergie, sur l'équilibre hydrique et sur la constitution de l'atmosphère du globe. Le rapport de concentration C_t/C_g est > 1 pour l'émission de rayonnement, pour la teneur en vapeur d'eau, pour la concentration en gaz carbonique et pour les propriétés aérodynamiques de surface, mais il est < 1 dans le cas de l'albedo et de certains agents polluants; et cela parce que l'émission de rayonnement infrarouge, la pression de vapeur saturante et la productivité végétale augmentent en fonction de la température, mais que l'albedo des forêts tropicales est relativement faible et que le dégagement de polluants par les forêts tropicales est généralement moins important qu'à partir d'autres formes d'occupation des terres et d'autres régions extra-tropicales.

Pour ce qui est de l'évaluation de la dispersion de certaines propriétés hors des tropiques, on doit reconnaître la persistance de ces propriétés. La circulation atmosphérique assure effectivement la dispersion de quelques propriétés seulement de l'atmosphère, comme de certains éléments gazeux, tandis que le rayonnement est limité aux régions d'émission. La vapeur d'eau peut être condensée et précipitée, les polluants peuvent tomber ou être entraînés par les pluies; certains gaz, comme le gaz carbonique, ont cependant un temps de renouvellement fort long, de sorte que leur dispersion peut affecter l'ensemble de la biosphère. Les questions principales sont examinées dans le paragraphe suivant dans le cadre de la situation actuelle; le problème sera ensuite abordé en fonction des modifications par l'homme des types d'utilisation des terres.

Équilibre énergétique et thermique

En zone tropicale, le gain de rayonnement à la surface terrestre est élevé (voir tableau 4). Cela est dû à la position du soleil au zénith ou près de ce dernier, à midi, durant toute l'année, à l'albedo faible des forêts et à la basse température effective des canopées. Il n'y a pas contradiction entre un rayonnement net élevé et une température effective basse, car le rayonnement absorbé sert à la vaporisation de l'eau. Cette énergie de vaporisation est transportée dans l'atmosphère en dehors des tropiques sous forme de chaleur latente et elle devient alors disponible pour l'équilibre thermique après condensation de la vapeur d'eau. Les forêts tropicales représentent d'intenses transformateurs d'énergie et d'eau et, par conséquent, un élément de liaison important dans le système thermodynamique de l'atmosphère.

Il existe des différences régionales au niveau des échanges d'énergie et des constituants du flux de chaleur, qui sont gouvernées par les systèmes de circulation atmosphérique (alizés, moussons, nébulosité, précipitations) ou par les propriétés de la couverture du sol (température d'émission effective, albedo). On ne sait pas si les forêts tropicales exercent un effet marqué sur l'intensité des vents d'ouest équatoriaux ou sur la direction des alizés. L'effet du rayonnement net (Q) sur le climat et sur la végétation dépend fortement de la quantité des précipitations; la relation peut s'exprimer par le nombre de Budyko, Q/P', où P' est l'énergie utilisée dans l'évaporation. Ce nombre de Budyko est égal à 0,3 pour la toundra, à 0,3-1,1 pour les forêts, à 1,1-2,3 pour les savanes, les steppes et les prairies, à 2,3-3,4 pour les formations subdésertiques et à 3,4 pour les déserts. En général $Q < P'$ dans des conditions humides, $Q/P' \simeq 1$-3 dans des conditions semi-arides et $Q/P' > 3$ dans des conditions arides. La question de savoir si le type de couvert végétal dépend du rapport Q/P' local ou si ce rapport est

déterminé par le couvert végétal reste controversée. Cependant, des modifications de ce couvert s'exprimeront par des changements du nombre de Budyko, en d'autres termes la subdivision ou la répartition de l'énergie sera affectée par une modification de la végétation.

Cycle de l'eau et équilibre hydrique

La zone de convergence intertropicale reçoit des précipitations très importantes qui permettent d'entretenir les énormes cours d'eau de ces régions. La plupart des fleuves débouchent dans les océans dans les zones tropicales humides; mais dans certains cas, comme pour le Nil, le fleuve apporte de l'eau dans des zones arides. L'influence des tropiques humides sur l'équilibre hydrique du globe se fait toutefois non pas par l'intermédiaire des cours d'eau, mais par la vapeur d'eau transportée dans l'atmosphère; les volumes de cette vapeur d'eau sont consignés dans le tableau 6.

TABLEAU 6. Volumes de vapeur d'eau provenant des surfaces terrestres et marines (Baumgartner et Reichel, 1975)

	Régions tropicales	Monde	Pourcentage des régions tropicales par rapport au monde
	$\times 10^3$ km^3		
Surfaces terrestres (*L*)	44	71	62
Surfaces marines (*S*)	243	425	57
Total (*G*)	287	496	58
L/*S* (%)	18	17	—
L/*G* (%)	15	14	—
S/*G* (%)	85	86	—

Les régions tropicales qui représentent 40 % de la surface terrestre totale produisent 58 % de la vapeur d'eau du cycle hydrique du globe. La contribution des surfaces océaniques tropicales est de 49 % et celle des surfaces terrestres est égale à 9 %. Le cycle de l'eau dans l'atmosphère est rapide, le temps moyen de résidence est compris entre 9 et 10 jours (Penman, 1970), mais il est probablement moindre dans les tropiques humides. Les forêts tropicales occupent un tiers des terres tropicales, de sorte qu'elles influent sur le cycle de l'eau du globe dans une proportion de 3 %. L'évaluation des effets des changements des types d'utilisation des terres, en zone tropicale, sur le cycle de l'eau doit être en rapport avec cette valeur.

L'influence exercée par les forêts sur l'équilibre hydrique doit être tributaire des gradients continentaux de précipitation, d'évaporation et de ruissellement. Par exemple, les piémonts en Amérique tropicale reçoivent 6 000 mm de précipitations et se caractérisent par une évaporation et un ruissellement respectivement de l'ordre de 1 200 et 5 000 mm, tandis que dans les plaines du bassin de l'Amazone on enregistre seulement 3 500, 1 500 et 2 000 mm. Des valeurs bien inférieures sont relevées ailleurs, comme dans le Nordeste brésilien; en Afrique également, on note un gradient marqué des précipitations qui diminuent à mesure qu'on s'éloigne de l'équateur et des côtes et qui s'annulent dans les déserts.

Cycle du carbone

Ce cycle est gouverné dans la biosphère par deux processus essentiels : l'assimilation photosynthétique du gaz carbonique par les végétaux ainsi que le dégagement métabolique de ce gaz par les êtres vivants et la production d'anhydride carbonique par la combustion des combustibles fossiles et autres. L'influence des forêts tropicales sur le cycle du carbone transparaît dans les quantités accumulées dans la biomasse végétale et dans celles recyclées annuellement.

Les formations boisées du monde contiendraient entre 400 et 700 $\times$ 10^9 t de carbone; la quantité de matière organique serait double de cette valeur. Dans l'atmosphère on a 700 $\times$ 10^9 t de gaz carbonique. Un tiers environ du carbone organique se trouve dans les forêts, un quart dans les océans, un quart dans l'atmosphère, le reste dans les prairies, la toundra et les autres formes de couvert végétal. Un peu plus de la moitié de la phytomasse mondiale se trouve dans les forêts tropicales, qui contribuent à 69 % de la production primaire forestière du globe en occupant près de la moitié des régions forestières du monde (Bolin, 1970; Whittaker, 1970; Brünig, 1971*b*). Voir également le chapitre 10.

La production primaire annuelle de la terre se situe entre 120 et 160 $\times$ 10^9 t de matière organique sèche (Woodwell, 1970; Lieth et Box, 1972). Les cultures représentent 5 % de celle-ci, les forêts 45 %, les autres formes de végétation 13 %, le phytoplancton 37 % et probablement plus. Les forêts tropicales qui couvrent 20 $\times$ 10^6 km^2 environ, soit 4 % de la surface du globe, sont responsables de 25 % de la fixation du carbone sur les terres du globe; elles dégagent par la photosynthèse 55,5 $\times$ 10^6 t d'oxygène par an, mais ce dégagement est compensé par l'absorption d'oxygène nécessaire à la respiration (Brünig, 1971*b*). On suppose que la combustion des combustibles fossiles accroît la concentration de gaz carbonique dans l'atmosphère dans la proportion de 0,64 ppm/an; cette augmentation est tamponnée par les océans en partie, mais elle stimule la photosynthèse des forêts. Les forêts tropicales qui possèdent une productivité élevée serviront de régulateurs efficaces de l'équilibre du gaz carbonique dans l'atmosphère.

Le rôle des forêts tropicales dans le maintien du climat ne peut être encore évalué avec un certain degré de certitude, parce qu'on ne peut prévoir les changements climatiques faisant suite aux modifications de la composition de l'atmosphère et parce qu'on ne peut non plus relier l'intensité des influences de la forêt à des propriétés structurales ou biotopiques, ou à la productivité des formations forestières naturelles ou modifiées.

Effets sur la pollution atmosphérique

Les agents polluants de nature atmosphérique proviennent dans les régions tropicales de la pratique de l'agriculture itinérante et du brûlis dans les zones de savanes; il s'agit d'aérosols. De faibles quantités sont produites par l'exploitation forestière (feux, coupes), l'agriculture sédentaire (brûlis des résidus de récolte), l'émission d'hydrocarbures (terpènes), de grains de pollen ou de spores. La production totale d'aéro-

sols a été évaluée à 1 670 × 10^6 t/an. L'agriculture et les activités forestières contribuent à 13 %, tandis que les feux de forêt participent à moins de 0,1 % de ce total. De telles évaluations sont approximatives et ne reposent pas sur des données scientifiques solides. Tout aussi incertaines sont les évaluations relatives aux quantités de photo-oxydants, d'ozone, de nitrates de peroxyacétyle, d'éthylène, d'anhydride sulfureux, de fluorures, de chlorures, d'ammoniac, d'ions et de substances radio-actives.

Les méthodes pour suivre et évaluer les effets régionaux et mondiaux des forêts sur le milieu sont assez bien connues, mais elles ont été rarement employées pour quantifier les effets mésologiques des forêts tropicales. L'application de ces méthodes est largement retardée par le besoin de données sur la structure et le fonctionnement de ces écosystèmes, les concentrations et l'évolution des divers constituants de l'atmosphère, les mouvements latéraux et verticaux de l'énergie et des substances (vapeur d'eau, gaz carbonique, oxygène, aérosols, etc.) au sein des forêts et entre celles-ci et leur environnement, sur les relations entre la structure des forêts, leur fonctionnement et leurs effets mésologiques dans les régions forestières tropicales humides.

Les conséquences de la modification du couvert végétal

Le problème

La forêt tropicale occupe une très grande variété de milieux différents du point de vue climatique et édaphique. La forêt elle-même se caractérise par une grande diversité architecturale et structurale ainsi que dans sa composition floristique et chimique (voir les chapitres 4, 5 et 8). Cette grande diversité est probablement une condition indispensable au fonctionnement soutenu de l'écosystème forestier tropical (Klinge et Fittkau, 1972). On a de bonnes raisons de supposer que la structure de la forêt est étroitement liée aux conditions énergétiques, hydriques et nutritionnelles du biotope (Brünig, 1971*c*, 1974). Cette structure, pour ce qui est de la répartition de la phytomasse, de la forme des feuilles et des houppiers et des propriétés aérodynamiques de surface, est probablement essentielle à la sauvegarde d'une productivité soutenue et à l'empêchement de contraintes excessives. De vastes superficies de forêts tropicales humides sont actuellement détruites par l'exploitation du bois, l'agriculture itinérante et la mise en valeur agricole (voir les chapitres 9 et 20). La diversité et la complexité structurales seront réduites et il en résultera des modifications dans les processus d'échange de matière et d'énergie et dans la circulation au niveau des interfaces atmosphère-végétation-sol. Dans beaucoup de cas, le fonctionnement de l'écosystème sera déséquilibré, et, à mesure que les surfaces de forêts tropicales humides seront rapidement réduites, les effets seront ressentis à l'échelle régionale, puis mondiale.

L'homme a ainsi réduit du tiers la superficie des forêts tropicales humides. Cette réduction s'accélère en Asie du Sud-Est, en Afrique occidentale et en Amazonie. Les besoins alimentaires et en matières premières entraîneront la mise en culture de toutes les terres disponibles. On estime à 3,2 × 10^9 ha les réserves du monde en terres arables, soit 25 % environ de la surface des continents; 1,4 × 10^9 ha sont déjà utilisés à des fins agricoles et sylvicoles (Nimlos, 1971). La différence de 1,8 × 10^9 ha se trouve surtout dans les régions tropicales (1,1 × 10^9 ha = 61 % des terres pouvant être cultivées et 55 % des forêts tropicales restantes). Au rythme actuel de destruction on assistera à la conversion de ces terres avant la fin du siècle, et la forêt naturelle persistera seulement dans des régions inaccessibles ou sur des biotopes très pauvres.

En 1960-1962, le bois récolté à des fins industrielles et commerciales représentait 6,1 % du capital sur pied en Amérique centrale, 0,3 % en Amérique du Sud, 5,6 % en Afrique et 2,7 % en Asie. En dehors de l'Amérique du Sud, un tel rythme d'exploitation ne pourra pas être soutenu dans le cadre des forêts existantes, à moins d'introduire des techniques d'aménagement très intensives. On estime à 30-50 millions d'hectares par an la surface de forêt détruite par l'agriculture itinérante et sédentaire (mis à part les zones affectées par le projet brésilien de route transamazonienne). L'exploitation du bois et l'agriculture itinérante entraîneront la disparition des forêts primaires des sites facilement accessibles au cours des 20 à 30 prochaines années. Il en résultera une modification des processus climatiques et édaphiques sur 1,2-1,5 × 10^9 ha de terres tropicales, soit sur 6 à 8 % de la surface totale des zones tropicales ou 2 à 3 % des continents du globe. Cette proportion pourrait paraître faible, mais il convient de souligner que le climat tropical se caractérise par des processus de dégradation intense et qu'il est à l'origine d'événements climatiques dans d'autres régions du globe, les équilibres étant dans ce domaine très délicats. Cependant, dans les régions tropicales, les recherches sur les conséquences des modifications du couvert végétal sur les sols, l'atmosphère ainsi que sur l'écosystème et son environnement, sont encore très rares. La plupart des données disponibles sont bien souvent très difficilement comparables en raison des lacunes au niveau de l'échelle et de l'organisation des observations. La présentation qui sera faite ici devra donc être considérée en ayant présentes à l'esprit ces carences. Une autre grande lacune a trait au fait que très peu de forêts tropicales humides ont été couvertes par des inventaires détaillés des milieux, des sols et de la végétation; c'est ainsi qu'un peu plus de 10 % du bassin de l'Amazone a fait l'objet d'inventaires pédologiques simples. On en est donc réduit à des hypothèses sur l'ampleur des effets de la modification de la couverture végétale sur le climat régional et local ainsi que sur les conditions topographiques, édaphiques et sur la productivité.

Conséquences au niveau du sol

Des modifications des propriétés de la surface terrestre entraîneront des changements au niveau des processus météorologiques et climatiques, à des échelles différentes dans l'espace et dans le temps. Le défrichement des forêts pour des cultures annuelles ou pour des travaux de génie rural a eu des conséquences sévères. L'enrichissement des forêts naturelles ou la création de plantations, le pâturage

extensif ou la culture de plantes pérennes paraissent avoir des conséquences moins fâcheuses sur les sols et le climat. D'autres activités, comme l'irrigation, le drainage, l'emploi des engrais et la lutte contre les ravageurs influent directement ou non sur l'environnement, et elles aggravent généralement les effets défavorables résultant de la destruction des forêts; on ne dispose cependant pas de données satisfaisantes à ce sujet (voir chapitre 20).

La modification de l'albedo est l'un des effets les plus directs et immédiats de la transformation des forêts. Cela tient d'abord aux propriétés différentes de l'atmosphère enfumée pendant la saison des feux; puis l'albedo se modifiera en fonction des propriétés optiques de la nouvelle couverture, ce qui aura pour conséquence une augmentation de plus de 10 % du rayonnement incident.

Selon Tanner (1968) une variation de 0,15 à 0,25 de l'albedo de la végétation correspond à une variation de l'ordre de 5 % du rayonnement net. L'élimination de la forêt réduit le rayonnement net pour la surface terrestre, car presque tous les autres types de couverture de remplacement possèdent une plus grande réflexion. Cependant le rayonnement net au niveau de la surface du sol exposée augmente par suite de l'absence de couverture protectrice et de l'impact plus grand du rayonnement. Dans le cas des sols humides, l'évaporation augmente et la surface devient plus fraîche; dans le cas des sols secs, il se produira un échauffement. On peut enregistrer des températures léthales et un certain nombre de changements des processus atmosphériques.

Hill (1966) a relevé les températures du sol à des profondeurs comprises entre 3 et 50 cm dans un sol nu, une prairie et sous une forêt mélangée à Diptérocarpacées (modifiée) à Singapour. Les températures étaient à toutes les profondeurs nettement plus élevées dans le sol nu, plus basses dans la prairie et nettement plus faibles et moins variables sous la forêt. A 50 cm, on notait dans les trois cas une variation journalière insignifiante, mais si les températures absolues étaient à peu près les mêmes dans le sol nu et dans la prairie (28 °C), elles étaient égales à 24 °C environ sous la forêt.

Des températures du sol élevées augmentent la vitesse de minéralisation de la matière organique, ce qui réduit la stabilité structurale du sol (agrégation). La résistance du sol superficiel diminue et le risque d'érosion s'accroît. L'exposition des horizons de surface entraîne souvent un durcissement de ces derniers et partant une réduction de l'infiltration, c'est-à-dire une augmentation du ruissellement et de l'érosion.

Dans le tableau 7 sont consignées pour divers types de couverture du sol les valeurs correspondant au rayonnement net (Q), aux flux de chaleur de convexion (H) et de chaleur latente (L), au rapport Bowen (H/L), à l'évaporation (E) et à l'albedo dans les courtes longueurs d'onde (Rk). Il s'agit d'approximations grossières mais qui donnent une idée de la variation des paramètres climatiques en fonction des types de couverture du sol. La déforestation marque le début des changements vers l'aridité. Certains climatologistes estiment (Rapport SMIC) que des modifications des formes d'utilisation des terres pourraient aussi affecter la dynamique des systèmes de circulation atmosphérique. A titre d'exemple on peut citer la création ou la dissipation des courants d'est tropicaux, ou encore de nuages de convexion présents au-dessus des forêts et absents des zones d'abattage. Ces effets résultent des changements dans les propriétés aérodynamiques de surface, l'albedo, le flux de vapeur d'eau et la stabilité de la stratification thermique de l'air, après transformation de la couverture de la surface du sol.

TABLEAU 7. Types de couverture du sol et facteurs du bilan énergétique (Baumgartner, 1965, 1970)

	Q kcal/cm²/a	H	L	E mm	Rk %	H/L
Forêt de conifères	60	20	40	1 000	10	0,5
Forêt caducifoliée	50	15	35	900	15	0,4
Terre découverte, humide	60	15	45	1 000	20	0,3
Savane	50	20	30	800	25	0,6
Prairie	45	15	30	750	20	0,5
Terre cultivée	50	20	30	800	25	0,7
Sable nu	35	20	15	600	30	1,3
Zone urbaine	35	20	10	600	30	2
Désert	35	30	15	600	30	6

Une autre conséquence directe de la transformation de la forêt concerne la perte de la protection du sol contre le vent et la pluie. Les méfaits sont graves et sont relativement bien connus dans les régions tempérées, mais on ne peut encore les évaluer avec précision dans les tropiques; les résultats obtenus dans les premières ne peuvent être transférés ni applicables dans les seconds. L'efficacité ou l'intensité de l'interception, du rayonnement, des précipitations et du vent est directement liée à la hauteur du peuplement, à la surface terrière, à la biomasse et au nombre des individus (voir chapitre 12). Les activités agricoles ou sylvicoles diminuent généralement les taux d'interception, et les effets des pluies et du rayonnement sur la surface du sol seront plus marqués si l'on réduit la complexité structurale de la végétation. Il est possible de calculer l'énergie des gouttes de pluie de tailles et d'intensité différentes, mais on ne peut encore évaluer les effets de la modification de la couverture végétale (forestière) sur l'énergie cinétique des gouttes de pluie qui traversent la canopée. Odum (1970) a tenté une telle évaluation des intensités pluviales au niveau de la canopée et du

sol dans la pluviisylve d'El Verde, à Porto Rico; ses résultats mettent en évidence des différences considérables. La force d'impact et le pouvoir de dégradation des gouttes de pluie sont accrus par les substances hydrophobes produites à la suite des feux, car ces substances réduisent la mouillabilité et l'infiltration. Il en résulte au total une accélération du ruissellement et de l'érosion par alluvionnement, lessivage et perte de matière; la teneur en eau du sol et la charge en sédiments et en composés solubles des eaux qui ruissellent varieront très largement.

Plusieurs auteurs ont signalé des déplacements d'eau horizontaux importants dans les sols des forêts tropicales, mais peu de mesures ont été faites. Leigh (1974), dans un rapport sur les résultats préliminaires obtenus dans la réserve forestière de Pasoh, en Malaisie, a fait une synthèse des données disponibles sur la percolation latérale de l'eau dans le sol et il a confirmé l'opinion généralement admise, à savoir « qu'on ne peut faire que des suppositions sur l'importance de l'éluviation latérale par rapport à la pente et sur son rôle dans d'autres processus de dégradation, en particulier les mouvements de sol et l'érosion de surface, tant qu'on ne dispose pas d'un ensemble substantiel de données numériques ».

Pour des bassins versants, l'érosion sous pluviisylve et sous forêt humide semi-caducifoliée est généralement inférieure à 1 t/ha/an. Si la terre est cultivée, la perte en terre peut aller jusqu'à 20 à 30 t/ha/an. L'érosion est traitée au chapitre 12, mais les données suivantes donneront une idée de l'ampleur du phénomène. L'exploitation pastorale sur une pente 1:4 à Nurpur, Kangra, dans l'Himachal Pradesh (Sinha cité par Ghosh, 1975) entraîne une perte de terre évaluée à 22 t/ha, alors que celle-ci est de l'ordre de 0,3 t/ha pour une végétation herbacée et arbustive non pâturée, lors d'une averse de 249 mm d'une durée de 19 heures; le ruissellement atteint 95 % dans la zone pâturée et seulement 20 % dans la zone non pâturée. A Dehra Dun, les bassins versants exploités à des fins agricoles enregistraient des pertes en terre plus grandes que ceux qui étaient soumis à des activités agricoles et sylvicoles. Les intensités d'érosion sur une pente de 7 %, en Côte-d'Ivoire, étaient comprises entre 138 et 90 t/ha/an sur des sols nus et sous des cultures annuelles respectivement; elles étaient cependant négligeables (0,03 t/ha/an) sous une forêt sempervirente secondaire (Roose, 1976 : voir chapitre 12). Les observations faites permettent d'estimer à 10 t/ha/an l'érosion sous forêt tropicale naturelle dans le cas d'un terrain vallonné, à 10-40 t/ha/an sur des pentes raides, à 20-160 t/ha/an sous diverses cultures annuelles ou pérennes ou encore certains aménagements forestiers et à des valeurs pouvant aller jusqu'à 1 200 t/ha/an sur des pentes pendant la première année suivant le brûlis pour la culture itinérante. Kellman (1969) a étudié le ruissellement pendant 227 jours dans les hautes terres de Mindanao : l'intensité dans une plantation de bananier textile vieille de 10 ans était double de celle d'une forêt naturelle mélangée à Diptérocarpacées, quatre fois supérieure à celle d'une rizière nouvellement créée et cinquante fois supérieure à celle d'une rizière vieille de 12 ans. Le ruissellement dans une jachère arborée bien développée était le même que dans la forêt naturelle. Il a conclu que l'érosion devait s'accroître si l'agriculture itinérante traditionnelle se poursuivait. On a observé dans les plantations de pin et de teck, à Trinidad et en Malaisie, que l'intensité de l'érosion dans des peuplements secondaires était étroitement liée à la complexité de la structure de ces derniers, en particulier à la présence ou non de sous-bois. Il semble qu'on ait affaire là à une loi générale : sont particulièrement sensibles à l'érosion les peuplements denses, uniformes, à canopée non subdivisée en strates et sans sous-bois pour amortir l'énergie cinétique des gouttes de pluie.

Williams (1969) a établi une corrélation entre la vitesse ou l'intensité des précipitations et l'érosion provoquée par l'impact des gouttes en Australie septentrionale tropicale. On trouve des conditions analogues — précipitations saisonnières très fortes, horizons édaphiques superficiels sableux à mauvaise structure, pentes douces, végétation de savane, feux saisonniers — dans les régions tropicales en Afrique, en Asie et en Amérique du Sud. L'évaluation de la perte de sol et de l'intensité des précipitations, chaque mois, pour des types particuliers de sol et couvert végétal, ainsi que la connaissance de la répartition probable de l'intensité des pluies au cours du mois, permettraient de prévoir les pertes. Étant donné une érosion de ruissellement, on pourrait prévoir également les effets de divers types d'utilisation des terres sur les sols et partant, aménager le territoire de manière à réduire la dégradation.

En conclusion, on peut affirmer, malgré les lacunes existant dans nos connaissances, que sous un couvert forestier dense le ruissellement superficiel est négligeable ou absent, l'infiltration rapide et que par conséquent la décharge dans les cours d'eau sera modérée, sauf lors d'averses très violentes (Wicht, 1972). L'exposition temporaire ou permanente de la surface du sol entraîne une dégradation grave dont les remèdes sont difficiles à mettre en œuvre, coûteux, incertains et en tout cas fort longs à agir. Les conséquences sont intermédiaires lorsqu'on remplace la forêt complexe par des peuplements arborés à structure plus simple.

La biomasse augmente rapidement au cours de la succession; la masse et la surface foliaires atteignent un maximum au bout de 10 ou 20 ans, mais la masse ligneuse augmente de manière plus progressive (voir chapitre 10). La protection contre les précipitations et le rayonnement augmente aussi très rapidement, en même temps que s'élabore la litière à la surface du sol. Ce pouvoir de protection du peuplement continue de se renforcer au-delà de la phytomasse foliaire maximale, à raison de la complexité croissante de l'architecture du peuplement et de l'augmentation de la surface des tiges, des branches et des brindilles, à mesure que le peuplement évolue vers le climax.

Conséquences sur le micro-écosystème

Écobuage

Le feu est un moyen très répandu de destruction des forêts sous les tropiques. Il s'agit de défricher pour l'agriculture itinérante, de lutter contre les adventices, de créer et d'entretenir les pâturages; c'est aussi un moyen de chasse et parfois

les incendies sont allumés sans aucune raison précise. Il s'agit d'une technique simple et efficace de défrichement, mais dont les conséquences sont graves pour l'écosystème concerné et pour son environnement immédiat.

L'écobuage produit des quantités importantes de matière dans l'atmosphère. Les grosses particules ont un temps de résidence bref dans l'atmosphère, mais elles pourraient accroître le rayonnement infrarouge à partir de la basse atmosphère. Les particules plus fines peuvent demeurer pendant plusieurs semaines dans la haute troposphère, et même des années dans le cas de transport à longue distance. Les feux de savane étendus, allumés en saison sèche, produisent des masses importantes de poussières qui peuvent se répandre dans les régions des pluviisylves équatoriales. L'effet de cette pollution à la surface du sol peut être un refroidissement ou un réchauffement selon le sens de la modification de l'albedo superficiel et le coefficient d'absorption des particules dans l'atmosphère (Flohn, 1973*b*). L'écobuage libère également des substances nutritives (en particulier de l'azote) dans l'air et dans l'eau du sol; dans ce dernier cas, une fraction peut entrer dans le système de drainage et être alors perdue; on connaît mal l'évolution ultérieure de la fraction libérée dans l'atmosphère.

Simplification de la complexité architecturale

L'une des conséquences importantes de l'écobuage et du remplacement des forêts naturelles par des formations anthropiques ou par des successions secondaires est la diminution des propriétés aérodynamiques de la surface de la végétation. La ventilation à l'intérieur et au-dessus de la canopée s'en trouve modifiée, ainsi que le rayonnement net, le bilan d'énergie et l'équilibre hydrique.

Selon Tanner (1968), ce changement n'entraîne pas des modifications profondes de l'évapotranspiration potentielle, si les différentes surfaces ont les mêmes températures et humidités. Le contraste entre zones ayant des propriétés aérodynamiques différentes est plus marqué si la zone qui est face au vent est très sèche et l'air passant sur la surface d'évaporation doit subir un ajustement important. Mais ces changements des propriétés aérodynamiques affecteront les échanges de matière et d'énergie au sein de l'écosystème forestier. La pénétration du rayonnement, l'absorption de l'énergie cinétique et les processus de transfert de la turbulence seront plus intenses dans le cas de canopées ayant une structure géométrique plus « rugueuse ». La forme et la disposition des feuilles et leurs propriétés optiques pourront amplifier ou atténuer les effets des propriétés aérodynamiques de la canopée. On doit prendre en considération de telles données dans les aménagements agricoles et sylvicoles, mais on dispose de peu de données. Fränzle a estimé que la transformation de la forêt amazonienne en terres cultivées augmenterait le rapport Bowen de 0,33 à 0,50 (tableau 8); en conséquence, l'intensité du ruissellement et de l'érosion ainsi que les températures superficielles augmenteront, tandis que l'humidité atmosphérique diminuera.

Les effets de conditions de sécheresse occasionnelles sur un type de végétation présentant une intensité d'échange élevée, une structure complexe, des systèmes radicaux profonds et une réserve d'eau relativement importante dans la biomasse, sont atténués par la réserve d'eau disponible. En revanche, l'eau en excès est en partie absorbée par une interception et une évapotranspiration intenses (Brünig, 1971*c*). Les champs cultivés qui possèdent une structure simple et des systèmes radicaux peu profonds seront soumis à des variations extrêmes; en conséquence, les modifications des caractéristiques floristiques, architecturales, phénologiques et structurales ainsi que du fonctionnement de l'écosystème seront plus profondes. L'agroécosystème simplifié connaîtra dans ces conditions une instabilité plus grande et il en résultera des conditions difficiles s'il se produit des fluctuations du climat régional exposant la végétation à des contraintes de longue durée qui pourraient affecter le pouvoir tampon et la restauration de l'écosystème. Le résultat final sera de réduire encore la stabilité. A titre d'exemples spectaculaires on peut citer les effets des sécheresses exceptionnelles dans les régions tropicales présentant une alternance saisonnière marquée.

TABLEAU 8. Modifications du microclimat à la suite de la transformation de la pluviisylve amazonienne (Fränzle, 1974)

	Pluviisylve naturelle	Terre cultivée	Unité
Rayonnement net	80	75	kcal/cm²/a
Évapotranspiration	60	50	kcal/cm²/a
Flux de chaleur perceptible	20	25	kcal/cm²/a
Rapport Bowen	0,33	0,50	rapport ET/SH
Précipitations	2 100	2 100	mm/a
Évapotranspiration	1 000-1 100	850- 950	mm/a
Ruissellement	1 000-1 100	1 150-1 250	mm/a

Les observations de longue durée faites sur les précipitations dans des plantations privées d'hévéas en Malaisie fournissent des preuves en faveur de changements profonds et durables induits par la coupe des forêts; en effet, des défrichements à grande échelle ont été suivis par des modifications notables de l'intensité des précipitations. Si le total des précipitations annuelles ne semble pas être modifié, le nombre des incidents pluviométriques diminue et l'intensité de chaque pluie augmente; les inconvénients sur le plan écologique d'un tel phénomène ont été décrits plus haut.

Un sol nu et une terre couverte de plantes fanées cessent pratiquement toute évaporation après 3 jours sans pluie, tandis que des forêts feuillues continuent de transpirer pendant un laps de temps qui est fonction de la réserve d'eau disponible. Dans la plupart des sols, cette réserve équivaut à 15-20 % de la profondeur de la zone d'enracinement (Mock, 1974). L'eau disponible pour les plantes varie, en fonction du type de sol et de la profondeur d'enracinement, entre 60 et 500 mm, plus 5-15 mm disponibles dans la phytomasse. En conséquence, une architecture complexe du peuplement et la diversité spécifique peuvent être maintenues en sylviculture sur des sols bien alimentés en eau, même sous des climats à saison sèche, tandis que sur des sols plus secs de tels écosystèmes complexes et diversifiés seraient extrêmement fragiles (Brünig, 1971*b*, *c*, 1974). Holdridge

(1967) a calculé des intensités de transpiration différentes pour des forêts dont la hauteur et le nombre de strates étaient différents; ces résultats restent théoriques, car les mesures comparées font défaut. Le remplacement de forêts naturelles complexes par des formations secondaires ou des plantations moins hautes, d'architecture plus simple et souvent d'allure plus xéromorphe, modifiera les intensités d'évaporation et de transpiration. Babalola et Samie (1972) ont employé la technique de la sonde à neutrons pour démontrer qu'une forêt naturelle conservait plus d'eau, mais avait aussi une évapotranspiration supérieure, qu'une plantation d'eucalyptus âgée de 10 ans.

Smith (1936) et Walton (1936) ont mesuré avec une cellule photo-électrique les intensités d'éclairement dans une forêt mélangée à Diptérocarpacées de Malaisie, qui avait été l'objet de traitements sylvicoles; ils conclurent qu'il était indispensable de procéder à une ouverture profonde de la strate supérieure de la canopée si l'on voulait améliorer les conditions d'éclairement nécessaires à la régénération. Le traitement du sous-bois seulement n'est pas assez efficace pour réduire la concurrence envers la lumière; il est possible également que la concurrence au niveau des racines, qui est peut-être plus importante, ne soit pas beaucoup modifiée par le traitement du sous-bois. Mais une ouverture trop brutale de la canopée aura pour conséquence d'exposer le sol aux intempéries, et les inconvénients décrits plus haut; ceux-ci pourront être temporaires si la régénération se fait vite et conduit à un peuplement dense et complexe. Les seuils de tolérance peuvent être cependant dépassés si ces traitements sylvicoles sont précédés d'une exploitation forestière accompagnée de graves dégâts au niveau des sols et des repousses.

La consommation d'eau sera réduite lorsque des peuplements complexes, comprenant des individus d'âge différent et possédant des propriétés aérodynamiques de surfaces rugueuses, sont remplacés par des formations à structure simple et d'âge uniforme, à moins que la plante introduite et cultivée n'ait des besoins en eau très élevés. Dans le cas de la forêt sempervirente et de la forêt caducifoliée, la seconde qui est plus simple et présente une saison de repos plus ou moins accusée donnera lieu à un ruissellement plus important, en raison d'une interception et d'une transpiration plus faibles pendant les périodes de défoliation (Wicht, 1972).

Les écosystèmes forestiers naturels intacts renferment, en raison de leur diversité floristique et architecturale, des associations de décomposeurs et de consommateurs plus variés, aux différents niveaux trophiques, que la végétation anthropique de remplacement. La plupart des écosystèmes cultivés ou dégradés possèdent des chaînes et des pyramides trophiques tronquées et se caractérisent par une moindre diversité dans les niveaux trophiques qui subsistent. Les risques de pullulations de ravageurs et de maladies augmentent (voir chapitre 14). Il s'ensuit une dégradation plus avancée, la perte de la complexité structurale et un ralentissement sérieux de la restauration, à moins que l'homme n'intervienne par des mesures correctives artificielles qui sont coûteuses et qui peuvent contribuer à un déséquilibre à long terme. La diversité génétique est également réduite, les systèmes de reproduction sont perturbés et des gènes probablement utiles sont perdus si les pluviisylves son abattues, et cela même si des réserves sont constituées comme réserves naturelles ou de la biosphère, à des fins récréatives, de protection et de préservation. La diversité chimique est aussi réduite.

Cette modification par l'homme, dans le sens d'une simplification en général, de la complexité floristique et architecturale de la pluviisylve naturelle pourra avoir plusieurs conséquences. L'albedo, l'intensité du rayonnement infrarouge, l'émission et le transfert de la chaleur perceptible, sont sérieusement modifiés et la stratification verticale de l'air devient plus instable. La nébulosité et le cycle de l'eau à l'intérieur de l'écosystème peuvent être réduits, dans les climats hyperhumides, avec pour conséquence un accroissement du ruissellement. En revanche, le reboisement a des effets opposés sous des climats plus secs et à alternance saisonnière plus marquée. On possède toutefois peu de données sur ces phénomènes et les incertitudes demeurent. Il est possible que la destruction des forêts équatoriales entraîne à court terme une amélioration des conditions de vie des populations humaines, mais les conséquences sur l'utilisation des terres à long terme et sur les conditions de santé sont généralement défavorables. On a des raisons de croire que cette destruction entraînera une plus grande aridité et un déséquilibre général de l'écosystème naturel, avec pour résultat la sérieuse réduction du pouvoir de récupération ou de restauration (remontée biologique) par des mécanismes de régulation intrinsèques. Ces conséquences peuvent en outre déborder le cadre local et s'étendre à la région et même au monde. En effet, à mesure que les surfaces affectées grandissent, l'échange de turbulence et le rapport Bowen augmentent, tandis que l'humidité de l'air diminue sur de vastes zones et que la concentration en poussières de l'atmosphère s'accroît. Les intensités de ces divers phénomènes diffèrent suivant les saisons et les climats.

On peut également signaler d'autres aspects importants de la mise en valeur des terres tropicales qui comprend le remplacement de la forêt naturelle :

Les sols à faible capacité d'absorption, sous les climats humides, doivent recevoir des quantités importantes d'engrais pour permettre des rendements satisfaisants et soutenus;

Le maintien d'une structure du sol stable, la lutte contre l'érosion et la formation de croûtes superficielles nécessitent une couverture du sol efficace ou des opérations techniques coûteuses;

Le maintien d'une structure du sol satisfaisante et d'un fonctionnement convenable des cycles des éléments nutritifs exige la présence d'une végétation pérenne diversifiée ayant des propriétés chimiques particulières, ou encore des techniques d'aménagement complexes et très coûteuses;

Les ravageurs des plantes provoquent de graves dégâts, qui exigent des méthodes de lutte continue coûteuses;

Une infrastructure satisfaisante pour un développement à grande échelle fait presque toujours défaut et, de ce fait, une gestion soutenue n'est pas assurée.

Urbanisation

La transformation des terres agricoles ou forestières en zones urbaines s'accompagne d'une augmentation de l'albedo, de la capacité d'emmagasiner la chaleur et de la rugosité aérodynamique, ainsi que d'une réduction de la surface d'évaporation et du volume d'eau à évaporer. Si l'ampleur de ces transformations est relativement faible en zone tropicale, les effets sont profonds et remarquables dans la zone urbanisée elle-même; ils sont au total assez défavorables au bien-être de l'homme. La nature des changements est analogue à celle constatée dans les villes des régions tempérées, c'est-à-dire une augmentation de la pollution de l'air et de l'eau, de la nébulosité, de l'intensité des précipitations, de la température diurne, ainsi qu'une diminution de l'humidité relative, du rayonnement global et de la vitesse du vent. L'environnement plus sévère peut être amélioré par des arbres et des espaces verts. Les arbres donnent en effet de l'ombre et agrémentent le paysage, ils permettent la filtration et l'absorption des polluants le long des voies de communication (gaz, poussières et bruits), ils représentent des oasis tempérées dans un milieu chaud, ils sont un élément d'équilibre et de calme dans un environnement urbain souvent agressif et irritant.

Conséquences au niveau de la biosphère

Le rôle des forêts est important pour l'homme dans cinq domaines : échanges d'énergie; échanges de vapeur d'eau; fixation et production de gaz carbonique; émission, dilution et absorption d'aérosols, de gaz et de composés dissous; production de biens et de services.

Les échanges d'énergie comprennent les équilibres de rayonnement et d'énergie et ils sont liés aux autres facteurs. L'augmentation ou la réduction de la vaporisation de l'eau exercera une influence sur le rayonnement thermique de l'atmosphère et l'équilibre thermique de la planète. Il en est de même pour les échanges de gaz carbonique et la production d'aérosols. Même si, à l'échelle des surfaces concernées, les effets peuvent paraître marginaux, la nature des processus climatiques au niveau de la terre et de leurs relations délicates rend probable un retentissement de ces effets à une plus grande échelle.

Barinov (1972) a émis des hypothèses sur une éventuelle relation entre les variations de phytomasse et des phénomènes géophysiques au cours des périodes géologiques, mais il semble exagérer l'ampleur de la modification par l'homme moderne de l'équilibre thermique de la planète par les effets de la pollution thermique. On a vu que les activités humaines modifiaient l'albedo et la rugosité de la surface terrestre, l'humidité du sol, le rapport Bowen, le sens et l'intensité du cycle de l'eau. Flohn (1973*b*) estime que ces changements anthropiques intéressent 30 % de la surface des continents. Des modèles mathématiques sont en cours d'élaboration pour évaluer l'ampleur et le sens de ces effets sur le climat; des modèles satisfaisants tarderont à être mis au point à cause de la complexité des situations traitées et du manque de données.

Potter *et al.* (1975) ont utilisé un modèle bidimensionnel (zonal) en vue de simuler certains effets résultant de la transformation de toutes les forêts tropicales humides entre 5° N et 5° S en un couvert végétal présentant un albedo supérieur (0,25 au lieu de 0,07) et se caractérisant par un ruissellement plus élevé et une évaporation moindre. Leurs résultats furent un refroidissement de la surface de l'ordre de 0,2 °K et une réduction de moins de 1 % des précipitations. Ces résultats peuvent d'ailleurs être résumés de la façon suivante : déforestation → augmentation de l'albedo de la surface → réduction de l'absorption par la surface de l'énergie lumineuse → refroidissement de la surface → réduction de l'évaporation et du flux de chaleur perceptible à partir de la surface → réduction des activités de convexion et des précipitations → réduction de l'émission de chaleur latente, ralentissement de la circulation de Hadley et refroidissement au niveau de la moyenne et de la haute troposphère tropicale → augmentation des taux d'écoulement en région tropicale → augmentation des précipitations dans les latitudes comprises entre 5 et 25° N et entre 5 et 25° S ainsi que diminution du gradient de température équateur-pôle → réduction du transport de chaleur et d'humidité à partir des régions équatoriales le long des méridiens → refroidissement général et diminution des précipitations entre 45 et 85° N, et entre 40 et 60° S.

L'écobuage reste une technique courante de défrichement et d'élimination des résidus et des déchets. L'émission de gaz carbonique et de fumée qui s'ensuit ainsi que la culture ultérieure entraînent souvent la destruction du sol, l'érosion, la pollution des eaux, des inondations, l'envasement et l'eutrophisation des cours d'eau à une échelle importante. La production de gaz carbonique par les feux est de l'ordre de 1×10^9 t/an de carbone et elle s'accroît; c'est la zone tropicale qui représente la contribution la plus importante, en cours d'augmentation à mesure que le défrichement progresse. L'ampleur de ce problème peut être illustrée par les nombres suivants : les forêts du monde renferment $1{,}6 \times 10^{12}$ t de matière sèche, soit $0{,}8 \times 10^{12}$ t de carbone environ; les forêts tropicales humides denses représentaient au début de l'actuelle décennie une superficie de $1\,000 \times 10^6$ ha (Persson, 1974) et une biomasse épigée de 450×10^9 t de matière sèche environ; au rythme actuel de destruction, toutes les forêts tropicales aisément accessibles auront disparu vers la fin de ce siècle et 300×10^9 t de matière sèche auront été brûlées ou décomposées, avec la consommation de 400×10^9 t d'oxygène (0,03 % de l'oxygène de l'atmosphère) et la production de 550×10^9 t de gaz carbonique (soit un tiers de la réserve atmosphérique); le gaz carbonique produit pourrait être fixé éventuellement par la végétation de substitution (10-20 %) ou absorbé par les océans (40 % environ), mais 40 % resteront dans l'atmosphère et augmenteront la concentration de ce gaz de 10 à 15 %. Les conséquences sont encore imprévisibles, mais des changements climatiques interviendront certainement. Les plantes pourraient présenter une photosynthèse plus active à la suite de cette augmentation de la teneur en gaz carbonique (Fairhall, 1973), mais les modifications climatiques pourraient de leur côté réduire la production végétale.

La concentration des poussières dans l'atmosphère a triplé durant les soixante dernières années. Cela est dû essen-

tiellement à l'écobuage et à l'érosion éolienne surtout dans les régions tropicales, plutôt qu'aux moyens de transport, à l'industrie et au chauffage domestique. La destruction et le brûlis des forêts tropicales ont un rôle capital dans la modification des facteurs climatiques. Un autre phénomène très mal connu concerne la diffusion des agents vecteurs de maladies, en particulier des insectes voiliers, à travers de nouvelles voies; on ne doit pas ignorer, ni sous-estimer le danger possible pour la santé des hommes d'une telle évolution.

Le rôle important des forêts tropicales dans la purification et la préservation de l'eau est souligné par le fait que, d'après l'OMS, moins de 30 % des populations des régions tropicales consomment une eau non polluée. L'Amazone et ses 1 000 affluents importants représentent 20 000 km de voies navigables, les deux tiers des eaux fluviatiles du monde et renferment l'ichtyofaune la plus riche et la plus variée du monde (plus de 2 000 espèces). Une augmentation de la pollution, de l'eutrophisation et de l'envasement d'un tel réseau aquatique pourra causer des changements et des dégradations incalculables.

L'influence des forêts sur la biosphère locale et mondiale est indirecte dans la mesure où l'apport d'énergie nécessaire à l'emploi du bois à des fins industrielles et domestiques est faible. Si pour une tonne de bois de sciage cet apport d'énergie est supposé égal à 1, la proportion sera de 12 pour la fabrication de papier, de 3 à 4 pour des matières plastiques, de 4 à 5 pour du ciment, de 13 pour du verre, de 23 pour l'acier et de 126 pour l'aluminium (Fischer, 1973). La conservation du capital sur pied existant et la reconstitution de nouvelles forêts sont certainement d'une importance capitale pour l'humanité.

Lacunes, les recherches nécessaires et les priorités

Lacunes dans les connaissances

Rares ont été les recherches, dans les forêts tropicales naturelles et modifiées, sur les rapports entre la structure floristique et architecturale, le fractionnement de l'énergie et de la matière, et la stabilité et le fonctionnement de l'écosystème. Les données disponibles concernent généralement l'un ou l'autre des facteurs en cause, mais on omet habituellement l'étude des relations et des interactions.

On dispose au demeurant de très peu de données précises et sûres sur l'écologie des systèmes agricoles et forestiers ainsi que sur leur sensibilité aux processus de dégradation. Alors que ces systèmes produisent une quantité importante de biomasse utile, leur pouvoir d'autorégulation est assez limité. Dans bien des cas, des processus complexes mal connus ont entraîné des pertes de productivité et un déclin de l'utilité des écosystèmes. C'est sur les sols pauvres que l'on peut rapidement aboutir à des formations disclimaciques n'ayant guère de valeur écologique ou économique (par exemple les savanes sur sables blanchis). Une telle dégradation s'accompagne de modifications radicales au niveau des échanges de matière et d'énergie, dont on connaît seulement les grandes lignes. Les rares observations précises et détaillées, effectuées à long terme, portent généralement sur quelques effets de la transformation des écosystèmes sur le milieu environnant (biosphère). La transformation des forêts tropicales présente des risques écologiques, économiques et sociaux, encore inconnus et qui paraissent inacceptables.

Les recherches climatologiques en zone tropicale ont été jusqu'ici peu satisfaisantes et les observations restent encore dépendantes d'un réseau extrêmement lâche de stations. Une telle situation et la brièveté des périodes d'observation rendent impossible toute distinction entre des variations climatiques et des changements induits par l'homme. Cette carence est exprimée par la surface en kilomètres carrés correspondant en moyenne à une station météorologique :

Asie du Sud-Est	60 000
Afrique	40 000
Amérique du Sud	220 000
Communauté européenne	10 000

La densité des stations en zone forestière tropicale humide est encore plus faible. Il est alors très peu probable que des modifications des conditions climatiques locales, à la suite de la transformation des forêts, puissent être décelées à temps pour permettre des ajustements efficaces des techniques d'exploitation et de gestion. Cette situation se trouve encore aggravée par l'absence de normes, le manque de continuité des observations et par l'impossibilité pour la majorité des pays de fournir des données pour une collecte au niveau international et pour leur traitement. L'état des connaissances concernant l'hydrologie locale et régionale est tout à fait semblable.

Les recherches nécessaires

Des recherches intégrées et coordonnées sont indispensables sur les processus d'échange de matière et d'énergie en rapport avec l'écosystème dans son ensemble. Ces recherches devraient se situer à plusieurs niveaux : celui de la plante et de ses organes et ceux des éléments de plus en plus complexes. Les domaines suivants paraissent prioritaires.

Intensité et sens des échanges et du renouvellement de l'eau, de la vapeur d'eau, du carbone, du gaz carbonique, de l'oxygène, des éléments minéraux, de l'énergie lumineuse et thermique, de l'air et des polluants; études micro-météorologiques sur le transfert de masse, l'équilibre thermique; production déterminée par des mesures directes et par l'estimation des échanges de gaz carbonique; évaluation de l'interception, de l'écoulement le long des troncs, de l'eau du sol et de son transport, de l'intensité du ruissellement, des gains et des pertes en eau (bilan hydrique).

Effets sur l'intensité de ces échanges et du renouvellement des transformations du couvert végétal, ainsi qu'en définitive sur l'élasticité et la stabilité dynamique de l'écosystème.

Effets particuliers des différentes techniques de transformation et d'exploitation du couvert végétal.

Prévision de ces effets par la simulation des caractères essentiels de la structure et du fonctionnement des écosystèmes ainsi que des rapports et des interactions entre

diversité, stabilité et adaptation au niveau des espèces et de l'écosystème. De tels modèles de prévision sont intermédiaires entre des modèles très généraux et descriptifs, utilisés dans le passé pour caractériser l'écologie des biocénoses, et les modèles très spécialisés devenus d'un usage courant en aménagement pour décrire en détail les propriétés et les réactions de croissance d'une espèce particulière. Ce niveau intermédiaire d'analyse et de synthèse pourra se révéler très important pour la solution de problèmes découlant des perturbations étendues et graves causées par les activités humaines.

Détermination par des modèles théoriques et par des données expérimentales de l'éventail des effets des changements de nature climatique et hydrologique induits par les types d'exploitation.

Composition chimique de l'atmosphère au-dessus des zones de forêts naturelles et de forêts exploitées, des terres déboisées soumises ou non à une exploitation intensive, en accordant une attention particulière aux photooxydants, à l'ozone, aux hydrocarbures, aux nitrates, à l'éthylène, à l'anhydride sulfureux, aux fluorures, aux chlorures, à d'autres ions, à l'ammoniac, aux grains de pollen et aux spores ainsi qu'aux substances radioactives.

Définition des critères et mise au point des techniques en vue de l'établissement de classifications bioclimatiques et écologiques des terres qui soient d'un emploi efficace, en vue également de la cartographie des milieux en prenant en considération la vulnérabilité des sols, la végétation et les éléments de la biosphère.

Les priorités en matière de recherche

Des projets de recherches intégrées et coordonnées sont indispensables pour combler rapidement les lacunes dans nos connaissances, ce qui exclut la prolifération de projets isolés. Il faut, au contraire, préparer un nombre limité de projets régionaux de recherches à long terme, dans des sites bien choisis, en vue de procéder à l'étude des différents thèmes précédemment évoqués dans le cadre de l'écosystème et de la biosphère. La planification et la conduite de telles recherches peuvent être faites au sein du Programme sur l'homme et la biosphère (MAB) de l'Unesco, et en particulier du Projet 1 de ce programme. Les recherches devraient comprendre les aspects suivants qui englobent les échanges entre l'écosystème végétal et la biosphère : données sur la structure floristique et architecturale; productivité; mise en réserve, recyclage et échange de l'énergie, de l'eau, de la matière organique et des éléments minéraux; dynamique des populations végétales et animales; évaluation des effets des modifications anthropiques sur la structure et le fonctionnement de l'écosystème ainsi que sur les échanges entre ce dernier et la biosphère. Si ces aspects fondamentaux demeurent mal connus, on ne pourra que faire des hypothèses hasardeuses sur l'évaluation et la prévision des influences des divers types d'occupation des terres sur la biosphère, à l'échelle locale, régionale et mondiale (voir également les chapitres suivants pour l'énoncé de thèmes de recherche particuliers).

Par ailleurs, le réseau de stations météorologiques devra être renforcé de manière à suivre les changements climatiques à long terme dans des zones particulièrement menacées comme le bassin amazonien. Il convient à cet égard de signaler les projets de météorologie forestière qui ont été proposés par Reifsnyder (1973) au Groupe inter-agences (OAA-Unesco-OMM) de biométéorologie agricole.

Bibliographie

ALLEE, W. C. Measurements of environmental factors in the tropical rain forest of Panama. *Ecology*, 7, 1926, p. 273–302.

ALLISSON, I. K.; HERRINGTON, L. P.; MORTON, I. D. Turbulent diffusion under a jungle canopy. *Bull. Am. Meteor. Soc.* (Boston), 49, 1968, 302 p.

AOKI, M.; YABUKI, K.; KOYAMA, H. Micrometeorology of Pasoh Forest. In: *IBP Synthesis Meeting* (Kuala Lumpur, 12–18 Aug. 1974), 14 p. multigr.

ASHTON, P. S. Light intensity measurements in rain forest near Santarem (Brazil). *J. Ecol.*, 46, 1958, p. 65–70.

——; BRÜNIG, E. F. The variation of tropical moist forest in relation to environmental factors and its relevance to land use planning. *Mitt. Bundesforsch. anst. Forst -u. Holzwirtsch.* (Hamburg), 109, 1975, p. 59–86.

BABALOLA, O.; SAMIE, A. G. The use of a neutron technique in studying soil moisture profiles under forest vegetation in the northern guinea zone of Nigeria. *Tropical Science*, 14, 1972, p. 159–168.

BARINOV, G. V. Biosphere rhythmus and the problems of retaining oxygen balance. *Z. Obsc. Biol.*, 33, 1972, p. 771–778.

BARTLETT, H. H. *Fire in relation to primitive agriculture and grazing in the tropics. Annotated bibliography*, vol. II and III. Ann Arbor, University of Michigan, vol. II, 1957, 873 p.; vol. III, 1961, 216 p.

BAUMGARTNER, A. Energetical bases for differential vaporization from forest and agricultural land. In: *Proc. Int. Symp. on Forest Hydrology*, p. 381–389. London, Pergamon Press, 1965, 813 p.

——. Sauerstoffumsätze von Bäumen und Wäldern. *Allgem. Forstzeitschr.* (München), 25, 1970, p. 482-483.

——. Water and energy balances of different vegetation covers. In: *Proc. IASH-UNESCO Symp. on World water balance*, p. 56–65. Reading, 1970.

——. The influence of energetic factors on climate, production and water circulation in forested water-shed areas. In: *Proceedings 15th IUFRO Congress* (Gainesville), 1971, p. 75–90.

——; REICHEL, E. *The world water balance*. München, Oldenbourg; and Amsterdam, Elsevier, 1975, 179 p.

BAYTON, H. W. Wind structure in and above a tropical forest. *J. Appl. Meteor.* (Boston), 4, 1965, p. 670–675.

——; HAMILTON, H. L.; WORTH, I. I. Temperature structure in and above a tropical forest. *Quart. J. Roy. Meteor. Soc.* (London), 91, 1965, 225 p.

BEHN, R. C.; DUFFEE. *The structure of the atmosphere in and above tropical forest*. Batelle Mem. Inst. (Columbus, Ohio), Rep. no. BAT-171-8, 1965.

BIROT, P. *The cycle of erosion in different climates*. Berkeley, University of California Press, 1968, 144 p.

BOLIN, B. The carbon cycle. *Scientific American* (New York), vol. 223, no. 3, 1970, p. 124–132.

BRINKMANN, W. L. F. Relative light intensity measurements in a secondary forest (Capoeira) near Manaus (Amazonia, Brazil). *Bol. INPA, Pesq. Florestais* (Manaus), 17, 1970, 6 p.

——. Light environment in a tropical rain forest of central Amazonia. *Acta Amazonica*, vol. 1, no. 2, 1971, p. 37–49.

——; WEINMAN, J. A.; RIBEIRO, M. N. G. Air temperatures in central Amazonia. I. The daily record of air temperatures in a secondary forest near Manaus under cold front conditions (July 4th to 13th, 1969). *Acta Amazonica*, vol. 1, no. 2, 1971, p. 51–56.

——; RIBEIRO, M. N. G. Air temperatures in central Amazonia. II. The effect of near-surface temperatures on land use in the Tertiary region of Central Amazonia. *Acta Amazonica*, vol. 1, no. 3, 1971, p. 27–32.

BROWNE, L. R. Human food production as a process in the biosphere. *Scientific American* (New York), vol. 223, no. 3, 1970, p. 161–170.

BRÜNIG, E. F. Die Sauerstofflieferung aus den Wäldern der Erde und ihre Bedeutung für die Reinerhaltung der Luft. *Forstarchiv* (Hamburg), 42, 1971a, p. 21–23.

——. *Forstliche Produktionslehre.* Europ. Univ. Schriftenr. XXV, Forst- und Holzwirtsch., Bd. I, 1971b, 318 p. Herb. Lang Verl. Bern, Peter Lang Verl. Frankfurt/M.

——. On the ecological significance of drought in the equatorial wet evergreen (rain) forest of Sarawak (Borneo). In: *Trans. First Aberdeen-Hull Symp. on Malesian Ecology*, p. 66–79. Univ. Hull, Dept. Geography, Misc. ser. no. 11, 1971c, 97 p.

——. A physiognomic-ecological classification of tropical forests, woodlands and scrubland. In: *Silvics and silvicultural management in humid tropical forests*, in press (1978); 1972, multigr.

——. Species richness and stand diversity in relation to site and succession of forests in Sarawak and Brunei. 3rd Symp. Biogeogr. and Landscape Res. in South America (Max Planck Inst. Plön, 3.5.1972). *Amazoniana*, vol. 4, no. 3, 1973, p. 293-320.

——. *Ecological studies in the kerangas forests of Sarawak and Brunei.* Kuching, Borneo Lit. Bureau, 1974, 237 p.

——. Tropical ecosystems: state and targets of research into the ecology of humid tropical ecosystems. Plant research and development. *Inst. Science Co-operation* (Tübingen), vol. 1, 1975, p. 22–38.

——. Classifying for mapping of kerangas and peatswamp forest as examples of primary forest types in Sarawak (Borneo). In: *Trans. 4th Aberdeen-Hull Symp. on Malesian Ecology*, p. 57-75. Univ. Hull, Dept. Geography, Misc. ser. no. 17, 1976, 103 p.

——; BUCH, M. von; HEUVELDOP, J.; PANZER, K. F. Stratification of the tropical moist forest for land-use planning. *Mitt. Bundesforsch. anst. Forst- u. Holzwirtsch.* (Hamburg), 109, 1975, p. 1–57.

CACHAN, P. Signification écologique des variations micro-climatiques verticales dans la forêt sempervirente de basse Côte d'Ivoire. *Ann. Fac. Sci. Univ. Dakar*, 8, 1963, p. 87–155.

——; DUVAL, I. Variations microclimatiques verticales et saisonnières dans la forêt sempervirente. *Ann. Fac. Sci. Univ. Dakar*, 8, 1963, p. 1–87.

CLEGG, A. G. Rainfall interception in a tropical forest. *Caribbean Forester*, 24, 1963, p. 74–79.

COLLIER, B. D.; COX, G. W.; JOHNSON, A. W.; MILLER, P. C. *Dynamic ecology.* Englewood Cliffs, N.J., Prentice Hall, 1973, 563 p.

DORDIK, I. L.; THURONYI, G. Selective annotated bibliography on climate of the forest. *Meteor. Abstracts and Bibl.* (Boston), 8, 1957, p. 515–539.

DUVIGNEAUD, P. (ed.). *Productivity of forest ecosystems.* Paris, Unesco, 1971, 707 p.

ELLENBERG, H. Versuch einer Klassifikation der Ökosysteme nach funktionalen Gesichtspunkten. In: Ellenberg, H. (ed.). *Ökosystemforschung*, p. 235–265. Berlin, Heidelberg, New York, Springer Verlag, 1973, 280 p.

——; MUELLER-DOMBOIS, D. Tentative physiognomicecological classification of plant formations of the earth. *Forsch. Inst. Ruebel*, 37, 1966, p. 21–55.

EMBERGER, L. Une classification biogéographique des climats. *Recl. Travaux Lab. Bot. Geol. Zool. Univ. Montpellier*, série Botanique, n° 7, 1955, p. 3-43.

EVANS, G. C. Ecological studies on the rain forest of southern Nigeria. II. The atmospheric environment condition. *J. Ecol.*, 27, 1939, p. 436–482.

——. Temperature gradients in a tropical rain forest. *J. Ecol.*, 54, 1966, p. 20–21.

——. *The quantitative analysis of plant growth.* Oxford, Blackwell, 1972, 734 p.

FAIRHALL, A. W. Accumulation of fossil CO_2 in the atmosphere and the sea. *Nature*, 245, 1973, p. 20–23.

FAO. *Shifting cultivation in Latin America* (by Watters, R. F.). Rome, Forestry development paper no. 17, 1971, 305 p.

——. *Environmental aspects of natural resources management. Forestry.* Report for the UN Conference on Human Environment (Stockholm, 1972), 1971, 33 p.

——. *Heat stress in forest work* (by Axelson, O.). Rome, TF-INT 74 (SWE), 1974, 31 p.

——. *The environmental aspects of forest land use.* FAO/SIDA Seminar on forest social relations for English-speaking countries in Africa and the Caribbean. Rome, 1975, 184 p.

FARNWORTH, E. G.; GOLLEY, F. B. (eds.). *Fragile ecosystems. Evaluation of research and applications in the Neotropics.* Berlin, Heidelberg, New York, Springer Verlag, 1974, 258 p.

FISCHER, F. Gedanken über die Zukunft von Wald und Holz. Schweiz. *Z. Forstwirtsch.*, 124, 1973, p. 174–179.

FITTKAU, E. J.; KLINGE, H. On biomass and trophic structure of the central Amazonian forest ecosystem. *Biotropica*, 5, 1973, p. 2–14.

FLOHN, H. Fluctuations of the global water balance due to man-made modification. *Die Naturwissenschaften*, 60, 1973a, p. 304–348.

——. Klimaschwankungen und Klimamodifikationen, Fakten und Probleme. *Deutsche Forsch. Gemeinsch.*, Mitt. 2, 1973b, p. 31-40.

FOJT, V. Estudio microclimatológico de los pinares de la Sierra de Nipe, Cuba. *Silvicultura trópica et subtrópica*, 1, 1969, p. 19-37.

FOSBERG, F. R.; GARNIER, B. J.; KUECHLER, A. W. Delimitation of the humid tropics. I-III. *Geogr. Rev.*, vol. 51, no. 3, 1961, p. 353–357.

FRÄNZLE, O. Der Wasserhaushalt des tropischen Regenwaldes und seine Beeinflussung durch den Menschen. Paper to: *5. Symp. Biogeogr. und landschafts-ökol. Probl. Südamerikas* (Plön, 2–3 May, 1974), unpublished.

FREISE, F. Das Binnenklima von Urwäldern im subtropischen Brasilien. *Petermanns Geogr. Mitt.*, 82, 1936, p. 301-304; p. 346-348.

GAUSSEN, H. Théories et classification des climats et des microclimats. In: *8e Cong. int. Bot.* (Paris), Section 7, 1954, p. 125-130.

GEIGER, R. *Das Klima der bodennahen Luftschicht.* 4 ed. Braunschweig, Vieweg Verlag, 1961, 646 p.

GÉRARD, P. Une année d'observations microclimatiques en forêt secondaire. *Florenz*, 1959, p. 206-209.

GHOSH, R. C. The protective role of forestry to the land. *Indian Forester*, vol. 101, no. 1, 1975, p. 28-38.

GUSINDE, M.; LAUSCHER, F. Meteorologische Beobachtungen im Kongo-Urwald. *Sitz. ber. Akad. d. Wiss.* (Wien), 150, 1941, p. 281-347.

HALES, W. B. Micrometeorology in the tropics. *Bull. Am. Meteor. Soc.* (Boston), 30, 1949, p. 81-89.

HILL, R. D. Microclimatic observations at Bukit Timah Forest Reserve, Singapore. *Malayan For.*, vol. 24, no. 2, 1966, p. 78-86.

HOLDRIDGE, L. R. *Life zone ecology*. San José, Costa Rica, Tropical Science Center, 1967, 206 p.

——; GRENKE, W. C.; HATHAWAY, W. H.; LIANG, T.; TOSI, J. A. Jr. *Forest environments in tropical life zones. A pilot study*. London, Pergamon Press, 1971, 731 p.

JACKSON, I. J. Tropical rainfall variations over small areas. *J. Hydrol.*, 8, 1969, p. 99-110.

JORDAN, C. F. A world pattern in plant energetics. *Amer. Sci.*, 59, 1971, p. 425-433.

——; DREWRY, G. E. *The rain forest project*. Ann. Rep. U.S. Atomic Energy Commission (USAEC), Rep. PRNC (Puerto Rico Nuclear Center), 129, 1969.

KELLMAN, M. C. Some environmental components of shifting cultivation in upland Mindanao. *J. Trop. Geogr.*, 28, 1969, p. 40-56.

KENWORTHY, J. B. Water and nutrient cycling in a tropical rain forest. In: *Trans. 1st Aberdeen-Hull Symp. Malesian Ecology*, p. 49-65. Univ. Hull, Dept. Geogr., Misc. ser. no. 11, 1971, 97 p.

KLINGE, H. Climatic conditions in lowland tropical podzol areas. *Trop. Ecol.*, 10, 1969, p. 222-239.

——. Struktur und Artenreichtum des zentral-amazonischen Regenwaldes. *Amazoniana*, vol. 4, no. 3, 1973, p. 283-292.

——. Bilanzierung von Hauptnaehrstoffen im Oekosystem tropischer Regenwald (Manaus)-vorlaeufige Daten. *Biogeographica*, 7, 1976, p. 59-77.

——; FITTKAU, E. J. Filterfunktionen im Ökosystem des zentral-amazonischen Regenwaldes. *Mitt. deutsche bodenkundl. Gesellsch.*, 16, 1972, p. 130-135.

KÖPPEN, W. *Die Klimate der Erde*. Berlin, 1923.

——. Das geographische System der Klimate. In: Köppen, W.; Geiger, R. (eds.). *Handbuch der Klimatologie*, vol. 1, part C. Berlin, Borntraeger, 1930.

——. *Grundriss der Klimakunde*. Berlin, Borntraeger, 1931.

KULLENBERG, B. Quelques observations microclimatiques en Côte d'Ivoire et Guinée française. *Bull. IFAN* (Dakar), 17, 1955, p. 755-768.

LAMPRECHT, H. *Importance of the tropical forest from the viewpoint of forest ecological-environmental relationships*. Paper multigr. for the 7th World Forestry Congress (Buenos Aires), 1972, 20 p.

LARCHER, W. *Okologie der Pflanzen*. Stuttgart, Ulmer Verlag, 1973, 320 p.

LEMON, E. R.; ALLEN, L. H.; MÜLLER, L. Carbon dioxide exchange of a tropical rain forest. Part II. *Bio-Science*, vol. 20, no. 19, 1970, p. 1054-1059.

LEVINS, R. *Evolution in changing environments. Some theoretical explanations*. Princeton, N.J., Princeton University Press, 1968, 120 p.

LIETH, H.; MALAISSE, F. Cartographie de la productivité primaire mondiale par ordinateurs. *Rev. Univ. Nat. du Zaïre* (Lubumbashi), ser. B. Sci., 26, 1971, p. 78-87.

——; BOX, E. Evapotranspiration and primary productivity: C. W. Thornthwaite memorial model. In: Mather J. R. (ed.). *Papers on selected topics in climatology*, vol. 2, p. 37-46. N.Y., Elmer, Thornthwaite memorial volume 2, 1972.

LONGMAN, K. A.; JENÍK, J. *Tropical forest and its environment*. London, Longman, 1974, 196 p.

LUGO, A. E. Energy flow in some tropical ecosystems. *Soil Crop. Sci. Soc.* (Florida), 29, 1970, p. 254-264.

LULL, H. W. Run-off from forest lands. In: *Man's impact on terrestrial and oceanic ecosystems*, p. 240-251. Cambridge, Mass., MIT Press, 1971, 540 p.

MALAISSE, F.; ALEXANDRE, J.; FRESON, R.; GOFFINET, G.; MALAISSE-MOUSSET, M. The miombo ecosystem: a preliminary study. In: Golley, P. M.; Golley, F. B. (eds.). *Tropical ecology, with an emphasis on organic production*, p. 363-405. Athens, Univ. of Georgia, 1972, 418 p.

MARGALEF, R. On certain unifying principles in ecology. *Am. Naturalist*, 97, 1963, p. 357-374.

MATTEWS, W. H.; SMITH, F. E.; GOLDBERG, E. D. (eds.). *Man's impact on terrestrial and oceanic ecosystems*. Cambridge, Mass., MIT Press, 1971, 540 p.

MAY, R. M. *Diversity, stability and maturity in natural ecosystems, with particular reference to the tropical moist forests*. Rome, FAO, 1975, 9 p. multigr.

MEGGERS, B. J.; AYENSU, E. S.; DUCKWORTH, W. D. (eds.). *Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review*. Washington, D.C., Smithsonian Institution, 1973, 350 p.

MOCK, F. S. Hydrological balance and climatic elements in the tropics (Indonesia). *Wasser und Boden*, 4, 1974, p. 88-92.

MONTEITH, J. L. (ed.). *Vegetation and the atmosphere*. London and New York, Academic Press, 1976, vol. 1 *(Principles)*, 278 p.; vol. 2 *(Case studies)*, 440 p.

MÜLLER, D. Kreislauf des Kohlenstoffs. In: *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, vol. 12, 2, p. 934-948. Berlin, Springer Verlag, 1960, 1 421 p.

NIMLOS, T. J. Soils and mankind. In: Behan, R. W.: Weddle, R. M. (eds.). *Ecology, economics, environment. Montana forest and conservation*. Univ. of Montana, Exp. Sta., School of Forestry, 1971.

ODUM, H. T. An emerging view of the ecological system at El Verde. In: Odum, H. T.; Pigeon, R. F. (eds.). *A tropical rain forest. A study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico*. p. I-191 - I-289. Division of Technical Information, US Atomic Energy Commission (USAEC, Washington), 1970, 1 678 p.

OLSON, J. S. Geographic index of world ecosystems. In: Reichle, D. E. (ed.). *Analysis of temperate forest ecosystems*, p. 297-304. Berlin and New York, Springer Verlag, Ecological Studies no. 1, 1972, 304 p.

PAIJMANS, K. An analysis of four tropical rain forest sites in New Guinea. *J. Ecol.*, vol. 58, no. 1, 1970, pp. 77-101.

PARKHURST, D. F.; LOUCKS, O. L. Optimal leaf size in relation to environment. *J. Ecol.*, vol. 60, no. 2, 1972, p. 505-537.

PENMAN, H. L. The water cycle. *Scientific American* (New York), vol. 223, no. 3, 1970, p. 99-108.

PEREIRA, H. C. *Land use and water resources in temperate and tropical climates*. London, Cambridge University Press, 1973, 246 p.

PERSSON, R. *World forest resources*. Stockholm, Royal College of Forestry, 1974, 261 p., 3 cartes.

POTTER, G. L.; ELLSAESSER, H. W.; MAC CRACKEN, M. C.; LUTHER, F. M. Possible climatic impact of tropical deforestation. *Nature* (London), 258, 1975, p. 697-698.

READ, G. Evaporation power in the tropical forest of the Panama Canal. *J. Appl. Meteo.*, 7, 1968, p. 417-424.

REIFSNYDER, W. E. *Research needs in forest meteorology. A report submitted to the Interagency Group on Agricultural Biometeorology.* FAO, Unesco, WMO, nov. 1973, 45 p.

RICHARDS, P. W. *The tropical rain forest: an ecological study.* Cambridge, Cambridge University Press, 1952, 450 p. 4th reprint with corrections, 1972.

ROSS, R. Ecological studies on the rain forest of southern Nigeria. III. *J. Ecol.*, 42, 1954, p. 259–282.

SAJISE, P. E. Energy transfer and production in a tropical rain forest. In: *IBP Synthesis Meeting* (Kuala Lumpur, 12–18 Aug. 1974), 10 p. multigr.

SARLIN, P. Évapotranspiration et végétation forestière tropicale. *Bois et Forêts des Tropiques* (Nogent-sur-Marne), 133, 1970, p. 17-26.

SCHULZ, I. P. *Ecological studies of the rain forest in northern Surinam.* Amsterdam, Noord. Hollandsche, Uitg. Mij., 1960, 267 p.

SIOLI, H. Zur Ökologie des Amazonas-Gebietes. In: *Biogeography and ecology in South America*, p. 137–170. The Hague, Junk, Monographiae Biologicae no. 18, vol. 1, 1968, 446 p.

SLANAR, H. *Das Klima des östlichen Kongo-Urwaldes.* Mitt. Geogr. Ges. Wien, 1945.

SLESINGER, E. *Forest influences.* Rome, FAO, Forestry and Forest Product Studies, no. 15, 1962, 307 p.

SMITH, J. S. Light and the forest canopy. *Malayan Forester*, 5, 1936, p. 7–12.

SNEDAKER, S. C. *Ecological studies on tropical moist forest succession in eastern lowland Guatemala.* Univ. of Florida (Gainesville), Ph. D. thesis, 1970, 131 p. University Microfilms, High Wycomb (England), 1975.

STEPHENS, G. R.; WAGGONER, P. E. Carbon dioxide exchange of a tropical rain forest. Part I. *Bio-Science*, vol. 20, no. 19, 1970, p. 1050–1053.

STERNBERG, H. O'Reilly. Man and environment change in South America. In: Fittkau, E. J.; Illies, J.; Klinge, H.; Schwabe, G. H.; Sioli, H. (eds.). *Biogeography and ecology in South America*, p. 413–445. The Hague, Junk, Monographiae Biologicae no. 18, vol. 1, 1968, 446 p.

STOCKER, Q. Ein Beitrag zur Transpirationsgrösse im javanischen Regenwald. *Jahrb. Wiss. Bot.*, 81, 1953, p. 464-496.

STOUTJESDIJK, P. A note on the spectral transmission of light by tropical rain forest. *Acta Bot. Neerl.*, vol. 21, no. 4, 1972, p. 346–350.

SZESZTAY, K. *The hydrosphere and the climatic changes.* Nr. 2. New York, United Nations, Natural Resources Forum.

TANNER, C. B. Evaporation of water from plants and soil. In: *Water deficits and plant growth*, vol. 1, p. 73–106. New York and London, Academic Press, 1968.

THOMAS, P. K.; CHANDRASEKHAR, K.; HALDORAI, B. An estimate of transpiration by *Eucalyptus globulus* from Nilgiris watersheds. *Indian For.*, 98, 1972, p. 168–172.

THORNTHWAITE, C. W. The climates of North America according to a new classification. *Geogr. Rev.*, Oct. 1931, p. 634–655.

——. The water balance in tropical climates. *Bull. Am. Meteor. Soc.* (Boston), 32, 1951, p. 166–173.

TROLL, C. Die tropischen Gebirge. *Bonner Geograph. Abhandlungen*, Heft 25, 1959, 93 p.

UNESCO. *Symposium on the impact of man on humid tropics vegetation* (Goroka, New Guinea). Unesco Science Cooperation Office for South-East Asia (Djakarta), 1960, 402 p.

——. *Ecological effects of increasing human activities on tropical and subtropical forest ecosystems* (Rio de Janeiro, 1974). MAB Report series, no. 16. Paris, Unesco, 1974, 96 p.

VARESCHI, V. Der Wasserhaushalt von Baümen, welche zur Aufforstung entwaldeter Gebiete Venezuelas verwendet werden. *Angew. Pflanzensoziologie* (Klagenfurt), II, 1954, p. 721–729.

WAGNER, H. Flächenausdehnung der Klimagebiete. *Petermanns Geogr. Mitt.*, 1921, 216 p.

WALTER, H. *Vegetationszonen und Klima.* Stuttgart, Ulmer Verlag, 1970, 244 p.

——. *Ecology of tropical and sub-tropical vegetation.* Van Nostrand Reinhold, 1971, 539 p.

——. *Klimadiagramm-Karten/der einselnen Kontinente und die ökologische Klimagliederung der Erde.* Stuttgart, Gustav Fischer, 1975, 36 p., 9 cartes.

——; LIETH, H. *Klimadiagramm-Weltatlas.* Jena, Gustav Fischer, 1960–1967, 245 p.

WALTON, A. B. More investigations on light intensity. *Malayan Forester*, 5, 1936, p. 111–115.

WHITMORE, T. C. *Tropical rain forests of the Far East.* Oxford, Clarendon Press, 1975, 278 p., 550 références.

WHITTAKER, R. H. *Communities and ecosystems.* London, Macmillan, 1970, 162 p.

WICHT, C. L. Timber and water. *South Afric. For. J.*, 85, 1972, p. 3–11.

WILLIAMS, M. A. J. Prediction of rainsplash erosion in the seasonally wet tropics. *Nature*, 222, 1969, p. 763–764.

WILM, H. G. The influence of forest vegetation on water and soil. *Unasylva* (Rome, FAO), vol. 11, no. 4, 1957, p. 160–164.

WILSON, C. L.; MATTEWS, W. H. (eds.). *Man's impact on the global environment. Assessment and recommendations for action. Report of the study of critical environmental problems (SCEP).* Cambridge, Mass., MIT Press, 1970, 319 p.

——; MATTEWS, W. H. (eds.). *Inadvertent climate modification. Report of the study of man's impact on climate (SMIC).* Cambridge, Mass., MIT Press, 1971, 308 p.

WILSON, J. W. Stand structure and light penetration. III. Sunlit foliage area. *J. Appl. Ecol.*, 4, 1967, p. 59–165.

WOODWELL, G. M. The energy cycle of the biosphere. *Scientific American* (New York), vol. 223, no. 3, 1970, p. 64–94.

YABUKI, K.; AOKI, M. Micrometeorological assessment of primary production rate of Pasoh Forest. In: *IBP Synthesis Meeting* (Kuala Lumpur, 12–18 Aug. 1974), 14 p. multigr.

YODA, K. Three-dimensional distribution of light intensity in a tropical rain forest of West Malaysia (light distribution under canopy in Pasoh). IBP Synthesis Meeting (Kuala Lumpur, 12–18 Aug. 1974). *Japanese J. Ecol.*, vol. 24, no. 4, 1974, p. 247–254.

——; OGAWA, H.; KIRA, T. *Structure and productivity of a tropical rain forest in West Malaysia.* Paper presented to the 12th Int. Cong. Botany (Leningrad, 1975), 23 p. multigr.

3 Paléogéographie et paléoclimatologie

Introduction

Palynologie
- Morphologie des pollens
- Stratigraphie des pollens
- Interprétation

Paléogéographie et paléoclimatologie de l'Afrique tropicale
- Palynologie
  - La période préquaternaire
  - Évolution paléoclimatique
  - Le Quaternaire
- Paléolimnologie
  - Introduction
  - Lacs sahariens
  - Lacs nilotiques
  - Autres lacs du Rift oriental
  - Lacs profonds du Rift occidental
  - Perspectives
- Résumé et conclusions

Conclusions : les recherches nécessaires et les priorités

Bibliographie

Introduction

L'histoire géologique a eu une profonde influence sur l'évolution et la répartition des plantes et des animaux. Les anciennes connexions et la séparation ultérieure des continents, la surrection des montagnes et la formation ou la disparition des relations entre certaines masses continentales à la suite de mouvements tectoniques ou d'éruptions volcaniques sont des éléments importants pour la compréhension des processus d'évolution et de leur rythme. Ils agissent cependant trop lentement pour que leur rôle ait été vraiment important au cours des dix derniers millénaires, voire pour l'histoire humaine, ou qu'il le devienne pour les écosystèmes forestiers au cours des prochains millénaires.

La séparation de l'Afrique et de l'Amérique du Sud a commencé il y a plus de cent millions d'années, au cours du Crétacé. Les pollens du Crétacé moyen et d'une partie du Crétacé supérieur sont très semblables sur les deux continents (Herngreen, 1974). Après leur séparation, les flores ont eu une évolution divergente et elles diffèrent de plus en plus au cours du Tertiaire. Les taxons modernes ont fait leur apparition pendant le Tertiaire qui débuta il y a environ 70 millions d'années. Certaines Bombacacées apparurent au Paléocène, un des principaux genres de la mangrove (*Rhizophora*) à l'Oligocène, les Composées et des genres comme *Symphonia* et *Cuphea* au Miocène. Ce sont là quelques exemples, une description complète des pollens tropicaux du Tertiaire est donnée par Germeraad, Hopping et Muller (1968). Des changements climatiques relativement marqués semblent s'être produits au Tertiaire (Van der Hammen, 1961, 1964) avec refroidissement général au Miocène et au Pliocène. Ce n'est cependant pas avant le début du Quaternaire, il y a 2,5 millions d'années environ, que commença une série continue de changements climatiques très nets (glaciations du Pléistocène); il n'y a d'ailleurs aucune raison de supposer que ces changements soient terminés.

Les glaciations et interglaciations du Quaternaire ont entraîné de profondes modifications à la surface de la terre : elles provoquèrent l'extinction ou l'apparition d'espèces et des bouleversements dans la répartition géographique des plantes et des animaux. Cela était connu depuis longtemps aux latitudes tempérées, mais ce n'est que récemment qu'on en a eu la preuve pour les régions tropicales et subtropicales. Ces changements climatiques peuvent être en partie cycliques. Ils ont eu et auront une influence

profonde sur les écosystèmes; les études de paléogéographie et de paléoclimatologie portant sur les écosystèmes forestiers tropicaux et subtropicaux sont par conséquent d'une grande importance.

C'est dans les sédiments lacustres que l'on trouve le plus grand nombre d'informations paléogéographiques et paléoclimatologiques pour les tropiques. Certains de ces sédiments existent depuis quelques millions d'années; de fait, quelques lacs, comme le lac Tanganyika, sont parmi les plus anciens du monde. Une fine pluie de particules sédimentaires (certaines issues autour du lac lui-même, certaines apportées par les rivières et le vent) tombe lentement et de façon continue à travers les eaux du lac et s'accumule dans le fond. Cette boue est sombre, anoxique et souvent acide; dans ces conditions, la matière organique ne se décompose pas facilement et des composés aussi biodégradables que les sucres et les pigments végétaux peuvent même persister pendant des dizaines de milliers d'années; les parois cellulaires et les exosquelettes sont très bien préservés et une grande partie des sédiments est composée de fragments de végétaux et d'animaux ayant vécu et péri dans le lac; les éléments les plus petits sont des fragments d'organismes, comme les grains de pollen provenant des terres entourant le lac. Un seul millimètre de boue lacustre contient 1 à 10 millions de fossiles. Les sédiments lacustres témoignent par conséquent de la vie des organismes présents dans le lac et autour de ce dernier depuis sa formation. La taille des particules, leur composition chimique et minéralogique donnent des informations complémentaires concernant, par exemple, l'ancienne profondeur du lac, la composition chimique et la concentration saline des eaux. Toutes ces informations constituent d'extraordinaires archives paléogéographiques.

Dans des conditions mésologiques très variées, il s'accumule généralement 0,1 à 10 mm de sédiments par an, avec une moyenne de 0,5 à 1 mm/an. Les premiers centimètres des sédiments déposés sont agités par les courants et surtout par une faune fouisseuse de mollusques, de vers et de larves d'insectes. Cela perturbe à ce point les observations qu'il est rare de pouvoir séparer deux événements distants de moins de dix ans l'un de l'autre; d'où une limitation de la valeur chronologique d'une séquence sédimentaire.

Cependant, les lacs dont les eaux de surface recouvrent en permanence des couches plus denses et anoxiques n'ont généralement pas de faune abyssale et les strates correspondant à différentes années, ou même saisons, peuvent rester intactes. L'Afrique tropicale possède de tels lacs et il est probable que les sédiments d'un vieux lac profond, comme le lac Tanganyika (P dans la fig. 1), ont enregistré les événements de chacun des mois des derniers 10 à 20 millions d'années. Personne n'a tenté d'analyser aussi finement un enregistrement d'une si longue durée, mais, dans d'autres régions du monde où les sédiments ont une stratification annuelle, on a pu dégager l'histoire des lacs pendant quelques décennies ou siècles. Une analyse comparable est certainement réalisable en Afrique et dans d'autres régions tropicales.

Bien que le nombre des lacs soit relativement important et qu'ils soient bien répartis, au moins en Afrique orientale, peu de chercheurs ont étudié leurs sédiments. Les travaux accomplis ont permis de tirer quelques conclusions importantes sur l'histoire de la végétation et du climat, mais ce n'est encore qu'un début.

Une bonne connaissance de la paléoécologie tropicale et subtropicale fournirait trois sortes de renseignements grâce auxquels on pourrait établir des plans rationnels à long terme en vue de l'aménagement des ressources naturelles :

1. On expliquerait l'amplitude des variations climatiques par rapport aux conditions moyennes actuelles et les nombreux aspects biogéographiques influencés par le climat. Peu de régions au monde possèdent un enregistrement des données climatiques assez long pour représenter une base satisfaisante à la planification de la gestion des ressources. Par exemple, pendant les années 1960, les accès et les manœuvres à l'intérieur des ports ont été fortement compromis par une montée du niveau des lacs sans précédent sur le plan historique. Une étude paléoécologique aurait pu montrer la possibilité d'un tel phénomène et les ports auraient pu être aménagés en conséquence.

2. On pourrait aussi déceler l'orientation à long terme des changements climatiques. Si, comme certains le croient, la récente sécheresse au Sahel relève d'une tendance générale de changement du climat, on ne pourra pas lutter contre elle par la seule action internationale d'aide alimentaire; il faudrait envisager la réinstallation des populations victimes de la sécheresse et la modification de leur économie. Sans de bonnes données paléoécologiques on ne pourra pas décider s'il faut lutter contre un tel désastre par des opérations de secours temporaires ou par des rajustements permanents.

3. On pourrait aussi de la même façon considérer des événements actuels comme l'abattage à grande échelle de la forêt sempervirente ou des événements futurs éventuels comme la modification volontaire du climat. De tels changements dans la répartition et l'abondance des forêts, qui sont souvent la conséquence des activités actuelles de l'homme, ont existé auparavant à la suite d'importants bouleversements climatiques. L'analyse de ces phénomènes permettrait de prédire les effets de l'utilisation contemporaine des terres sur des aspects aussi variés que la diversité génétique, la structure des biocénoses et les propriétés chimiques des sols en formation.

Palynologie

L'étude palynologique d'une nouvelle région implique trois étapes. Premièrement, il faut que les grains de pollen fossiles soient identifiables. On doit ensuite établir une stratigraphie logique des pollens au niveau de la région. Troisièmement, il faut être capable d'interpréter les changements stratigraphiques, au moins en ce qui concerne la végétation qui en fut responsable, mais de préférence au niveau du climat et d'autres facteurs mésologiques qui conditionnaient cette végétation.

Morphologie des pollens

L'étude de la morphologie des pollens tropicaux a suscité de nombreux efforts. Il faut noter tout particulièrement les monographies de pollens africains établies à Montpellier (Van Campo, 1957, 1958, 1960 ; Van Campo et Hallé, 1959 ; Van Campo *et al.*, 1964 ; Guinet, 1969 ; Lobreau *et al.*, 1969 ; Guers *et al.*, 1971), celles de la flore pollinique malgache faites à Kiel (Straka, 1964*a*, *b*, 1965, 1966 ; Straka et Simon, 1967 ; Straka *et al.*, 1967 ; Keraudren-Aymonin *et al.*, 1969) et celles préparées à Bloemfontein pour l'Afrique du Sud (Van Zinderen Bakker, 1953 ; Van Zinderen Bakker et Coetzee, 1959 ; Welman, 1970). Il existe en outre des études limitées à des territoires restreints (Maley, 1970 ; Bonnefille, 1971*a*, *b*).

Quelques taxinomistes ont publié des monographies de pollens appartenant à des groupes floristiques particuliers. Des travaux fondamentaux comme ceux de Punt (1962), Sowunmi (1968), Walker (1971) et Lobreau-Callen (1972) sont intéressants pour les chercheurs travaillant dans les régions tropicales. Il est aussi d'usage que les palynologistes incluent dans leurs articles quelques informations sur les moyens d'identification (voir, par exemple, Livingstone, 1967, et Kendall, 1969). Hulshof et Manten (1971) donnent une bibliographie de palynologie récente couvrant le monde entier et des exemples de la morphologie des pollens de la plupart des familles d'Angiospermes, Gymnospermes, Ptéridophytes et Bryophytes peuvent être trouvés dans Erdtman (1957, 1965, 1966) ainsi que dans Erdtman et Sorsa (1971).

Pour utiliser les données morphologiques contenues dans ces articles, il est nécessaire de posséder une bonne collection de pollens, constituée à partir d'échantillons d'herbier. Des collections importantes pour l'Afrique sont déposées à Montpellier, à Bloemfontein, à l'Université de Duke et à celle de Kiel. Le Centre national de la recherche scientifique (CNRS) à Bellevue (France), l'Université de Makerere en Ouganda et l'Académie des sciences de Pologne possèdent également des collections moins importantes.

Les types de pollens les plus abondants de nombreux sites fossilifères des tropiques peuvent être identifiés au niveau du genre ou de la famille. Les identifications peuvent être parfois incertaines et il reste presque toujours environ 5 % de types très rares et non identifiables; parmi ceux-ci, très peu sont représentés par plus de quelques grains sur l'ensemble du profil. Pour l'instant, on ne peut encore déterminer avec sûreté les pollens des graminées tropicales; ces pollens sont très abondants, non seulement dans les sites témoins de milieux herbacés, mais aussi de savanes et de forêts. On a besoin d'identifications au niveau du genre pour réaliser des études palynologiques sur de vastes régions tropicales, surtout en Afrique. On a fait quelques progrès en distinguant la présence de certaines tribus à l'aide de l'étude statistique des tailles observées (Bonnefille, 1972; Hamilton, 1972), et la microscopie à balayage permet de reconnaître quelques types morphologiques (Tsukada et Rowley, 1964).

Stratigraphie des pollens

L'établissement d'une stratigraphie régionale logique est la seconde condition nécessaire à la réussite d'une analyse pollinique. Pour l'Afrique, cela n'existe qu'en Ouganda (N, M et au sud de ce point sur la fig. 1) et dans les hautes terres du Kenya (G et H sur la fig. 1) [Van Zinderen Bakker, 1962, 1964; Coetzee, 1964, 1967; Livingstone, 1967; Kendall, 1969; Morrison, 1961, 1968; Morrison et Hamilton, 1974]; dans ces régions, une masse de pollens d'origine graminéenne avec quelques espèces d'arbustes ou de petits arbres fut ensuite supplantée, il y a 10 000 à 12 000 ans, par un ensemble de pollens d'origine forestière. Durant les derniers millénaires, il semble que les pollens de graminées aient repris une partie de leur ancienne prédominance. Dans cette région encore assez restreinte de l'Afrique tropicale, on est en présence d'une séquence stratigraphique d'intérêt régional, phénomène comparable au passage de la végétation du Glaciaire tardif à celle du post-Glaciaire dans les zones tempérées.

Interprétation

Une analyse pollinique ne sera réussie que si elle permet d'interpréter la stratification observée, au moins pour ce qui est de la végétation correspondante et, par suite, des facteurs mésologiques comme le climat qui façonnèrent celle-ci.

La plupart des travaux classiques en Europe et en Amérique reposent sur des interprétations de diagrammes faites intuitivement par des botanistes possédant une grande expérience du terrain. Ils se basent sur des hypothèses concernant les processus de production, de dissémination et de conservation des pollens qui ne furent ni testées ni justifiées pendant une génération. Maintenant qu'on a pu vérifier une correspondance assez large entre les strates polliniques et les zones de végétation (Davis, 1963 ; Davis et Deevey, 1964 ; Livingstone, 1968 ; Ogden, 1969 ; Webb et Bryson, 1972 ; Webb, 1973, 1974), il est encourageant de constater que ces hypothèses se révèlent valables, au moins dans leurs grandes lignes, pour l'Amérique du Nord tempérée et subarctique. Il semble que les conclusions obtenues à l'aide de méthodes statistiques modernes et des taux de fréquence absolue des pollens ne soient pas très différentes de celles des auteurs classiques. Les chercheurs qui ont utilisé des méthodes modernes en régions tropicales (Kendall, 1969 ; Hamilton, 1972) ont obtenu des résultats semblables à ceux d'une approche intuitive. Des études approfondies, non encore publiées, sur les relations quantitatives entre la végétation et les apports de pollen dans les zones élevées des Andes colombiennes montrent que l'interprétation des diagrammes polliniques de cette région était correcte, mais qu'elle peut désormais être plus précise.

La méthode classique, en grande partie intuitive, d'interprétation des diagrammes polliniques semble être capable de dégager les événements les plus importants concernant l'histoire de la végétation et du climat. Les méthodes modernes d'interprétation peuvent apporter des données beaucoup plus précises sur les aspects quantitatifs des changements de végétation et de climat.

En résumé :

La composition spécifique actuelle et la biogéographie des écosystèmes forestiers tropicaux et subtropicaux sont le résultat d'une longue histoire géologique, qui comprend la dérive des continents et la surrection des chaînes de montagnes.

Au Quaternaire, la succession de nombreuses périodes glaciaires et interglaciaires pendant près de 2,5 millions d'années a eu des effets très marqués sur la biogéographie de ces écosystèmes.

Des changements climatiques d'amplitude et de durée différentes agissent encore sur ces écosystèmes et il est nécessaire de connaître ces changements et leurs effets pour conduire une politique de conservation et de gestion.

Des recherches palynologiques et paléoclimatologiques (et dans une certaine mesure plusieurs autres méthodes et disciplines) peuvent donner des renseignements sur la paléogéographie et la paléoclimatologie des écosystèmes tropicaux et subtropicaux; les sources d'information les plus riches se trouvent dans les sédiments lacustres qui peuvent contenir dans 1 millilitre de grandes quantités de grains de pollen et d'autres microfossiles.

Une recherche palynologique nécessite d'abord l'identification des grains de pollen fossiles à partir d'études morphologiques de pollens récents; il faudrait établir de plus nombreuses collections régionales et développer celles qui existent déjà; il faudrait aussi promouvoir, dans des centres spécialisés, des études morphologiques de pollens appartenant à des groupes taxinomiques plus vastes; des stratigraphies régionales devraient être établies à partir de diagrammes polliniques élaborés, en particulier, à partir de sédiments lacustres; enfin, il est nécessaire d'interpréter ces données en termes de changements de végétation et de climat, exprimés de façon quantitative.

Paléogéographie et paléoclimatologie de l'Afrique tropicale

Palynologie

La période préquaternaire

En Afrique tropicale, les sédiments du Crétacé moyen contiennent une flore pollinique très caractéristique, avec *Galeacornea* et des espèces à élatères comme *Elaterocolpites*, *Sofrepites*, *Senegalosporites*, etc. Cette association semble être limitée à un territoire phytogéographique s'étendant de la partie septentrionale de l'Amérique du Sud au Moyen-Orient via l'Afrique centrale et l'Afrique du Nord, qui correspondait probablement à la zone tropicale de l'époque. Le continent africain était encore relié ou du moins très proche de l'Amérique du Sud. Dans ce domaine floristique apparaissent les premières véritables Angiospermes comme *Hexaporotricolpites* (Euphorbiacée ?), *Triorites* et *Cretacaeiporites*. Cependant, il est difficile de connaître avec certitude les affinités botaniques étroites des pollens de ces genres (Jardiné et Magloire, 1965; Jardiné, 1967; Herngreen, 1974). La physionomie de la végétation de cette époque est en grande partie inconnue.

Les sédiments du Crétacé supérieur (Van Hoeken-Klinkenberg, 1964, 1966; Jardiné et Magloire, 1965; Boltenhagen, 1967) renferment une flore angiospermique beaucoup plus diversifiée, avec des éléments appartenant de façon plus ou moins sûre aux Protéacées, avec des genres comme *Nypa*, *Ctenolophon*, etc. Au Paléocène, on peut reconnaître de nouveaux taxons, par exemple des Olacacées ou des Palmiers du type *Proxapertites*. A l'Éocène, on trouve du pollen de *Pelleciera*, d'*Amanoa* et de *Crenea*. *(Reti)brevitricolpites* est un autre type de pollen dont l'affinité est inconnue; il appartient probablement à des espèces de la mangrove (Van Hoeken-Klinkenberg, 1966).

Plus tard apparaissent des pollens de Graminées, de Malpighiacées et des pollens du type *Alchornea* et *Symphonia* (Germeraad *et al.*, 1968). *Rhizophora* apparaît au début du Miocène et les mangroves de cette époque ont dû être très semblables à celles d'aujourd'hui. Les Composées et les Acanthacées apparaissent un peu plus tard. Depuis la fin du Tertiaire, les forêts tropicales et les savanes n'ont pas dû beaucoup changer, mais on ne sait pas grand-chose sur les variations possibles de la répartition et de l'extension des écosystèmes forestiers et herbacés au cours du Tertiaire supérieur. Au Nigéria, on a trouvé des fluctuations nettes des courbes d'abondance des pollens de graminées au cours du Néogène, probablement dues aux déplacements de la lisière forêt-savane dans les basses terres (Germeraad *et al.*, 1968).

Évolution paléoclimatique

Les théories de la dérive des continents et du déplacement de l'équateur permettent de supposer qu'au début de l'ère tertiaire la flore des régions de l'Afrique équatoriale actuelle était d'un type sec, puisque l'équateur se trouvait alors au niveau de la mer Méditerranée actuelle. Cette flore constituerait encore le fonds dominant des flores sèches africaines boréales et australes.

Le déplacement de l'équateur vers le sud pendant l'ère Tertiaire entraîna le décalage du climat chaud et humide, ainsi que de la forêt équatoriale ; la flore sèche submergée a pu trouver refuge en montagne et dans des secteurs moins pluvieux et reprendre partiellement sa place, lorsque le déplacement de l'équateur s'est poursuivi vers le sud, mais elle s'est trouvée alors en concurrence avec la flore septentrionale sèche qui suivait la bande équatoriale.

On admet qu'au Quaternaire l'équateur a atteint sa position actuelle après un certain nombre d'oscillations, qui ont pu amener la forêt dense humide à couvrir, vers le sud, l'Angola, la province du Katanga au Zaïre, la Zambie et la Tanzanie. Cette évolution explique la présence en régions sèches d'espèces plutôt caractéristiques de zones plus humides, mais qui ont pu s'adapter, et en forêt dense humide d'espèces plus tropophiles. C'est le cas, par exem-

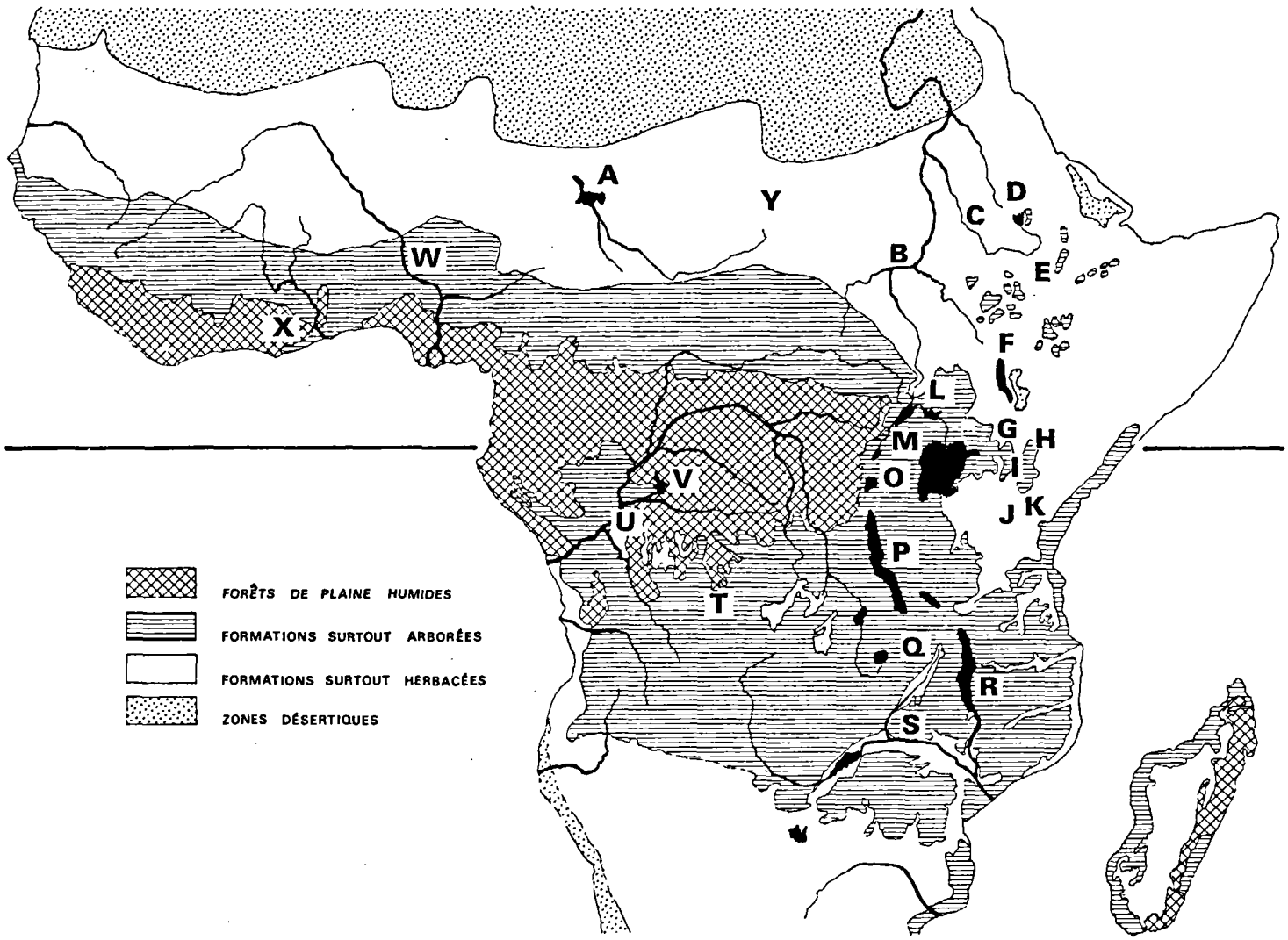


FIG. 1. Carte schématique de la végétation de l'Afrique. Les lettres désignent les sites suivants :

A. Lac Tchad
B. Nil blanc
C. Nil bleu
D. Lac Tana
E. Rivière Awash (cours supérieur)
F. Delta de l'Omo, lac Turkana (Rodolphe)
G. Monts Cherangani
H. Mont Kenya
I. Lacs Nakuru, Elmenteita et Naivasha
J. Lac Manyara
K. Lacs Momela, mont Ujamaa (mont Meru)
L. Lac Mobutu Sese Seko (Albert)
M. Chaîne des Ruwenzori
N. Baie de Pilkington, lac Victoria
O. Lac Kivu
P. Lac Tanganyika
Q. Ishiba Ngandu
R. Lac Malawi (Nyasa)
S. Zambèze
T. Vallée de la Luembe
U. Stanley Pool (sur le Zaïre)
V. Lac Léopold II
W. Niger
X. Lac Bosumtwi
Y. Jbel Mara

ple, dans la forêt semi-caducifoliée de Côte-d'Ivoire d'*Afzelia africana*, et de *Detarium senegalense* en Basse Côte-d'Ivoire. Cela explique aussi les aires fragmentées de nombreuses espèces (*Mansonia altissima, Turraeanthus africana, Pericopsis alata*, etc.) à l'intérieur d'une forêt dense humide, dont le climat est cependant assez homogène, de la Côte-d'Ivoire au Zaïre ; au cours de ces migrations, ces espèces ont trouvé refuge en certains points, s'y sont maintenu et ont disparu ailleurs. On peut y voir aussi une explication des savanes littorales sur sable de Côte-d'Ivoire et des « plaines » du Gabon et du Congo, qu'on considère comme des reliquats climatiques de savanes anciennes qui s'étaient avancées jusque-là à des époques plus sèches.

Le Quaternaire

La plus longue série palynologique d'Afrique tropicale qui ait été publiée jusqu'à présent est celle de Coetzee (1964, 1967) sur le lac Sacré situé à 2 400 m sur le mont Kenya (H, sur la fig. 1). La partie inférieure du prélèvement présente de nombreux changements de faciès et, sur les documents publiés, il n'est pas évident que les dépôts aient été continus depuis celui qui a été reconnu le plus ancien à l'aide du C14 (33 350 B.P.). Il est clair qu'on a affaire à un dépôt particulièrement ancien ; jusque vers 10 500 B.P., les pollens de graminées sont très abondants et il s'y ajoute quelques pollens de plantes herbacées de haute altitude et de petits arbres ; au-delà et jusqu'à l'époque actuelle, les pollens d'espèces forestières deviennent beaucoup plus abondants.

Van Zinderen Bakker (1962, 1964) a obtenu une série un peu plus courte à Kaisungor (2 900 m d'altitude) dans les monts Cherangani au Kenya (G sur la fig. 1). A Cherangani, la séquence est semblable à celle obtenue sur le mont Kenya, sauf en ce qui concerne la dominance des pollens d'espèces forestières qui semble être apparue plus tard. Au lac Mahoma (2 900 m d'altitude), sur le versant ougandais des monts Ruwenzori (M sur la fig. 1), Livingstone (1962, 1967) a trouvé une série semblable, bien que plus courte, avec un changement de dominance apparaissant vers 12 500 B.P. Morrison (1961, 1968) et Morrisson et Hamilton (1974) ont fourni un diagramme relatif à un site dans les monts Kigezi (2 256 m d'altitude) dans l'ouest de l'Ouganda (juste au sud de M sur la fig. 1) ; il ressemble à la série de Cherangani, bien que la partie inférieure du prélèvement n'ait pu être correctement datée à l'aide du C14 à Kigezi, probablement à cause des bouleversements dus aux agriculteurs préhistoriques, la zonation de la végétation est moins claire, mais elle reste en accord avec celle des autres localités en suggérant l'existence d'une végétation graminéenne relativement ouverte avant 11 000 B.P., puis l'apparition à cette date d'une végétation plus fermée et plus riche en taxons forestiers.

Les opinions divergent quant à l'interprétation climatologique de ces changements stratigraphiques, bien que la plupart des auteurs semblent s'accorder sur leur signification pour ce qui est de la végétation. Bakker et Coetzee (1959) sont portés à interpréter leurs séquences de végétation en fonction des changements de température et ils ont proposé des corrélations (à longue distance) avec les périodes, chaudes et froides, mieux établies de l'Europe; Morrison (voir particulièrement son article de 1966) et Livingstone ont été plus prudents et n'ont pas attribué les changements de végétation aux modifications d'un seul de la multitude des facteurs qui agissent sur la végétation des montagnes d'Afrique. Ces divergences d'opinion sont inévitables, alors qu'on dispose de trop rares données sur les retombées actuelles de pollen sur des régions où le climat et la végétation sont connus. Hamilton a essayé de combler cette lacune en analysant soigneusement les spectres de surface de 76 localités des hautes terres d'Ouganda; sa réinterprétation (Hamilton, 1972) des données est en quelque sorte un compromis entre les deux précédentes écoles de pensée; sa contribution la plus importante a été d'essayer de distinguer les taxons de pollens fossiles en fonction de la distance les séparant de leurs espèces parentales.

Les études géomorphologiques des étapes de recul des glaciers (Osmaston, 1965) ont permis de savoir que le climat des montagnes d'Afrique orientale était inférieur, à l'apogée de la dernière glaciation, d'au moins 4 °C à ce qu'il est actuellement; ainsi, l'absence d'arbres à cette époque sur les monts Kenya, Cherangani et Kigezi devait être due, au moins en partie, au froid. Livingstone (1967) a insisté sur le fait que dans les monts Ruwenzori la végétation n'avait pas laissé de traces bien nettes d'un changement de température à l'époque du retrait glaciaire alors que la présence de pollen d'*Artemisia* montre clairement l'existence d'un climat sec; l'abondance de pollen de *Myrica* constitue la principale indication botanique d'un climat pas trop frais avant 12 500 B.P. Cette explication semble avoir résisté à d'autres interprétations de Hamilton (1972), mais il n'y a pas d'autres indices objectifs d'un tel réchauffement. La végétation du mont Kenya à cette époque était très semblable à celle qui régnait un peu plus tôt et pour laquelle l'analyse des glaciations fournit la preuve d'un climat froid. L'abondance (curieuse) de *Myrica* sur les Ruwenzori et le grand étalement des époques d'apparition de la dominance des pollens d'arbres sur les diverses montagnes ne permettent pas encore de dire à quel moment s'est fait, aux hautes altitudes, le passage du climat froid de l'ère glaciaire au climat chaud actuel. Les études palynologiques ne permettent pas de savoir si les changements de température sur ces montagnes étaient synchrones, bien qu'il soit raisonnable de le supposer du point de vue météorologique.

Les conclusions les plus nettes sur le climat et la végétation de l'Afrique ont été tirées par Kendall (1969), à partir d'un prélèvement fait dans la baie de Pilkington (N sur la fig. 1) sur la rive nord du lac Victoria à 1 100 m d'altitude. Toutes les autres analyses concernant l'Afrique devaient repérer chaque taxon par son pourcentage dans l'ensemble des grains de pollen existant à une même profondeur, mais Kendall avait des déterminations de la vitesse de sédimentation si précises à l'aide du C14 qu'il était capable d'exprimer ses résultats sous forme du nombre de grains de pollen de chaque type sédimentés par unité

de surface chaque année ; cela supprime l'une des incertitudes fondamentales de la plupart des analyses polliniques. Kendall a montré que la végétation existant autour de la baie de Pilkington depuis au moins 12 500 à 15 000 ans avait surtout produit du pollen de graminées ; la présence de traces de pollen de Mimosacées permet de supposer qu'il s'agissait d'une savane. Après 12 500 B.P., les essences forestières devinrent beaucoup plus abondantes, avec une baisse temporaire autour de 10 000 B.P. Cette forêt initiale semble avoir été en grande partie sempervirente, puis elle fut remplacée par une forêt quelque peu différente, en réponse à un climat plus sec, plus saisonnier, ou les deux. Pendant les 3 000 dernières années, les dépôts de tous les types de pollens d'espèces forestières ont diminué dans la baie de Pilkington alors que le pourcentage de pollens graminéens a augmenté ; cependant, grâce à un excellent contrôle de la datation par le radiocarbone et aux analyses quantitatives soigneuses, Kendall a pu montrer qu'il n'y avait, dans l'absolu, qu'un faible accroissement de la vitesse de sédimentation des pollens graminéens. La principale caractéristique des derniers millénaires a été la diminution des pollens des essences forestières sans que celle-ci soit accompagnée d'une augmentation de tout autre type de pollen. Ce changement correspond probablement à la transformation des forêts en zones cultivées, les cultures indigènes en Ouganda produisant trop peu de pollen pour être clairement inscrites dans les dépôts fossiles.

Bien qu'il n'ait pu présenter des arguments aussi justifiés par des datations au radiocarbone, Bolick (1974) a également suggéré l'existence d'une influence humaine préhistorique au lac Momela, à 1 500 m d'altitude, près du mont Ujamaa (mont Meru) en République-Unie de Tanzanie (K sur la fig. 1).

Coetzee (1967) a publié les résultats de prélèvements peu épais faits dans plusieurs autres localités. Bonnefille (1969*a*, 1969*b*, 1970, 1972) a réussi à fournir de nombreux spectres polliniques isolés, tirés de niveaux archéologiques et paléontologiques connus, grâce à l'extraction de pollen faite dans un très pauvre matériel en Éthiopie. Elle a montré que des changements de même nature et de même ampleur que ceux intervenus durant les dernières 15 000-20 000 années avaient également existé auparavant, il y a 2 millions à 3 millions d'années. Van Zinderen Bakker a recueilli des indices d'un changement de végétation, et par suite de climat, aux chutes Kalambo (1 200 m d'altitude) à la frontière entre la Tanzanie et la Zambie (Clark et Van Zinderen Bakker, 1964) et en Angola, entre 700 et 800 m d'altitude (Van Zinderen Bakker et Clark, 1962); cependant, les spectres polliniques correspondent à des terrasses alluviales et on ne peut les comparer à aucun autre spectre de surface qui étayerait ces conclusions. Smit (1962) a prouvé l'existence de changements importants dans les ensembles de pollens déposés dans le lac Bosumtwi au Ghana (X sur la fig. 1) et Lawton (1963), dans les marais de Bangweulu, a essayé de faire une analyse palynologique de tourbes qui se sont révélées particulièrement pauvres en microfossiles utilisables. Quézel *et al.* ont montré qu'il y avait autrefois une végétation moins xérique que l'actuelle sur de vastes étendues au Sahara méridional (Quézel, 1960, 1962; Quézel et Martinez, 1961, 1962). Dubois (Dubois et Dubois, 1939; Dubois et Jaeger, 1948), Osmaston (1958) et Hedberg (1954) ont été aussi parmi les premiers à étudier ces problèmes. Livingstone (1971) a présenté une série pollinique couvrant 22 000 ans à Ishiba Ngandu en Zambie (Q sur la fig. 1), mais les changements relevés sont presque dépourvus de signification car, sur des centaines de kilomètres autour du site de prélèvement, les formations végétales sont des savanes arborées qui produisent des combinaisons impossibles à distinguer de pollens d'origine surtout graminéenne.

En résumé, dans la région du Kenya et de l'Ouganda, les genres forestiers étaient beaucoup plus rares depuis au moins 35 000 B.P. jusqu'à 12 500 ou 9 000 B.P. selon la localité. Les graminées étaient plus importantes dans les premiers sédiments de pollen, et probablement aussi dans la végétation, qu'elles ne l'ont été depuis. Les premiers éléments forestiers qui apparaissent en abondance comprennent des taxons souvent pionniers, comme *Olea*, auxquels s'ajoutèrent rapidement un ensemble d'arbres qui font penser à l'installation d'une forêt sempervirente relativement humide; celle-ci persista jusque vers 6 000 B.P., époque à laquelle le climat devint plus sec, au moins de façon saisonnière. Pendant les derniers millénaires, la plupart des taxons forestiers ont régressé et la proportion des graminées est devenue plus importante dans l'ensemble des pollens. Sur la seule station où la datation au radiocarbone soit convenable, l'augmentation des pollens de graminées est surtout relative, et la diminution des pollens d'espèces forestières semble due davantage au remplacement des arbres par des plantes cultivées peu productrices de pollen qu'à leur remplacement par des prairies.

Tout au long de la série observée, et particulièrement pendant les dix ou douze derniers millénaires, la végétation n'est pas restée stable pendant un millier d'années et l'abondance des divers taxons a continuellement augmenté ou diminué; l'amplitude de ces variations a été grande, comparable aux changements de végétation intervenus dans la zone tempérée pendant le même laps de temps. Le changement le plus important (entre 9 000 et 12 500 B.P.) rappelle tout à fait la transformation d'une formation ouverte en une forêt fermée qui eut lieu à la même époque dans les zones bien arrosées de la zone tempérée; le changement dans les deux régions a probablement été dû à des variations climatiques à l'échelle du globe en rapport avec la dernière glaciation, époque trop froide pour permettre une croissance optimale de la forêt dans la zone tempérée et sur les hautes montagnes d'Afrique tropicale et trop sèche pour que cette forêt se développe bien sur les plateaux et sur les chaînes d'Afrique orientale.

L'aménagement de la végétation de l'Afrique tropicale a trait à une ressource qui a constamment varié tout au long de son histoire et qui continuera de le faire. Des plans statiques ne sauraient suffire à son exploitation et à sa conservation. Il est urgent de procéder à des analyses palynologiques d'échantillons des couches supérieures des boues récentes de lacs actuellement situés dans des types de végétation aussi variés que possible. Il faudrait comparer les

résultats de cet ensemble d'analyses aux cartes de la végétation existantes, aux inventaires forestiers et aux photographies prises par les satellites pour établir une correspondance aussi étroite que possible entre les dépôts de pollen contemporains et la végétation. Cela permettrait de mieux interpréter les diagrammes polliniques. Les résultats des analyses palynologiques devraient en même temps être comparés aux variables climatiques afin d'établir, entre eux, des corrélations directes à l'aide de l'analyse statistique multivariée (Webb et Bryson, 1972). Cette démarche donnerait des informations quantitatives sur les changements climatiques du passé pour autant que l'échantillonnage ait couvert une variété de conditions aussi large que celle représentée dans les dépôts fossiles. Il est particulièrement important d'inclure dans ces recherches un grand nombre de stations situées en forêt sempervirente pour laquelle les données sont dispersées et parce que les études stratigraphiques ont mis en évidence de nombreux ensembles polliniques fossiles dominés par des genres de ce type de végétation. De tels travaux sont rendus plus difficiles par le déboisement et leur succès reste incertain.

On doit par ailleurs étendre les recherches à la forêt sempervirente du bassin du Zaïre et de l'Afrique occidentale. Les faits recueillis en Afrique orientale démontrent que la forêt sempervirente était fort restreinte pendant la dernière glaciation et il reste à découvrir l'emplacement et la taille des fragments qui survécurent. Leur taille est un élément important de la façon dont on appréhende la forêt tropicale : résulte-t-elle de l'expansion récente de reliques très réduites, ou bien a-t-elle toujours eu une superficie peut-être égale à la moitié de ce qu'elle est maintenant ? C'est une question paléogéographique fondamentale pour le monde entier, et pas seulement pour l'Afrique tropicale, à laquelle il faudra répondre avant de pouvoir vraiment aborder le problème général de la répartition latitudinale de la diversité spécifique. Les grands lacs Tumba et Léopold II (V sur la fig. 1) du bassin du Zaïre semblent contenir des sédiments de sable pur, impropres à une analyse palynologique, mais sans doute peut-on trouver de plus petits lacs plus appropriés. En Afrique occidentale, l'étude du lac Bosumtwi (X sur la fig. 1) au Ghana et des lacs de cratère du Cameroun permettra d'étendre à la zone forestière les territoires dont on connaît l'histoire de la végétation.

Il faut aussi étendre les recherches stratigraphiques au nord et au sud, vers les régions arides tropicales du continent. Dès qu'elles seront terminées, les recherches en cours de Maley (1972) fourniront des informations utiles reposant sur la compréhension des relations liant la végétation aux dépôts de pollen du lac Tchad (A sur la fig. 1); mais il n'y a actuellement aucune récolte de données dans le Jbel Mara (Y sur la fig. 1), au Soudan, dont les lacs semblent pourtant très favorables aux analyses palynologiques. On possède quelques renseignements sur la partie aride de l'Afrique du Nord (Van Campo et Coque, 1960; Beucher, 1967; Saad, 1967; Van Campo *et al.*, 1968; Beucher, 1971; Schulz, 1974), mais, pour le sud du continent, seuls des prélèvements côtiers ont été faits dans les zones tempérées (Martin, 1953, 1968; Schalke, 1973) ainsi que quelques prélèvements moins épais et plus difficiles à interpréter, dans des stations sèches extratropicales (Van Zinderen Bakker, 1955; Coetzee, 1967). On manque totalement d'informations sur les zones sèches subtropicales de l'Afrique australe. Tant que ces lacunes ne seront pas comblées, il sera difficile de savoir jusqu'à quel point chaque glaciation apporta à l'Afrique des conditions généralement plus sèches ou simplement consista dans un déplacement vers le sud de la zone bien arrosée. Cela est une question de la plus haute importance pour établir des plans à long terme d'aménagement du territoire, surtout si l'on est en train de revenir, comme on a quelques raisons de le croire, vers les conditions qui prévalaient pendant les glaciations.

On manque complètement d'études détaillées sur les empilements de sédiments et ce ne sont pourtant pas les lacs susceptibles de contenir des dépôts intéressants à étudier qui manquent. Ce travail pourrait fort bien commencer par l'Éthiopie qui a connu une longue et importante histoire agricole et où se trouvent de nombreux petits lacs avec des sédiments stratifiés.

Il y a de bonnes raisons de s'attendre à trouver des séries couvrant au moins un million d'années dans les lacs Bosumtwi, Malawi, Tanganyika, Kivu, Mobutu Sese Seko, Turkana (Rodolphe) et Natron. Dans certains d'entre eux, la série pourrait atteindre 10 millions d'années. Quelques lacs du Cameroun peuvent être également très anciens et l'on peut trouver de longues séries dans la plupart des grands lacs associés à la Rift Valley. Parmi ceux-ci, certains, comme les lacs Turkana et Natron, sont impropres à une analyse palynologique car ils se trouvent dans des régions où les pollens de graminées dominent et où les problèmes d'identification des espèces végétales sont importants, voire insurmontables. Les lacs Malawi et Tanganyika semblent tous deux très anciens (Brooks, 1950; Degens, von Herzen et How-kin Wong, 1971) et ils sont entourés d'une forêt riche en pollens, mais ils sont trop profonds et trop agités. Le lac Bosumtwi constitue peut-être le meilleur compromis, sa taille convient bien pour ce type d'investigations et il est situé dans un excellent environnement végétal, quoique son âge ne dépasse probablement pas un million d'années (Bampo, 1963).

Dans le domaine de l'analyse palynologique, aucune série de recherches ne sont plus riches de promesses ou de potentialités pour comprendre la paléogéographie que celles effectuées dans les vieux lacs de l'Afrique tropicale. Si l'on pouvait analyser et interpréter une carotte prélevée dans l'un des plus vieux lacs de la Rift Valley, celle-ci serait une source d'informations sans équivalent sur les paléoclimats tropicaux; elle permettrait une très longue rétrospective sur l'évolution biogéographique en Afrique et servirait à mieux comprendre l'évolution de l'espèce humaine et de sa culture ainsi que probablement de la riche faune de bovidés africains.

Pour combler les lacunes existant dans les connaissances, il faudrait :

Établir des relations entre le climat, la végétation et les retombées actuelles de pollen;

Faire des prélèvements dans les vieux lacs et analyser des carottes assez importantes pour englober au moins plusieurs glaciations;

Déterminer l'ampleur des contractions de la forêt tropicale sempervirente, à partir de prélèvements effectués dans des lacs appropriés du bassin du Zaïre et du massif forestier guinéen;

Connaître la nature, la durée et l'étendue des changements climatiques de l'Afrique australe aride;

Établir de façon plus sûre la durée et l'extension du déplacement d'arbres tempérés méditerranéens dans la partie septentrionale du Sahara;

Développer les recherches sur les montagnes de l'Atlas;

S'attacher particulièrement à obtenir des renseignements sur les paléoclimats de la partie nord du plateau éthiopien;

Étudier très finement les couches annuelles de sédiments déposés dans une zone agricole pour donner à l'utilisation des terres par l'homme une perspective à long terme;

Multiplier les datations au radiocarbone car, en dehors du lac Victoria, nulle part ailleurs en Afrique on ne dispose d'un nombre suffisant de ces données pour interpréter une série paléoclimatique.

Paléolimnologie

Introduction

Richardson (1968), Kilham (1971), Hecky et Kilham (1973) et Kilham et Kopezynska (1974) ont fourni des renseignements sur les principaux facteurs chimiques qui influent sur la répartition et l'abondance des diatomées dans les lacs africains. Hecky (1971) et Richardson et Richardson (1972) ont montré comment retrouver, à partir de ces informations, les variations de productivité, de composition chimique et de climat. On ne peut cependant s'attendre que tous les lacs affectés par le même changement climatique réagissent exactement de la même manière. Comme Hutchinson (1957) l'a montré, cette réaction est fonction de la forme du lac, de l'importance relative dans son bilan hydrique de l'apport d'eau par ruissellement et par les précipitations et de l'évaporation. Les changements les plus importants dans la composition chimique de l'eau résultent de la fermeture d'un lac; ainsi, une augmentation des conditions d'aridité aura des effets d'autant plus marqués sur des lacs dont l'équilibre hydrologique est précaire, qu'ils se transformeront facilement en lacs fermés dans lesquels l'évaporation augmentera la concentration saline. Pour cette raison, la stratigraphie basée sur les diatomées n'est pas aussi sûre, au niveau régional, que celle basée sur les pollens.

La minéralogie des sédiments lacustres donne parfois de bonnes indications sur les changements climatiques; par exemple, là où l'eau a été suffisamment concentrée pour que des cristaux de sels précipitent (Kendall, 1969) ou pour que des zéolithes se forment (Hays, 1963, 1966; Stoffers et Holdship, 1975). Si le niveau d'un lac baisse, même sans provoquer une concentration plus grande des substances dissoutes, ce phénomène sera probablement enregistré dans la série sédimentaire comme une discordance dans l'érosion, ou sous la forme d'une strate de matériaux grossiers (peut-être du sable et des coquillages), qui traduira la plus grande énergie des vagues dans un lac peu profond.

Lacs sahariens

Faure (1969) a bien résumé la bibliographie très dispersée concernant les anciens lacs du Sahara; il a montré que de grands lacs avaient existé dans ce désert pendant les temps géologiques et notamment au Quaternaire. Le dernier de ces épisodes lacustres a commencé il y a environ 12 000 ans et a atteint son maximum vers 8 000 B.P.; la plupart des lacs ont très rapidement diminué de taille après cette date et s'étaient asséchés vers 7 000 B.P. Il y eut, au moins localement, un autre épisode lacustre entre 5 500 et 3 000 B.P. Il y a un vague rapport entre les variations du niveau de la mer et les changements thermiques dans la zone tempérée, les périodes chaudes tendant à être humides et les périodes fraîches à être sèches, mais cette correspondance est loin d'être parfaite, même pendant les 12 000 dernières années. Pour les épisodes antérieurs, la correspondance semble encore moins sûre : entre 20 000 et 40 000 B.P., le climat aurait été plus humide que de nos jours. Peu de climatologistes estiment que cette période, qui n'a pas été celle de la plus grande glaciation, était plus chaude que l'époque actuelle.

On observe quelques épisodes lacustres dispersés pendant la période pluviale du début de l'Holocène, entre 14 et 22° N et de l'océan Atlantique au Nil. Le dessèchement d'un lac n'est pas forcément lié à une forte baisse de la pluviosité locale; le rapport évaporation/précipitation a dû changer, mais les grands lacs du Sahara étaient tous alimentés par de grands-fleuves comme le Chari et le Niger provenant de régions plus arrosées et qui, même aujourd'hui, ne sont pas désertiques. Les lacs des régions arides et semi-arides sont très éphémères, il faut peu d'eau en plus pour qu'ils s'étendent et peu d'évaporation supplémentaire pour qu'ils disparaissent. Les données paléolimnologiques renseignent bien sur les conditions de vie des poissons et des diatomées dont on trouve les restes dans les dépôts lacustres, mais il faut plus de données palynologiques, comme celles fournies par Maley, pour connaître les conditions de vie des populations humaines et d'autres organismes terrestres.

Servant et Servant (1970) ont étudié les diatomées et la stratigraphie du lac Tchad (A sur la fig. 1) et leur article, ainsi que celui de Faure, permettent d'accéder à l'importante bibliographie française sur la paléolimnologie des déserts.

Lacs nilotiques

Kendall (1969) a utilisé une stratigraphie grossière, des données sur les cations échangeables, les éléments minéraux, les diatomées et d'autres algues pour montrer que le lac Victoria (N sur la fig. 1) ne possédait pas d'exutoire entre 14 500 et 12 000 B.P. Pendant la partie la plus sèche de cette période, le niveau du lac baissa d'au moins 26 m,

l'eau était alors plus alcaline que de nos jours et son peuplement phytoplanctonique différait de l'actuel *Stephanodiscus astraea* était plus abondant, ce qui traduisait une plus faible concentration de silice dissoute dans l'eau (Kilham, 1971). Livingstone (communication personnelle) a prélevé des échantillons en eau plus profonde et a montré que pendant la période sèche le niveau du lac avait baissé de 75 m en dessous du niveau actuel, mais personne n'a fait de prélèvements dans la partie la plus profonde du lac pour déterminer s'il s'était entièrement asséché.

Après l'établissement de l'exutoire, il y eut une courte période vers 10 000 B.P. où le lac se ferma à nouveau. Depuis lors, il s'est continuellement déversé dans le Nil; il a atteint un niveau plus élevé qu'aujourd'hui puisqu'on trouve des lignes de rivage bien marquées à 3, 12 et 18 m au-dessus du niveau du lac en 1960. Il semble que seul le niveau le plus bas (3 700 B.P.) ait une signification climatique; les deux autres représentent probablement une étape de réduction de l'écoulement par le Nil à Jinja. Au début des années 1960, trois années humides ont suffi à faire monter le niveau du lac de 3 m, ce qui permet de supposer que la ligne de rivage la plus basse pourrait être liée à l'évolution du climat et non à une période de réduction de l'exutoire.

L'étude pollinique et paléolimnologique de Kendall est importante, car elle a établi, clairement et sans équivoque pour l'Afrique équatoriale, que la dernière période pluviale était récente alors que l'interpluvial précédent datait de l'ère glaciaire; mais cette étude n'a pu préciser l'âge du bassin ou le laps de temps pendant lequel il a été continuellement en eau. Le lac Victoria recèle une riche faune de poissons, y compris les 175 espèces de Cichlidés endémiques actuellement connues (P. H. Greenwood, communication personnelle). Établir l'âge de cet événement ichtyologique aurait un intérêt à la fois théorique et appliqué.

Hecky et Degens (1973) et Thomas Harvey (communication personnelle) ont prélevé des échantillons dans le lac Mobutu Sese Seko (lac Albert) et montré qu'il était sec vers 13 000 B.P., comme le lac Victoria; le niveau du lac baissa d'au moins 51 m, mais il n'a pas dû s'assécher complètement. Le carottage fait par Harvey, le plus long, couvre 28 000 ans, ce qui représente une petite fraction de l'histoire totale du bassin qui contient quelque 2 700 m de sédiments et qui probablement se forma au Miocène (Cahen, 1954; Bishop, 1967).

Ces résultats montrent que le Nil blanc cessa de couler au moins une fois pendant une courte période avant 12 000 B.P. Bien que son débit annuel soit actuellement inférieur à celui du Nil bleu, c'est le Nil blanc qui alimente le fleuve pendant la saison sèche éthiopienne. Le tarissement du Nil blanc a dû avoir des conséquences désastreuses sur les espèces aquatiques et terrestres ainsi que sur l'homme, dont l'existence dépendait de l'eau du fleuve.

Le lac Turkana (Rodolphe) possède une faune tout à fait nilotique; aux périodes humides, il se déversait dans le Nil par les rivières Pibor et Sobat. R. Yurevich étudie actuellement les boues de ce lac et il y a eu beaucoup de travaux sur les lignes de rivage qui l'entourent ainsi que sur les dépôts sédimentaires apportés par les rivières qui s'y déversent, notamment dans le delta de l'Omo. Ces travaux ont été résumés par Butzer *et al.* (1972). Le niveau du lac était bas entre 35 000 et 9 500 B.P.; jusque vers 7 500 B.P., il s'est élevé et a varié entre 60 et 80 m au-dessus du niveau actuel. Il était remonté entre 6 200 et 4 400 B.P. pour redescendre temporairement et remonter une fois encore jusqu'à la cote + 70 m, un peu avant 3 000 B.P. Il est resté depuis lors relativement bas, variant rapidement d'environ 40 m; entre 1897 et 1955, il avait baissé de 20 m. Les fréquentes réoccupations des anciennes lignes de rivage situées à 70 et 80 m au-dessus du niveau actuel correspondent respectivement à des crues des marécages de Lotigipi à l'ouest du lac et des affluents du Nil.

Lac fermé, situé en zone aride, le Turkana présente un niveau extrêmement instable dû à la variabilité de son alimentation par des rivières dont le cours supérieur est situé dans des zones plus humides. Ses eaux deviennent progressivement plus concentrées et elles sont maintenant si saumâtres qu'elles sont à peine potables. On y pratique une pêche traditionnelle à laquelle on a récemment adjoint un chalutier. Avant de faire d'importants investissements financiers et sociaux, il serait judicieux de consulter les données paléolimnologiques sur les changements de salinité et d'étudier la tolérance au sel des espèces commerciales de poissons pour évaluer le temps pendant lequel le lac pourra encore être exploité.

Autres lacs du Rift oriental

Richardson (1966) et Richardson et Richardson (1972) ont fait des études paléolimnologiques sur le lac Naivasha au Kenya et ont dégagé une évolution détaillée des peuplements de diatomées et des changements chimiques et climatiques. Au début de leur série (9 000 B.P.), le niveau du lac était élevé et ses eaux étaient fraîches; un exutoire existait jusqu'à 5 600 B.P.; le niveau est ensuite tombé et le lac s'est totalement asséché pendant une courte période, aux environs de 3 000 B.P. Depuis lors, son niveau et la composition chimique de ses eaux ont varié de façon irrégulière; cette évolution s'est étendue à la courte période historique, au grand désagrément des populations qui voudraient exploiter les ressources en poissons ou les terres arides environnantes. Richardson *et al.* prolongent l'étude de l'histoire connue de la Rift Valley au Kenya en analysant une série de prélèvements provenant des lacs Nakuru, Elmenteita et Naivasha, représentant environ 30 000 ans.

Hecky (1971) a étudié une série paléolimnologique dans les lacs Momela (K sur la fig. 1) formés il y a 6 000 ans par un glissement de terrain sur les pentes du mont Ujamaa (mont Meru) en Tanzanie. Il a utilisé les techniques de la taxinomie numérique et de l'analyse multivariée pour comparer les peuplements de diatomées fossiles aux communautés actuelles dans des lacs dont la composition chimique et la productivité sont connues (Hecky et Kilham, 1973). Les résultats concernant le climat concordent avec ceux obtenus par Richardson au Kenya, et Hecky a montré que la composition et la productivité d'une communauté de

diatomées étaient toutes deux extrêmement sensibles aux variations de climat et de drainage. Il a trouvé que les lacs ne présentaient pas une tendance à l'augmentation de leur productivité avec le temps et que celle-ci était inversement corrélée à la diversité spécifique.

La série lacustre continue la plus longue qui ait été étudiée en Afrique provient du lac Manyara (J sur la fig. 1) en Tanzanie. Stoffers et Holdship (1975) ont mesuré les variations d'abondance des diatomées et des zéolithes, dans un prélèvement long de 55 m qui semble couvrir 60 000 ans. Ce prélèvement montre le passage d'un climat sec à des conditions humides, ce qui devient la découverte classique de la paléolimnologie africaine. Les 5 derniers millénaires ont été semblables aux années modernes, avec même des épisodes plus secs. Le plus grand intérêt de ce prélèvement réside dans la période antérieure à 15 000 B.P. qui est mal représentée dans la plupart des sites de prélèvement; cette période était plutôt sèche et non humide comme le furent les débuts de l'Holocène, mais cette sécheresse fut interrompue au moins trois fois par des phases modérément humides. Il ne semble pas qu'il y ait de correspondance précise entre les dates de ces épisodes moins secs et celles des périodes humides relevées au Tchad il y a 20 000 à 30 000 ans (Servant et Servant, 1970).

Lacs profonds du Rift occidental

Degens *et al.* (Degens *et al.*, 1971; Degens *et al.*, 1973; Hecky et Degens, 1973) ont prélevé des carottes dans les lacs Kivu, Tanganyika et Malawi (O, P, R, respectivement sur la fig. 1) et fourni des profils sismiques pour les deux premiers.

Les profils sismiques sont particulièrement intéressants, car ils donnent des renseignements détaillés sur la structure sédimentaire de vastes étendues autour des lacs. Des couches alternées de réflectivité sonique différente sont visibles tout au long de la partie accessible de la section du lac Tanganyika et du soubassement cristallin du lac Kivu, mais elles sont interrompues par des dislocations et des discordances. Cette stratigraphie semble aussi complexe que celle qu'on trouve en mer et elle exigera des prélèvements nombreux et la recherche de corrélations significatives.

Bien que la sonde sismique ait pénétré dans une épaisseur de sédiments de plus d'un kilomètre, elle n'a pas atteint le soubassement cristallin du lac Tanganyika. Une telle épaisseur de sédiments confirme la grande ancienneté du lac, au demeurant évoquée par la riche faune d'espèces et de genres endémiques, en l'absence de données géologiques.

On a été cependant surpris de trouver dans le lac Kivu une épaisseur de sédiments d'environ 1 km. La pauvreté de la faune ichtyologique de ce lac et l'apparente jeunesse de quelques-uns des volcans responsables de son alimentation en eau avaient fait conclure à la jeunesse du lac, qui n'aurait pas plus de 10 000 ans. Degens *et al.* (1973) sont certainement plus près de la vérité en affirmant que le bassin date du Pliocène et en expliquant la pauvreté de la faune ichtyologique par le brassage probable et répété des eaux profondes, fortement anoxiques avec celles de surface.

Hecky et Degens (1973) ont apporté la preuve de très grandes variations dans le niveau des lacs, 400 m au Kivu et 600 m au Tanganyika; les niveaux les plus bas correspondent aux périodes froides des zones tempérées; ils ont également pu relier la pluviosité à l'activité hydrothermique.

Même si son niveau a largement varié, le volume du lac Tanganyika est si considérable et son approvisionnement en eau si faible, que la concentration des eaux par évaporation pendant une période interpluviale de plusieurs milliers d'années ne pourrait être assez forte pour inhiber sérieusement la faune ichtyologique. Le bassin dans lequel se trouve le lac est vieux, mais le lac lui-même est vieux, ce qui est plus important d'un point de vue biologique.

Perspectives

Toutes les réalisations, les possibilités et les difficultés déjà évoquées pour l'analyse palynologique se retrouvent en paléolimnologie. Les paléolimnologistes sont un peu plus avancés dans le domaine de l'écologie actuelle du groupe d'organismes le plus utile à leurs yeux, les diatomées, mais ils ont à faire face aux mêmes problèmes techniques de prélèvement et d'interprétation de l'organisation des biocénoses avant de pouvoir exploiter l'énorme potentiel paléoécologique des lacs comme le Turkana ou le Tanganyika.

Résumé et conclusions

La palynologie, la paléolimnologie et des travaux comme ceux de Ploey (1963, 1965) sur les sols et la géomorphologie conduisent aux mêmes conclusions : avant 12 000 B.P., le climat de l'Afrique tropicale était sec; cette période sèche a commencé avant 60 000 B.P. et a été interrompue à plusieurs reprises par des périodes transitoires de sécheresse moins forte, mais elle a été rarement, voire jamais, aussi sèche que vers 13 000 B.P.

Comparativement, les douze derniers millénaires ont été humides, mais interrompus, au moins dans quelques localités, par des phases sèches vers 10 000 et 6 000 B.P.; il semble que ce soit entre 8 000 et 7 000 B.P. que l'humidité ait été la plus forte alors que les trois derniers millénaires ont été, au moins par intermittence, les plus secs depuis 12 000 ans.

Les preuves en faveur de telles conclusions ne sont pas partout aussi nettes. En ce qui concerne les données palynologiques, l'interprétation des séries couvrant les derniers millénaires est compliquée par les changements dans l'utilisation des terres par l'homme, qui pourraient entraîner des transformations de la végétation analogues à celles résultant d'un dessèchement du climat. Un défrichement opéré depuis l'âge du fer pourrait être confondu dans l'analyse palynologique avec un recul de la forêt provoqué par la sécheresse, mais il ne pourrait entraîner une baisse du niveau des eaux; des agriculteurs augmenteraient plutôt le ruissellement et le niveau du lac monterait. En dépit de ces difficultés locales, les grandes lignes de la paléopalynologie et de la paléolimnologie semblent bien établies, mais des travaux plus approfondis permettraient de brosser un tableau plus détaillé des changements climatiques sur l'ensemble du continent.

Le caractère dynamique de la biogéographie africaine est maintenant bien établi. Quels que soient les emplacements des prélèvements et les types de renseignements qu'ils donnent, on a la preuve d'incessantes variations à l'échelle des décennies, des siècles, des millénaires ou des dizaines de milliers d'années. On ne sait toujours pas ce qui s'est passé au centre des grands massifs de pluviisylves quand ils s'élargissaient ou se rétractaient en fonction des changements climatiques, mais les résultats de Ploey près du Stanley Pool (U sur la fig. 1) et la présence de sables éoliens dans les forêts denses et claires du bassin inférieur du Zaïre (Coole, 1964) suggèrent que même la forêt sempervirente de plaine n'a pas échappé aux aléas climatiques; la forêt sempervirente de montagne non plus.

Dans ce chapitre, il n'a pas été possible de traiter séparément la paléogéographie des forêts sempervirentes, des savanes arborées et des savanes herbeuses. La plupart des grands lacs, comme le Tanganyika ou le Victoria, sont entourés de ces trois types de végétation et, tant qu'on n'aura pas mis au point de meilleures méthodes d'identification des graminées fossiles, il ne sera pas possible de distinguer les savanes arborées des savanes herbeuses. Les conclusions concernant les variations climatiques semblent cependant généralement valables et applicables aux trois types de végétation.

On n'a pas traité non plus de la biogéographie actuelle, pour des raisons de concision, mais aussi parce qu'il est rarement possible de dater les événements qui ont conduit à telle ou telle répartition de peuplements végétaux ou animaux. Cependant, les travaux de biogéographie de Moreau (1966) et de Lawton (1963, 1972) montrent clairement que les discontinuités actuelles dans la distribution des plantes et des animaux traduisent les grands changements de milieu intervenus dans un passé pas trop lointain; cela est en accord avec les données paléogéographiques plus directes évoquées ici.

Conclusions : Les recherches nécessaires et les priorités

Les informations tirées de la paléogéographie et de la paléoclimatologie des écosystèmes forestiers et herbacés tropicaux et subtropicaux permettent de conclure clairement que ceux-ci ne sont pas stables depuis des millénaires, principalement en raison de changements de climat continuels. Ces changements peuvent être ou non périodiques. Sous les tropiques, de vastes régions furent soumises à un climat beaucoup plus sec (et un peu plus froid) entre 20 000 et 12 500 B.P. Certaines régions subtropicales semblent en revanche avoir connu un climat plus humide qu'aujourd'hui durant ce même intervalle. Les 12,5 derniers millénaires ont été souvent plus humides, mais, localement, avec des phases plus sèches relativement bien marquées. Dans certaines parties de la zone subtropicale sèche, une fraction de cet intervalle a dû être beaucoup plus humide qu'aujourd'hui. Ces changements climatiques ont provoqué des changements profonds de la végétation, les forêts sempervirentes et les forêts sèches étant remplacées par des savanes et des déserts et vice versa. Ces changements continuels interdisent de traiter séparément la paléogéographie des forêts sempervirentes, des forêts sèches et celle des milieux herbacés.

La plupart des écologistes pensent que la pluviisylve est une communauté stable, du moins pendant des périodes de 50 à 500 ans et en l'absence de perturbations causées par l'homme ; on n'a pas examiné de façon détaillée cette hypothèse, mais on est en droit de douter que des données descriptives sur la végétation puissent fournir la preuve d'une telle stabilité, tout au moins sur des intervalles de plusieurs centaines d'années. Les diagrammes polliniques n'indiquent pas que des communautés de la pluviisylve aient été stables durant des périodes de 500 ans. On ne dispose pas de longues séries dans la partie centrale d'un quelconque massif forestier, mais les données paléogéographiques montrent que la pluviisylve tropicale, au moins sur ses marges, a été aussi sensible aux continuels changements climatiques du Quaternaire que n'importe quel autre type de forêt.

Les connaissances actuelles sur l'histoire des écosystèmes forestiers tropicaux sont encore restreintes, mais elles ont démontré l'instabilité de ceux-ci lorsqu'ils étaient soumis à des conditions climatiques variables. Les données concernant de vastes régions sont encore rares ou absentes ; elles sont un peu plus abondantes pour quelques autres, comme les plateaux et montagnes d'Afrique orientale.

On a besoin d'analyses palynologiques et d'études paléolimnologiques sur toutes les zones tropicales restantes afin d'y déterminer l'extension de la végétation et l'amplitude des changements climatiques. Ces derniers pourraient être alors mieux appréhendés sous les tropiques. On comprendrait mieux les modifications du couvert végétal dans les écosystèmes forestiers tropicaux résultant de la formation ou de la dégradation des sols.

Pour y parvenir, il faut créer des collections régionales des pollens récents. On a besoin d'herbiers plus importants pour fournir la matière première et le temps nécessaire à établir ces collections est si long qu'il est très souhaitable d'organiser une collaboration régionale. Près de l'un ou de quelques-uns des grands herbiers, on pourrait faire des préparations de pollen que l'on distribuerait ensuite aux centres nationaux associés ; chaque centre pourrait également les produire et participer à un système d'échanges international. Après une période de recherches approfondies sur des séries sédimentaires appropriées, il faudrait que le matériel pour les analyses palynologiques ou autres soit soigneusement trié pour chaque région au pays afin de rendre ces travaux aussi économiques que possible.

Bien qu'il faille surtout s'intéresser aux 15 à 20 derniers millénaires, on doit s'efforcer de faire des prélèvements dans quelques séries très anciennes afin de déterminer la période des changements climatiques à long terme. En Afrique, les possibilités d'effectuer un très long

prélèvement sont nombreuses : les lacs Tanganyika, Nyassa, Mobutu, Meru et Bosumtwi entre autres.

Une collection de prélèvements profonds coûte beaucoup plus cher que les habituels carottages à la main et nécessite un équipement spécial.

Il semble qu'il faille particulièrement développer les connaissances sur l'histoire de la végétation d'écosystèmes moins perturbés, comme les bassins de l'Amazone et du Congo, qui, dans un proche avenir, pourraient connaître des bouleversements à la suite d'une exploitation accrue. Il en est de même pour des régions critiques sur le plan climatique (nord-ouest de l'Inde, régions sahéliennes, nord-est du Brésil, régions de forêts caducifoliées, etc.) et pour les régions accidentées, montagneuses (montagnes d'Afrique orientale, etc.), surtout lorsque des risques importants d'érosion existent.

Pour la conservation et la gestion correcte des écosystèmes forestiers tropicaux, il sera très important de faire des études intégrées sur la végétation, les communautés animales, l'écologie, l'hydrologie, le climat et l'histoire. Il serait très souhaitable que ces études débutent dans quelques régions pilotes où les connaissances fondamentales déjà disponibles justifient des recherches plus approfondies et où une grande variété de types de végétation se rencontre sur une superficie relativement restreinte. On pourrait en choisir trois, une par grande région. En Afrique, ce pourrait être une région allant des montagnes d'Afrique orientale jusqu'au bassin du Congo en passant par la Rift Valley et, vers le nord, jusque dans la zone sahélienne.

Dans ces régions pilotes, des palynologistes et des écologistes devraient travailler avec d'autres spécialistes sur les mêmes écosystèmes. Ces études intégrées apporteraient beaucoup de connaissances fondamentales qui pourraient s'appliquer à de vastes régions du même continent.

Le premier effort devrait porter sur des régions critiques sur le plan climatique, comme celles soumises à un gradient de pluviosité brutal. Il faudrait aussi donner la priorité aux vastes régions vierges et sur le point d'être exploitées, ainsi qu'à celles où le relief et le climat aggravent l'érosion des sols. Il ne faut cependant pas perdre de vue que les recherches palynologiques (et paléolimnologiques) dépendent de l'existence de sédiments appropriés et qu'en l'absence de ces derniers dans ces zones critiques il faudrait prospecter les sites convenables les plus proches.

Bibliographie

Outre les références de cette liste, le lecteur pourra se reporter aux résumés des travaux et aux bibliographies détaillées publiés dans : *Palaeoecology of Africa* (E. M. Van Zinderen Bakker, ed.). Le Cap, Balkema (les volumes 5 et 8 concernant plutôt l'Antarctique et les régions adjacentes que l'Afrique). *The Quaternary of Colombia* (T. Van der Hammen, ed. ; Amsterdam) représente une autre collection.

AUBRÉVILLE, A. *Contribution à la paléohistoire des forêts de l'Afrique tropicale.* Paris, Soc. Éd. géographiques, maritimes et coloniales, 1949, 98 p.

——. Savanisation tropicale et glaciations quaternaires. *Adansonia*, 2, 1962, p. 16–84.

——. Les origines des Angiospermes. *Adansonia*, 14, 1974, p. 5–27 et p. 145–198.

BAMPO, S. O. Kumasi conference on the Lake Bosumtwi crater. *Nature*, 198, 1963, p. 1150–1151.

BEUCHER, F. Une flore d'âge Ougartien (seconde partie du Quaternaire Moyen) dans les Monts d'Ougarta (Sahara nord-occidental). *Rev. Palaeob. Palyn.*, 2, 1967, p. 291–300.

——. *Étude palynologique de formations néogènes et quaternaires au Sahara nord-occidental.* Paris, Faculté des sciences, thèse, 1971, 796 p. + 23 pl.

BISHOP, W. W. The later Tertiary in East Africa volcanics, sediments and faunal inventory. In: Bishop, W. W.; Clark, J. D. (eds.). *Background to evolution in Africa*, p. 31–56. Chicago, Univ. of Chicago Press, 1967.

BOLICK, M. R. *A vegetational history of the Mt. Meru Lahar, Tanzania.* Durham, N. C., USA, Duke University, Zoology Dept., M.A. thesis, 1974, VII+96 p.

BOLTENHAGEN, E. Spores et pollen du Crétacé supérieur du Gabon. *Pollen et Spores*, vol. 9, n° 2, 1967, p. 335–355.

* Référence importante.

BONNEFILLE, R. Analyse pollinique d'un sédiment récent : vases actuelles de la Rivière Aouache (Éthiopie). *Pollen et Spores*, 11, 1969a, p. 7–16.

——. Indication sur la paléoflore d'un niveau du Quaternaire moyen du site de Melka Kontouré (Éthiopie). *C.R. Soc. Géol. Fr.*, 7, 1969b, p. 238–239.

——. Premiers résultats concernant l'analyse pollinique d'échantillons du Pléistocène inférieur de l'Omo (Éthiopie). *C.R. Acad. Sci. Paris*, 270, 1970, p. 2430–2433.

——. Atlas des pollens d'Éthiopie. *Adansonia*, 2, 1971a, p. 463–518.

——. Atlas des pollens d'Éthiopie, principales espèces des forêts de montagne. *Pollen et Spores*, 13, 1971b, p. 15–72.

——. *Associations polliniques actuelles et quaternaires en Éthiopie (vallées de l'Awash et de l'Omo).* Paris, Faculté des sciences, thèse, 1972, 513 p.

BROOKS, J. L. Speciation in ancient lakes. *Quart. Rev. Biol.*, 25, 1950, p. 30–60, p. 131–176.

BUTZER, K. W. ; ISAAC, G. L. ; RICHARDSON, J. L. ; WASHBOURN-KAMAU, C. Radiocarbon dating of East African lake levels. *Science*, 175, 1972, p. 1069-1076.

CAHEN, L. *Géologie du Congo Belge.* Liège, Vaillant-Carmanne, 1954, 577 p.

CLARK, J. D.; VAN ZINDEREN BAKKER, E. M. Prehistoric culture and Pleistocene vegetation at the Kalambo Falls, Northern Rhodesia. *Nature*, 201, 1964, p. 971–975.

COETZEE, J. A. Evidence for a considerable depression of the vegetation belts during the Upper Pleistocene on the East African mountains. *Nature*, 204, 1964, p. 564–566.

*——. Pollen-analytical studies in East and Southern Africa. In: Van Zinderen Bakker, E. M. (ed.). *Palaeoecology of Africa.* Cape Town, Balkema, 1967, 146 p.

COLE, S. *The prehistory of East Africa.* London, Weidenfeld and Nicolson, 1963, 383 p.

COOKE, H. B. S. Pleistocene mammal faunas of Africa, with particular reference to Southern Africa. In: Howell and Bourlière (eds.). *African ecology and human evolution*, p. 65–115. Viking Publ. in Anthropology, 1964.

CROIZAT, L. L'âge des Angiospermes en général et de quelques Angiospermes en particulier (considérations sur l'âge des Angiospermes). *Adansonia*, 6, 1966, p. 239.

DAVIS, M. B. On the theory of pollen analysis. *Amer. J. Sci.*, 261, 1963, p. 897–912.

DAVIS, M. B.; DEEVEY, E. S. Jr. Pollen accumulation rates: estimates from late-glacial sediment of Rogers Lake. *Science*, 145, 1964, p. 1293–1295.

DEGENS, E. T.; VON HERZEN, R. P.; HOW-KIN WONG. Lake Tanganyika: water chemistry, sediments geological structure. *Naturwissenschaften*, 58, 1971, p. 229–240.

——; VON HERZEN, R. P.; HOW-KIN WONG; DEUSER, W. G.; JANNASCH, H. W. Lake Kivu: structure, chemistry and biology of an East African Rift Lake. *Geologischen Rundschau*, 62, 1973, p. 245–277.

DUBOIS, G.; DUBOIS, C. Caractères micropaléobotaniques d'une tourbe du Togo. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 208, 1939, p. 1421–1422.

——; ——; JAEGER, P. Sol tourbeux d'*Eriospora* dans les monts Loma en Afrique occidentale. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 227, 1948, p. 217–218.

ERDTMAN, G. *Pollen morphology and plant taxonomy. I. Angiosperms*. New York, Haffner, 1966, 553 p.

——. *Pollen and spore morphology/plant taxonomy. II. Gymnospermae, Pteridophyta, Bryophyta* (illustrations). New York, Ronald, and Stockholm, Almqvist and Wiksell, 1957, 151 p.

——. *Pollen and spore morphology/plant taxonomy. III. Gymnospermae, Bryophyta* (text). New York, Ronald, and Stockholm, Almqvist and Wiksell, 1965, 191 p.

——; SORSA, P. *Pollen and spore morphology/plant taxonomy. IV. Pteridophyta* (text and additional illustrations). Stockholm, Almqvist and Wiksell, 1971, 302 p.

*FAURE, H. Les lacs quaternaires du Sahara. *Mitt. Internat. Verein. Limnol.*, 17, 1969, p. 131–146.

*GERMERAAD, J. H.; HOPPING, C. A.; MULLER, J. Palynology of Tertiary sediments from tropical areas. *Rev. Palaeob. Palyn.*, 6, 1968, p. 189–348.

GUERS, J.; LOBREAU-CALLEN, D.; DIMON, M. T.; MALEY, J.; CAMBON-BOU, G. Palynologie africaine, IX. *Bull. IFAN*, vol. 33, sér. A, 1971, pl. 215–238.

GUINET, P. *Les Mimosacées, étude de palynologie fondamentale, corrélations, évolution*. Travaux Section Scientifique et Technique, IX, 1969, 293 p.

*HAMILTON, A. C. The interpretation of pollen diagrams from highland Uganda. In: Van Zinderen Bakker, E. M. (ed.). *Palaeoecology of Africa, the surrounding islands and Antarctica*, vol. 7, 1972, p. 45–149.

HAY, R. L. Stratigraphy of Beds I through IV, Olduvai Gorge, Tanganyika. *Science*, 139, 1963, p. 829–833.

——. Zeolites and zeolitic reactions in sedimentary rocks. *Geol. Soc. Amer. Spec. Pap.*, 85, 1966, 130 p.

HECKY, R. E. *The paleolimnology of the alkaline, saline Lakes on the Mt. Meru Lahar*. Ph. D. thesis, Duke University, 1971, 209 p.

——; DEGENS, E. T. *Late Pleistocene-Holocene chemical stratigraphy and paleolimnology of the Rift Valley lakes of Central Africa*. Technical Report WHOI-73-28, Woods Hole Oceanogr. Inst., 1973, 93 p. (manuscrit non publié).

——; KILHAM, P. Diatoms in alkaline saline lakes: ecology and geochemical implications. *Limnol. and Oceanogr.*, 18, 1973, p. 53–71.

——; MOPPER, K.; KILHAM, P.; DEGENS, E. T. The amino acid and sugar composition of diatom cell-walls. *Marine Biol.*, 19, 1973, p. 323–331.

HEDBERG, O. A pollen analytical reconnaissance in tropical East Africa. *Oikos*, 5, 1954, p. 137–166.

HEIM, M. R. Quelques pollens pléistocènes nouveaux pour le Hoggar. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 258, 1964, p. 1297–1299.

HERNGREEN, G. W. F. Some new pollen grains from the Upper Senonian of Brazil. *Pollen et Spores*, vol. 14, n° 1, 1972, p. 97–112.

——. Middle Cretaceous palynomorphs from north-eastern Brazil. *Sci. Geol. Bull.* (Strasbourg), 27, no. 1–2, 1974, p. 101–116.

HOEKEN-KLINKENBERG, P. J. M. VAN. A palynological investigation of some Upper Cretaceous sediments in Nigeria. *Pollen et Spores*, vol. 6, n° 1, 1964, p. 209–231.

——. Maestrichtian, Paleocene and Eocene pollen and spores from Nigeria. *Leidse Geol. Meded.*, 38, 1966, p. 37–48.

HULSHOF, O. K.; MANTEN, A. A. Bibliography of actuopalynology, 1671–1966. *Rev. Palaeob. Palyn.*, 12, 1971, p. 1–243.

HUTCHINSON, G. E. *A treatise on limnology*, vol. 1. New York, Wiley, 1957, 1 015 p.

JARDINÉ, S. Spores à expansions en forme d'élatères du Crétacé moyen d'Afrique occidentale. *Rev. Palaeobot. Palyn.*, vol. 1, n° 1–4, 1967, p. 235–258.

——; MAGLOIRE, L. Palynologie et stratigraphie du Crétacé des bassins du Sénégal et de Côte d'Ivoire. *Mém. BRGM*, 32, 1965, p. 187–245.

KELLOGG, W. W.; SCHNEIDER, S. H. Climate stabilization: for better or for worse? *Science*, vol. 186, no. 4170, 1974, p. 1163–1173.

*KENDALL, R. L. An ecological history of the Lake Victoria basin. *Ecol. Monogr.*, 39, 1969, p. 121–176.

KERAUDREN-AYMONIN, M.; STRAKA, H.; SIMON, A. Palynologia Madagassica et Mascarenica, Fam. 184–188. *Pollen et Spores*, 11, 1969, p. 299–332.

KILHAM, P. A hypothesis concerning silica and the freshwater planktonic diatoms. *Limnol. and Oceanogr.*, 16, 1971, p. 10–18.

——; KOPCZYNSKA, E. E. African lake types and their specific diatom associations (abstract). In: *37th Meeting of the Amer. Soc. Limnol. Oceanogr.*, Seattle, Wash., 1974.

LAWTON, R. M. Palaeoecological and ecological studies in the northern Province of Northern Rhodesia. *Kirkia*, 3, 1963, p. 46–47.

——. A vegetation survey of Northern Zambia. *Palaeoecology of Africa*, 6, 1972, p. 253–256.

LIVINGSTONE, D. A. Age of deglaciation in the Ruwenzori Range, Uganda. *Nature*, 194, 1962, p. 859–860.

——. Postglacial vegetation of the Ruwenzori Mountains in equatorial Africa. *Ecol. Monogr.*, 37, 1967, p. 25–52.

——. Some interstadial and post-glacial pollen diagrams from eastern Canada. *Ecol. Monogr.*, 38, 1968, p. 87–125.

——. A 22 000-year pollen record from the plateau of Zambia. *Limnol. and Oceanogr.*, 16, 1971, p. 349–356.

——. The Nile. Paleolimnology of headwaters. In: Rzoska Julian (ed.). *Biology of the Nile*, sous presse.

LOBREAU, D.; GUERS, J.; ASSEMIEN, P.; BOU, G.; GUINET, P.; POTIER, L. Palynologie africaine, IX. *Bull. IFAN*, 31, 1969, pl. 167–190.

LOBREAU-CALLEN, D. Pollen des Icacinaceae. I. Atlas (1). *Pollen et Spores*, 14, 1972, p. 345–388.

MALEY, J. Contributions à l'étude du Bassin tchadien. Atlas de pollens du Tchad. *Bull. Jard. Bot. Belg.*, 40, 1970, p. 29–48.

*——. La sédimentation pollinique actuelle dans la zone du

lac Tchad (Afrique Centrale). *Pollen et Spores*, 14, 1972, p. 263-307.

MOREAU, R. E. Pleistocene climatic changes and the distribution of life in East Africa. *J. Ecol.*, 21, 1933, p. 415-435.

*——. *The bird faunas of Africa and its islands.* New York, London, Academic Press, 1966, 424 p.

MORRISON, M. E. S. Pollen analysis in Uganda. *Nature*, 190, 1961, p. 483-486.

*——. Low-latitude vegetation history with special reference to Africa. *Roy. Meteorol. Soc. Proc. Int. Symp. on World Climate from 8 000 to 0 B.C.*, 1966, p. 142-148.

*——. Vegetation and climate in the uplands of south-western Uganda during the later Pleistocene period. I. Muchova Swamp, Kigezi District. *J. Ecol.*, 56, 1968, p. 363-384.

——; HAMILTON, A. C. Vegetation and climate in the uplands of south-western Uganda during the later Pleistocene period. II. Forest clearance and other vegetational changes in the Rukiga highlands during the last 8 000 years. *J. Ecol.*, 62, 1974, p. 1-32.

NEWMAN, J. E.; PICKETT, R. C. World climates and food supply variations. *Science*, vol. 186, no. 4167, 1974, p. 877-881.

OGDEN, J. G. Correlation of contemporary and late Pleistocene pollen records in the reconstruction of Postglacial environments in northeastern North America. In: Frey, D. G. (ed.)- *Symposium on Paleolimnology* (Mitteilungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie), 17, 1969, p. 64-71.

OSMASTON, H. A. *Pollen analysis in the study of the past vegetation and climate of Ruwenzori and its neighbourhood.* Oxford, B. Sc. thesis, 1958, 44 p.

*——. *The past and present climate and vegetation of Ruwenzori and its neighbourhood.* Oxford, Ph. D. thesis, 1965, non publié.

*PLOEY, J. de. Quelques indices sur l'évolution morphologique et paléoclimatique des environs du Stanley Pool (Congo). *Studia Univ. Lovanium, Fac. des Sci.*, 1963, p. 1-16.

——. Position géomorphologique, genèse et chronologie de certains dépôts superficiels au Congo occidental. *Quaternaria.* VII, 1965, p. 131-154.

PUNT, W. Pollen analysis of the Euphorbiaceae with special reference to taxonomy. *Wentia*, 7, 1962, p. 1-116.

*QUÉZEL, P. Flore et palynologie sahariennes. Quelques aspects de leur signification biogéographique et paléoclimatique. *Bull. IFAN*, 22 A, 1960, p. 353-359.

——. A propos de l'olivier de Laperrine de l'Adrar. *Missions Berliet Tenéré-Tchad* (Paris), 1962, p. 329-332.

*——; MARTINEZ, M. C. Le dernier interpluvial au Sahara central. Essai de chronologie palynologique et paléoclimatique. *Libyca*, 6-7, 1961, p. 211-227.

——; ——. Premiers résultats de l'analyse palynologique de sédiments recueillis au Sahara méridional à l'occasion de la mission Berliet-Tchad. *Missions Berliet Tenéré-Tchad* (Paris), 1962, p. 313-327.

RICHARDSON, J. L. Plankton and fossil plankton studies in certain East African lakes. *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 15, 1964, p. 993-999.

——. Changes in level of Lake Naivasha during postglacial time. *Nature*, 209, 1966, p. 290-291.

——. Diatoms and lake typology in East and Central Africa. *Int. Rev. Gesamten Hydrobiol. Hydrogr.*, 53, 1968, p. 299-338.

*——; RICHARDSON, A. E. History of an African Rift Lake and its climatic implications. *Ecol. Monogr.*, 42, 1972, p. 499-534.

SAAD, S. I. Studies of pollen and spores content of Nile delta deposits (Berendal region). *Pollen et Spores*, 9, 1967, p. 467-503.

*SCHALKE, H. J. W. G. The upper Quaternary of the Cape Flats area (Cape Province, South Africa). *Scripta Geologica*, 15, 1973, p. 1-57.

SCHNELL, R. *Le problème des homologies phytogéographiques entre l'Afrique et l'Amérique tropicales.* Mém. Mus. nat. Hist. nat., N. sér. B, Botanique, vol. XI, n° 2, 1961, 104 p.

SCHULZ, E. Pollenanalytische Untersuchungen quartärer Sedimente des Nordwest-Tibesti. In: *Forschungsstation Bardai Fu-Geologen in der Zentral Sahara (Pressedienst Wissenschaft FU Berlin)*, 5, 1974, p. 59-69.

*SERVANT, M.; SERVANT, S. Les formations lacustres et les diatomées du Quaternaire récent du fond de la cuvette tchadienne. *Rev. Geogr. phys. et Géol. dynam.*, vol. 12, n° 2, 1970, p. 63-76.

SMIT, A. F. J. The origin of Lake Bosumtwi and some other problematic structures. *Ghana J. Sci.*, 2, 1962, p. 176-196.

*STOFFERS, P.; HOLDSHIP, S. Diagenesis of sediments in an alkaline lake: Lake Manyara, Tanzania. In: *IXth International Congress of Sedimentology* (Nice), 1975.

STRAKA, H. Palynologia Madagassica et Mascarenica, Fam. 126. Sarcolaenaceae (Chlaenaceae). *Pollen et Spores*, 6, 1964a, p. 289-301; p. 641-643.

——. Palynologia Madagassica et Mascarenica. *Pollen et Spores*, vol. 6, n° 1, 1964b, p. 239-288.

——. Palynologia Madagassica et Mascarenica, Fam. 212. Didiereaceae. *Pollen et Spores*, 7, 1965, p. 27-33.

——. Palynologia Madagassica et Mascarenica, Fam. 50-59. *Pollen et Spores*, 8, 1966, p. 241-264.

——; SIMON, A. Palynologia Madagassica et Mascarenica, Fam. 122-125. *Pollen et Spores*, vol. 9, n° 1, 1967, p. 59-70.

——; ——; CERCEAU-LARRIVAL, M. T. Palynologia Madagassica et Mascarenica, Fam. 155-166. *Pollen et Spores*, vol. 9, n° 3, 1967, p. 427-466.

*TEMPLE, P. Evidence of lake level changes from the northern shoreline of Lake Victoria, Uganda. In: Steel, R. W.; Prothero, R. M. (eds.). *Geographers and the tropics: Liverpool essays*, p. 31-56. London, Longmans, 1964.

TSUKADA, M.; ROWLEY, J. R. Identification of modern and fossil maize pollen. *Grana Palynol.*, 5, 1964, p. 406-412.

VAN CAMPO, M. Palynologie africaine. I. *Bull. IFAN*, 19 A, 1957, p. 659-726.

——. Palynologie africaine. II. *Bull. IFAN*, 20 A, 1958, p. 753-808.

——. Palynologie africaine. IV. *Bull. IFAN*, 22 A, 1960, p. 1165-1199.

——; HALLÉ, N. Les pollens des Hippocratéacées d'Afrique de l'Ouest. *Pollen et Spores*, 1, 1959, p. 191-272.

*——; COQUE, R. Palynologie et géomorphologie dans le Sud tunisien. *Pollen et Spores*, 2, 1960, p. 275-284.

——; BERTRAND, L.; BRONCKERS, F.; DE KEYSER, B.; GUINET, P.; ROLAND-HEYDACKER, F. Palynologie africaine. V. *Bull. IFAN*, 26 A, 1964, p. 105-120.

——; BRONCKERS, F.; GUINET, P. Palynologie africaine. VI. *Bull. IFAN*, 27 A, 1965, p. 795-842.

——; GUINET, P.; COHEN, J. Fossil pollen from late Tertiary and Middle Pleistocene deposits of the Kurkur oasis. In: Butzer; Hansen. *Desert and river in Nubia*, p. 515-521. Madison, University of Wisconsin Press, 1966.

VAN DER HAMMEN, T. — Upper Cretaceous and Tertiary climatic periodicities and their causes. *Ann. New York Acad. Sc.*, 95, 1961, p. 440-448.

——. Palãoklima, Stratigraphie und Evolution. *Geol. Rundschau*, 54, 1964, p. 428–441.

VAN ZINDEREN BAKKER, E. M. *South African pollen grains and spores*. Part I. Cape Town, Balkema, 1953, 72 p.

——. A pollen analytical investigation of the Florisbad deposits (South Africa). In: *Proc. Third Pan-African Congress on Prehistory*, 1955, p. 56–67.

——. A late-glacial and post-glacial climatic correlation between East Africa and Europe. *Nature*, 194, 1962, p. 201–203.

*——. A pollen diagram from Equatorial Africa, Cherangani, Kenya. *Geol. Mijnb.*, 43, 1964, p. 123–128.

——. Palynology and stratigraphy in sub-Saharan Africa. In: Bishop, W. W.; Clark, J. D. (eds.). *Background to evolution in Africa*, p. 371–374. Univ. of Chicago Press, 1967.

——; COETZEE, J. A. *South African pollen grains and spores*. Part III. Cape Town, Balkema, 1959, 200 p.

——; CLARK, J. D. Pleistocene climates and cultures in north-eastern Angola. *Nature*, 196, 1962, p. 639–642.

WALKER, J. W. Pollen morphology, phytogeography and phylogeny of the Annonaceae. *Contrib. Gray Herbarium*, 202, 1971, p. 3–130.

WEBB, T. A comparison of modern and presettlement pollen from southern Michigan (USA). *Rev. Palaeob. Palyn.*, 16, 1973, p. 137–156.

——. Corresponding patterns of pollen and vegetation in lower Michigan: a comparison of quantitative data. *Ecology*, 55, 1974, p. 17–28.

——; BRYSON, R. A. Late- and post-glacial climatic change in the northern Midwest, USA: quantitative estimates derived from fossil pollen spectra by multivariate statistical analysis. *Quaternary Res.*, 2, 1972, p. 70–115.

WELMAN, W. G. *South African pollen grains and spores*. Part VI. Cape Town, Balkema, 1970, 110 p.

*WIJMSTRA, T. A. A pollen diagram from the Upper Holocene of the lower Magdalena valley. *Leidse Geol. Meded.*, 39, 1967, p. 261–267.

4 Floristique et typologie

Floristique
- Herbiers et flores
- Richesse et hétérogénéité
- Inventaires
- Phytosociologie
- La flore
  - Problèmes de répartition
- La répartition des familles et des genres
  - Gymnospermes
  - Familles subtropicales ou extratropicales
  - Familles cosmopolites
  - Familles intertropicales
  - Familles pantropicales
    - Arbres et arbustes
    - Lianes
    - Plantes herbacées
  - Épiphytes, parasites et saprophytes
- Flore et altitude
- Quelques caractéristiques floristiques continentales

Les types de forêts
- Les inventaires physionomiques et structuraux
- Nomenclature
- Classifications
- Les types de forêts et les climats
- Les types de forêts et les sols
- Les types de forêts et l'altitude

Conclusions : les recherches nécessaires et les priorités

Bibliographie sélective

Floristique

Dans l'écosystème forestier tropical, les relations existant entre tous les êtres vivants et entre ces derniers et leur milieu sont parfois évidentes, parfois difficilement perceptibles, parfois ignorées à ce jour. Nul être vivant, nul végétal en particulier, ne peut être délaissé, compte tenu de son rôle passé, présent ou à venir et toute analyse de l'écosystème doit donc être aussi complète que possible. Inventaire exhaustif mais également précis; en ce domaine, l'emploi des dénominations scientifiques est une nécessité. L'analyse d'un écosystème forestier néglige bien souvent quantité d'éléments vivants; il ne peut en être autrement sur le plan de la pratique et de l'efficacité.

Herbiers et flores

Les inventaires floristiques se rattachent à la connaissance de la flore en général et, à ce titre, relèvent plus ou moins directement des organismes d'études et de recherches qui constituent des structures nationales désignées sous le nom d'herbiers. Le plus grand nombre d'entre eux travaille à l'échelle internationale. On trouvera dans l'*Index Herbarorium* de Lanjouw tous les renseignements concernant leur rôle en matière de rassemblement des spécimens de référence, d'élaboration de flores locales, nationales, régionales, continentales. Ces herbiers sont en mesure d'indiquer les titres des multiples flores publiées à ce jour, ainsi que l'état d'avancement de celles qui sont en cours de publication. A côté de territoires ou de pays dotés de flores assez complètes et modernes, beaucoup d'autres en sont dépourvus ; ou bien celles-ci sont seulement en cours d'élaboration et rarement achevées. L'Afrique bénéficie cependant de synthèses régionales assez bien élaborées ; on consultera avec profit les publications dans ce domaine, de l'Association pour l'étude taxonomique de la flore d'Afrique tropicale.

Richesse et hétérogénéité

Compte tenu de cette situation, on ne s'étonnera guère de voir le nombre global des espèces de végétaux supérieurs varier, dans le monde entier et selon les auteurs, entre 200 000-250 000 et 300 000-400 000 (et même 700 000). G. Mangenot (1973) fournit une estimation de 230 000. Les premiers chiffres sont en général empruntés à des documents anciens ; les seconds, quoique très approxi-

matifs, sont sans doute plus proches de la réalité. Les régions tropicales sont en règle générale les plus mal loties. Les forêts sont plus mal connues que les savanes et les déserts, non pas en ce qui concerne la richesse de leurs flores mais en ce qui concerne l'étude de celles-ci. Il y a des raisons historiques et matérielles à cela et il faut ajouter que les difficultés pratiques d'identification exacte des arbres des forêts tropicales constituent un sérieux obstacle à la progression rapide des connaissances.

Une idée approximative de la richesse en végétaux supérieurs des forêts tropicales d'Afrique peut être donnée par les quelques exemples suivants (certains englobent toutefois des espèces non forestières) :

Madagascar, près de 8 500 espèces avec 1 382 genres et 207 familles (Koechlin, Guillaumet et Morat, 1974) mais plus vraisemblablement entre 10 000 et 12 000 espèces (Dejardin, Guillaumet et Mangenot, 1973) dont 2 000 espèces d'arbres (DBH $\geqslant$ 10 cm) avec 450 genres et 100 familles d'après Capuron ; Ouest africain, au sud du Tropique du Cancer, du Sénégal au Cameroun occidental inclus : 7 072 espèces au total, d'après Hepper ; Côte-d'Ivoire : 600 espèces d'arbres (DBH $\geqslant$ 10 cm) avec 275 genres et 60 familles en forêt dense, d'après Aubréville (1959) ; Nigeria : 4 500 plantes au total, d'après Hall et Lowe ; Cameroun : 8 000 plantes au total avec 1 800 genres et 220 familles, d'après Letouzey (1976) ; Zaïre : 11 000 plantes au total, d'après Léonard.

Pour Good (1974), le nombre total d'espèces en Afrique tropicale serait de l'ordre de 30 000. Il est intéressant de noter que J. Léonard (1975) signale que 7 478 espèces ont été décrites en Afrique et à Madagascar en 21 ans, de 1953 à 1973.

Pour des surfaces beaucoup plus limitées, on peut indiquer :

Madagascar : 239 individus sur 100 m², répartis en 32 familles et 102 espèces, d'après H. Perrier de la Bâthie (1921) ; Côte-d'Ivoire : 87 à 142 espèces selon les types de forêts, d'après Mangenot (1955) ; C. Huttel (1975) a identifié 99 espèces d'arbres au Banco, 124 à Yapo et 107 à Taï, sur environ 5 hectares pour chacune de ces forêts ; Nigeria : 170 espèces d'arbres (DBH $\geqslant$ 10 cm) avec 18 espèces représentées par plus de 100 individus et, à l'opposé, 90 espèces représentées par moins de 10 individus, sur 18 hectares, d'après Jones (1955) ; Cameroun : 230 espèces (toutes plantes groupant 1 300 individus) avec 1 espèce représentée par 150 individus et, à l'opposé, 125 espèces représentées par 1 seul individu, sur 1 are, d'après Letouzey (1968) ; Gabon : 122 espèces d'arbustes et d'arbres (hauteur $\geqslant$ 3 m) pour 418 individus et 26 espèces de lianes pour 96 individus, sur 0,08 hectare, d'après Hallé, le Thomas et Gazel (1967).

Ces exemples, qui concernent pour une bonne part arbres et arbustes, donnent une idée de la richesse et de l'hétérogénéité des forêts tropicales d'Afrique, mais ceci est un fait quasi général pour ces forêts dans le monde. Richards (*in* Lowe-McConnell, 1969) souligne à juste raison que la richesse spécifique en toutes plantes, rapportée à l'unité de surface, est due en grande partie à la présence conjointe de nombreuses synusies, présence qu'on ne retrouve pas en d'autres forêts du monde.

Rares sont les cas où l'on peut parler de forêts composées d'une seule espèce très nettement dominante, avec un nombre d'individus de cette espèce extrêmement important et un nombre d'espèces compagnes et d'individus correspondants fort réduits. Ces forêts peu hétérogènes existent dans des conditions très particulières, topographiques ou édaphiques, comme les mangroves et les raphiales africaines. Sur terre ferme, des « peuplements » de *Gilbertiodendron dewevrei* au Zaïre groupent cependant 347 espèces de plantes (pour 12 relevés de 25 ares, d'après Gérard, 1960) ; des forêts à *Brachystegia laurentii*, dans le même territoire, représentent encore 535 espèces de plantes (pour 11 relevés de 25 à 100 ares, d'après Germain et Evrard, 1956), et il en est ainsi pour d'autres forêts africaines où certaines Césalpiniacées paraissent à première vue absolument prépondérantes.

La diversité des biocénoses végétales est de deux types : intrinsèque ou diversité α — nombre d'espèces constituant une biocénose — et extrinsèque ou diversité β — variation en fonction du biotope. Cette diversité extrinsèque peut exister à différentes échelles, depuis les différences d'une flore muscinée située sur l'écorce d'un arbre à l'ombre ou sur un rocher exposé au soleil, à celles enregistrées au niveau des grandes zones climatiques, des régions ou des continents. Des biocénoses comprenant quelques espèces ou une seule espèce comme les peuplements de la mangrove à *Rhizophora apiculata* sont très proches des forêts les plus riches du monde des régions de basse altitude de Malésie, et il s'agit dans les deux cas du même climat. Les forêts mélangées à Diptérocarpacées qui sont fondamentalement d'une grande diversité montrent des variations discrètes en rapport avec les conditions édaphiques et topographiques ; il n'est cependant pas rare de constater une modification de près de 90 % de la composition floristique sur une faible distance lorsque la nature des sols change. Les raisons de cette variation sont complexes ; elles ont été peu étudiées et elles défient souvent une recherche critique. On peut toutefois avancer les principales causes suivantes :

1. Paléogéographie (voir chapitre 3). Les premiers restes angiospermiens indiscutables et situés dans des sédiments datés avec sécurité apparaissent, pour la première fois, en diverses régions, au Barrémien, c'est-à-dire vers le sommet du crétacé inférieur, 110 à 115 millions d'années avant la période actuelle. Des consécrations biogéographiques confirment cependant que les premières angiospermes sont apparues plus anciennement, sans doute avant le Jurassique (G. Mangenot, 1973). Le Crétacé fut caractérisé par une activité tectonique intense qui coïncida avec la division des continents laurasien au nord et du Gondwana au sud. Ces continents ont été probablement reliés par l'Afrique du Nord et la Lusitanie au Crétacé, mais ils demeurèrent séparés par la suite jusqu'à ce que, durant le Tertiaire (pendant les 30 derniers millions d'années), un fragment méridional migrât vers le nord pour s'unir à la Laurasie et former l'Inde, puis que l'Amérique du Nord

et l'Amérique du Sud s'unirent et que l'Afrique et l'Australie prirent leur position actuelle. Ces événements géologiques eurent pour effet d'isoler des flores importantes et d'offrir en même temps la possibilité de migrations périodiques ; ils expliquent en partie la géographie des plantes actuelle. Raven et Axelrod (1974) ont fait à ce sujet une mise au point. Le déplacement et la collision éventuelle de ces plaques ont eu pour conséquence une orogénèse qui a abouti, durant le Tertiaire, à la formation de l'Himalaya, des Andes, des montagnes de Nouvelle-Guinée, de Sumatra et de Kinabalu à Bornéo ; cela a accru la diversité des climats et a permis l'évolution dans les régions tropicales de flores qui ont pu migrer par la suite pour se développer dans les zones tempérées à mesure que ces dernières prenaient plus d'extension à la fin du Tertiaire. Le Pléistocène (1,5 à 3 millions d'années) a été marqué par des modifications profondes du climat dans le monde entier et l'on a enregistré la disparition totale de flores sédentaires ou qui n'avaient pas la possibilité de migrer ainsi qu'un développement rapide, une brève évolution et une diversification de ces flores. On a de plus en plus de données paléontologiques sur l'évolution des flores tropicales, en particulier depuis le Crétacé, et cela grâce à la palynologie (Van der Hammen, 1957 ; voir chapitre 3).

Si la sélection naturelle intervient dans l'évolution et le maintien de la diversité floristique dans le cas des biocénoses riches en espèces végétales comme les pluviisylves (voir chapitre 8), la diversité intrinsèque devrait augmenter avec l'âge. Cela expliquerait la plus grande richesse des forêts de plaine de Malésie situées sur des terres qui semblent avoir été soumises au même climat tropical et humide au moins depuis le Crétacé, par rapport à celle des forêts d'Amérique du Sud et surtout d'Afrique qui ont connu des périodes d'orogénèse et d'érosion et qui ont été plus affectées par les changements du régime des précipitations au cours du Pléistocène.

2. L'âge et la stabilité des surfaces terrestres, en influant sur les processus géomorphologiques, exerceront leur influence sur la diversité des biotopes, quoique l'intensité des variations géomorphologiques soit aussi fonction du climat. Les paysages jeunes sont plus rapidement érodés et leur topographie est généralement plus accusée; leurs surfaces sont recouvertes de sols peu profonds et plus variés. Les régions instables du point de vue tectonique ont pu être caractérisées par des cycles de soulèvement et d'érosion et les roches sédimentaires formées ont pu être lessivées avec pour conséquence des conditions édaphiques limitantes pour la croissance des plantes. On pourrait alors expliquer la plus grande diversité extrinsèque des forêts mélangées à Diptérocarpacées du nord-ouest de Bornéo, qui poussent sur des sols peu profonds et de faible fertilité avec la physiographie peu évoluée d'un néogéosynclinal, alors que ce n'est pas le cas des forêts de Malésie, où la profondeur des sols résiduels sur un terrain accidenté peut dépasser 15 m.

Plusieurs familles d'Angiospermes arborées tropicales montrent une préférence pour certains sols et climats : les Myrtacées se rencontrent sur des sols lessivés et les Méliacées sur des sols fertiles, les Légumineuses dans des climats à saisons marquées et les Myristicacées dans des climats sans saisons tranchées. Ces préférences s'observent généralement au niveau du globe et elles doivent avoir une origine très ancienne.

3. L'aire occupée par une forêt influera sur les possibilités de diversification au cours de l'évolution, sur les risques d'extinction des populations peu nombreuses et par suite sur l'appauvrissement de la flore. L'endémisme élevé et la faible diversité intrinsèque qui sont si caractéristiques de plusieurs écosystèmes insulaires peuvent trouver une explication de cette sorte ; MacArthur et Wilson (1967 ; voir chapitre 7) ont à ce sujet développé une théorie approfondie. Il faut cependant noter que des différences existent entre les « îles continentales » comme Madagascar et les îles « océaniques » comme les Mascareignes. Les mêmes considérations s'appliquent aux flores regroupant des populations d'espèces présentant des possibilités écologiques étroites et/ou se trouvant dans des biotopes disséqués au sein d'un paysage varié du point de vue morphologique. Les mêmes considérations s'appliquent aux flores regroupant des populations d'espèces présentant des possibilités écologiques étroites et/ou se trouvant dans des biotopes disséqués au sein d'un paysage varié du point de vue morphologique.

4. Lorsque les conditions du milieu physique deviennent moins aléatoires on constate une plus grande intensité des interactions de nature biologique et un déclin des facteurs physiques limitants au cours de l'évolution sélective. Ces interactions, en fournissant un éventail théoriquement illimité de possibilités d'évolution, peuvent en partie expliquer la grande diversité intrinsèque des écosystèmes forestiers des tropiques hyperhumides, et, au contraire, sa diminution à mesure que les saisons deviennent plus tranchées, surtout lorsque les pluies deviennent plus aléatoires et que d'autres éléments imprévisibles comme les éruptions volcaniques et les ouragans deviennent fréquents à l'échelle de l'évolution historique.

5. Ces quatre facteurs du milieu physique (extrinsèques) conduisent, à travers leurs relations avec les espèces végétales, et grâce à la sélection naturelle, à l'évolution de systèmes de reproduction parfaitement adaptés et donc tout à fait caractéristiques d'un biotope particulier; ils circonscrivent le potentiel des espèces vis-à-vis d'une évolution et d'une diversification ultérieures. Bien que les études soient encore peu nombreuses, on estime, d'après les recherches faites à la fois dans les régions tropicales hyperhumides et de mousson, que les populations d'arbres sont génétiquement variables et qu'elles présentent une reproduction croisée plus ou moins libre ou stricte (voir chapitre 8). Cela donne la possibilité d'une évolution rapide lorsque les populations sont divisées par des obstacles naturels, mais la spéciation est inhibée lorsque de tels obstacles sont absents. Les systèmes de reproduction, parallèlement à une coévolution des moyens de dissémination du pollen et des diaspores (surtout grâce aux animaux), agissent sur la facilité de séparation des populations. Les facteurs biotiques intrinsèques et mésologiques extrin-

sèques varient souvent dans le même sens lorsqu'on compare la pluviisylve et la forêt de mousson ou la savane, et cela pourrait expliquer la grande différence que l'on constate au niveau de la diversité intrinsèque.

Ainsi, quoique la probabilité soit faible pour un écosystème forestier quelconque d'avoir définitivement atteint son stade évolutif extrême, il est tout à fait possible que certains aient eu une évolution plus poussée que d'autres, et, bien qu'il existe des situations floristiques comparables dans les trois grandes régions tropicales, des voies différentes ont pu être suivies sur le plan de l'évolution. On peut ainsi mieux comprendre l'accroissement des rendements souvent enregistré lorsqu'on cultive une plante en dehors de son domaine d'origine; cela est en grande partie dû à l'absence de parasites spécifiques et de prédateurs, mais ces derniers finiront par se multiplier et ils pourraient alors réduire la productivité au niveau atteint dans la région d'origine de la plante. Cela souligne la nécessité cruciale de conserver les pools génétiques représentés par les espèces sauvages et par les cultivars autochtones, car ils seront toujours utiles à la création de variétés résistantes aux maladies et aux ravageurs.

D'une manière générale, c'est l'hétérogénéité floristique qui caractérise la forêt intertropicale et les exemples précédents montrent que pour quelques espèces représentées par d'assez nombreux individus il existe inversement une multitude d'espèces représentées par un nombre très réduit d'individus, bien souvent par un seul exemplaire.

Le développement de la connaissance fondamentale des flores tropicales peut être illustré par les trois exemples suivants (qui montrent aussi les incertitudes auxquelles conduit l'emploi de documents anciens) : pour Madagascar, de 1917 à 1957, le nombre des espèces connues du genre *Ocotea* passe de 17 à 33 et celui des espèces connues du genre *Cryptocarya* de 18 à 33; pour le Zaïre, en 1896, on comptait 103 familles, 479 genres, 854 espèces; en 1940 ces nombres passent à 170 familles, 1 631 genres, 9 705 espèces; pour l'ensemble de l'Afrique au sud du Sahara, de 1954 à 1962 l'inventaire de la flore concernée s'accroît de 194 genres et de 3 550 espèces (auxquels il faudrait ajouter 980 unités infraspécifiques, tout en retenant aussi 2 803 modifications nomenclaturales).

Actuellement, en ce qui concerne la seule forêt tropicale, on peut dire que les flores africaines sont assez bien connues par rapport aux flores océaniennes ou américaines par exemple.

En ce qui concerne l'identité des lianes, tout au moins sous l'aspect pratique de leur détermination rapide, la méconnaissance reste encore en général grande ; on citera cependant pour la Côte-d'Ivoire l'intéressant travail de M. Obaton (1960) sur les structures anatomiques. Au sujet des appellations vernaculaires, aussi bien pour les lianes que pour les autres plantes, il y a lieu de noter qu'elles sont totalement insuffisantes pour réaliser des inventaires botaniques corrects, car une seule appellation groupe souvent plusieurs espèces parfois totalement différentes et, inversement, une seule espèce peut porter plusieurs noms.

En Afrique les déterminations sont peut-être meilleures qu'ailleurs, mais il reste encore une large part d'incertitude : Letouzey, pour le Cameroun, sur 0,5 hectare environ, pour les arbres (DBH $\geqslant$ 20 cm), rencontre 60 espèces dont 10 de détermination incertaine au niveau de l'espèce, du genre ou de la famille.

Inventaires

A ces défauts de connaissance botanique s'ajoutent trop souvent les impératifs de temps de réalisation et d'interprétation, ainsi que le manque de documents de vulgarisation mettant les données scientifiques, lorsqu'elles existent, à la portée immédiate des utilisateurs. Bien souvent, les inventaires floristiques tropicaux se réduisent à des inventaires « forestiers », où seules les plantes ligneuses de dimensions appréciables, dépassant une certaine hauteur ou un certain diamètre plus accessible aux mesures, sont prises en compte. Ainsi ont été réalisés en Afrique et à Madagascar de nombreux inventaires, parfois sur de grandes surfaces, mais qui adoptent tous un diamètre minimal de base : 10 cm, 15 cm (Centre technique forestier tropical, sondages sur 100 000 ha au Cameroun), 20 cm (CTFT sur 30 000 ha en Centrafrique), voire 60 cm (Centre technique forestier tropical au Gabon). Au-dessous de 25 cm de diamètre, on constate toujours un rapide accroissement du nombre d'individus et l'identification de la totalité des espèces, qui croît elle aussi, devient beaucoup trop ardue.

Ces inventaires forestiers ont été établis avant tout dans un but économique bien qu'ils puissent fournir des données très importantes pour la biogéographie. Bien souvent on se borne même à recenser à l'avance les essences commerciales ou commercialisables ; ils ne représentent donc qu'une première approche de l'analyse de l'écosystème forestier considéré.

La meilleure connaissance des écosystèmes forestiers tropicaux requiert donc une meilleure connaissance de la flore forestière dans son ensemble, indirectement de la flore tropicale en général et l'on doit déplorer la modicité des moyens accordés à cette science ainsi que le nombre restreint de botanistes se consacrant à de telles études, surtout sur le terrain. Ceci est particulièrement vrai pour l'Afrique. Les organismes régionaux et internationaux compétents ont un rôle non négligeable à jouer dans la promotion de ces études botaniques et l'établissement des flores locales, territoriales, régionales et peut-être plus tard continentales, voire des monographies de quelques grands genres, indispensables à la connaissance des écosystèmes forestiers tropicaux ; ces impératifs doivent être considérés comme prioritaires. De même, la formation botanique, théorique et appliquée du personnel forestier appelé à réaliser des inventaires doit être sérieusement complétée et améliorée.

Phytosociologie

Un inventaire floristique complet devrait être en mesure d'énumérer toutes les espèces figurant dans les diverses synusies : arbres, arbustes, plantes herbacées, lianes, épiphytes, saprophytes, phanérogamiques ou cryptogamiques, quelle que soit leur taille.

De tels relevés n'ont à ce jour été effectués que sur de très faibles surfaces, hors forêt bien souvent, et leur nombre ne dépasse pas au total quelques unités. Ils ont d'ailleurs été réalisés (Côte-d'Ivoire, Zaïre) avec l'arrière-pensée de mettre en évidence des groupements de végétaux, des « associations » végétales au sens large, et de justifier l'application à la flore tropicale des principes et des méthodes de la phytosociologie de l'école zuricho-montpellieraine ou autre ; ainsi ont procédé Mangenot (1955) pour la Côte-d'Ivoire, Lebrun et Gilbert (1954) pour le Zaïre, etc., malgré les difficultés incontestables d'application de notions telles que celles d'abondance-dominance, de recouvrement d'espèces caractéristiques, à la forêt tropicale. Les auteurs admettent en définitive l'importance plus grande, dans la situation actuelle en milieu tropical et sauf cas particuliers, des études taxonomiques de base que des études purement phytosociologiques, au sens strict du terme.

Un premier pas paraît néanmoins réalisé en ce sens avec la conception des espèces dominantes ou espèces prépondérantes (les termes « prépondérantes » et « dominantes » pouvant prêter à confusion) (bien définies par Schulz (1960) dont les travaux au Suriname sont basés sur des inventaires sinon exhaustifs du moins très poussés dans le détail, à partir de 560 quadrats de 10 m × 10 m). Par « espèces prépondérantes », il faut entendre celles qui, bien représentées, affichent une vitalité notable et ainsi modèlent la forêt où elles se trouvent. C'est en fait pratiquement à un tel concept, plus ou moins clairement perçu et exprimé, que tentent de se rallier forestiers et phytogéographes lorsqu'ils distinguent en Afrique, des forêts à *Brachystegia* et *Isoberlinia*, à *Aucoumea klaineana* et *Saccoglottis gabonensis*, à *Brachystegia laurentii*, à *Antiaris-Chlorophora*. Les bases d'analyse et d'appréciation sont cependant extrêmement diverses et ne peuvent être considérées le plus souvent que sous la forme de désignations pratiques, à usage provisoire, ne reflétant parfois que de très loin la structure floristique de la forêt en cause.

Ces conceptions et appellations reposent d'ailleurs sur le seul fait suivant : dans toutes les forêts tropicales du monde, on constate, pour les arbres d'une certaine taille, que dans un périmètre donné et souvent assez étroit, une ou deux espèces sont très abondantes, quelques rares espèces sont abondantes et une multitude d'autres ne sont représentées que par un ou deux individus c'est le peuplement en mosaïque d'Aubreville. En dehors des exemples déjà cités, Aubréville (1964) a montré, à propos d'inventaires forestiers effectués sur 26 550 ha par sondage à 1 % dans la République centrafricaine, que pour 44 000 arbres (DBH ⩾ 20 cm) représentant 170 espèces, 12 espèces de gros arbres sur 115 espèces représentaient 54 % du nombre des gros arbres et 13 espèces de petits arbres sur 150 espèces représentaient 50 % du nombre des petits arbres ; la proportion des petits arbres par rapport aux gros arbres pour les quatre principales des espèces communes aux deux types lui permettait de mettre en évidence le rôle important de ces quatre espèces dans le dynamisme de la forêt (bien que certaines d'entre elles indiquent en fait des perturbations apportées antérieurement par l'homme au sein de cette forêt). Ch. Huttel (1975) fournit d'autres exemples de ce caractère phytosociologique.

La flore

Malgré la grande part d'incertitude signalée quant à la connaissance floristique des milieux tropicaux, il est actuellement possible d'avoir une idée de la répartition approximative de certaines familles et de certains genres de végétaux supérieurs à l'échelle intercontinentale ou continentale et de certaines espèces à l'échelle continentale ou régionale.

Les familles spécifiquement intertropicales sont de faible importance par le nombre de genres et d'espèces, souvent monogénériques et de position systématique incertaine, n'occupant parfois que des aires extrêmement restreintes ; ce sont en Afrique les Medusandraceae (2 g., 6 esp.), Dioncophyllaceae (3 g., 3 esp.), Pandaceae (2 g., 9 esp.), Hoplestigmataceae (1 g., 2 esp.), Scytopetalaceae (5 g., 32 esp.), Cyanastraceae (1 g., 4 à 6 esp.) ; on trouve à Madagascar et aux Seychelles les Humbertiaceae (1 g., 1 esp.), Geosinidaceae (1 g., 1 esp.), les Didymeleaceae (1 g., 1 esp.). Certaines espèces chevauchent parfois deux continents : (Cténolophonacées et Irvingiacées d'Asie et d'Afrique, Rapatéacées d'Afrique et d'Amérique. Par contre, pour certaines familles très souvent pantropicales, à nombreux genres et espèces, nulle n'est rigoureusement inféodée au milieu intertropical car toutes ont des représentants en milieu extratropical, telles les Annonacées, Bombacacées, Césalpiniacées, Ebénacées, Lauracées, Moracées, Myrtacées, Palmiers, Sapotacées, Zingibéracées, etc. L'origine de ces éléments égarés est à rechercher dans des phénomènes de nature paléogéographique.

Un autre aspect du problème concerne le contact ou l'éventuel mélange de flores forestières tropicales et tempérées ; à l'exception de l'Afrique septentrionale où existe une nette solution de continuité, ces contacts sont observables en plusieurs points du globe et ont fait l'objet d'études particulières.

Problèmes de répartition

Beaucoup plus importantes et liées encore à des phénomènes paléogéographiques sont les répartitions de certaines sous-familles ou de certains genres sur des continents déterminés. Le problème n'a en fait été abordé et plus ou moins quantifié que pour quelques familles, alors que pour d'autres, également importantes par leur nombre de genres et d'espèces, répandues en plusieurs points du globe, parfois moins bien connues du point de vue systématique, les renseignements dont on dispose sont fragmentaires et incertains ; il en est ainsi pour les Annonacées, Ebénacées, Euphorbiacées, Sapindacées, Rubiacées, Violacées, etc. Il s'agit souvent d'arbustes de sous-bois pour lesquels des genres entiers, extrêmement riches en espèces, nécessitent des études restées jusqu'à ce jour embryonnaires (*Psychotria* pantropical avec 800 espèces, *Ixora* pantro-

pical avec 400 espèces, *Rinorea* pantropical avec 350 espèces, *Ouratea* pantropical avec 300 espèces, *Drypetes* pantropical avec 200 espèces, *Pavetta* paléotropical avec 400 espèces, *Memecylon* paléotropical avec 300 espèces, *Elaeocarpus* océanien et asiatique avec 250 espèces et deux espèces à Madagascar) ; il s'agit aussi de plantes lianescentes ou herbacées, terrestres ou épiphytes, à genres comportant de multiples espèces (*Alpinia, Begonia, Peperomia, Piper*) ; tous ces éléments constituent souvent des fragments non négligeables, floristiquement et biologiquement, des écosystèmes forestiers.

Il est en réalité difficile, dans l'état actuel des connaissances et des publications botaniques, de faire un inventaire, limité au niveau des familles et des genres, des composants des forêts africaines et malgaches. Les ouvrages modernes, utilisables pour une telle entreprise, tels le « Willis, *Dictionary of the flowering plants and ferns* » (Airy Shaw, 1973), le « Engler, *Syllabus der Pflanzenfamilien* » (Melchior, 1964), voire le « Chadefaud et Emberger, *Traité de botanique systématique* » (Emberger, 1960), ne font évidemment pas de distinction entre espèces intertropicales ou subtropicales forestières et espèces non tropicales ou extraforestières (mais parfois en limite latitudinale ou altitudinale de forêts intertropicales) ; les nombres que l'on peut trouver dans ces ouvrages quant au nombre d'espèces par genre ou de genres par famille varient, parfois dans des proportions notables, les écarts pouvant souvent dépasser 20 % ; l'explication de ces différences provient pour une part de nouvelles descriptions d'espèces, beaucoup plus rarement de genres et, pour ceux-ci, la conception des délimitations génériques peut influer fortement sur le nombre d'espèces attribuées à ces genres ; en règle générale, on a retenu ici, pour les espèces, les nombres supérieurs relevés qui sont plus proches de la réalité ; en cas de dissemblances accusées, les nombres minimaux et maximaux ont été indiqués. Dans la mesure du possible n'ont été retenus que les familles et les genres se rencontrant en forêts intertropicales, le nombre des espèces par genre, souvent fourni, ne donnant qu'une indication sur le « poids » de ces genres au sein du monde forestier tropical ; l'absence d'un tel nombre indique par contre que le genre considéré est beaucoup mieux représenté en milieu tempéré ; parfois aussi cette absence se rapporte à des genres secondaires quant au nombre d'espèces mais importants sur le plan phytogéographique ou phytosociologique, car ils constituent des genres remarquables, comportant souvent des espèces prépondérantes ou importantes sur le plan économique.

La répartition des genres, voire de certaines espèces se limite aussi à de grandes unités géographiques et c'est ainsi que les îles avoisinant Madagascar sont adjointes à la région principalement orientale de cette grande île et que l'Afrique recouvre l'Afrique forestière humide et parfois l'Afrique forestière sèche australe voire boréale. Des divisions floristiques ont été introduites par Engler en 1910 en ce qui concerne l'Afrique.

La valeur réelle de la tentative de répartition détaillée de familles et de genres doit être considérée avec quelques réserves, compte tenu des difficultés précédemment exposées. La présentation de cet ensemble, portant sur une centaine de familles (beaucoup de petites familles monogénériques ou monospécifiques et d'importance secondaire ont été négligées), ne peut obéir à une disposition à la fois logique et pratique ; cette présentation reste donc très critiquable.

La répartition des familles et des genres

Gymnospermes

Assimilées ici aux Conifères des forestiers, ces plantes, toujours mélangées aux feuillus sous les tropiques, représentent des éléments à caractère relictuel sur le plan paléobotanique, souvent localisés en altitude, avec une aire étroite voire endémique. Trois genres de Gymnospermes sont à signaler en Afrique et à Madagascar : *Podacarpus* (Afrique et Madagascar), *Juniperus* (Afrique orientale) *Gnetum* (Afrique).

La famille des Podocarpacées est importante dans tout l'hémisphère austral avec le genre *Podocarpus* mais une dizaine d'espèces seulement sur 100 vivent à Madagascar et en Afrique, sur les montagnes d'Afrique méridionale, centrale et orientale, atteignant l'Ethiopie vers le Nord.

Aux Cupressacées se rattache l'espèce *Juniperus procera*, qui n'existe que sur les montagnes d'Afrique orientale, entre 2 000 et 3 000 m, de l'Éthiopie au Malawi.

Familles subtropicales ou extratropicales

Ces familles (présentées par ordre alphabétique) sont représentées en Afrique et à Madagascar, en milieu intertropical et souvent en montagne, principalement par des arbres et arbustes.

Astéracées (Composées) (900/13 000-20 000, cosmopolite) : *Brachylaena*, quelques arbres à Madagascar et en Afrique ; *Vernonia* (600-1 000), pantropical et extraforestier, quelques arbres en milieu forestier.

Cunoniacées (26/200-350), hémisphère Sud : *Weinmannia* (150-190), plus de 20 espèces à Madagascar, toutes endémiques.

Éricacées (50-80/1 300-2 500, cosmopolite, le plus souvent en montagne sous les Tropiques).

Érica (500-800, surtout Afrique du Sud, montagnes d'Afrique orientale) ; *Vaccinium* (200-400, hémisphère Nord, 4 espèces à Madagascar, Afrique du Sud) ; *Agauria* (7 espèces) et *Philippia* (40 espèces), région malgache ; une ou deux espèces de ces deux derniers genres en Afrique.

Hamamélidacées (25/120, régions tempérées chaudes et subtropicales), centrées sur l'Asie orientale, se retrouvent sous forme disjointe sur tous les continents, un seul genre à Madagascar.

Monimiacées (et Siparunacées) (25-34/300-450, surtout hémisphère Sud avec prolongements jusqu'au tropique du Cancer en Extrême Orient et en Amérique ; nombreuses disjonctions), absent de la région guineo-congolaise (1 g : Glossocalyx) ; 1 genre en Afrique orientale ; 6 genres et plus de 35 espèces à Madagascar.

Myrsinacées (35/1 000, régions chaudes et tempérées chaudes) : *Ardisia* (400) pantropical ; *Embelia* (130),

paléotropical ; *Maesa* (200), paléotropical ; *Rapanea* (200), pantropical.

Myrtacées (100/3 000, régions chaudes et tempérées chaudes).

Eugenia (600-1 000), pantropical ; *Syzygium* et *Jambosa* (500), paléotropicaux ;

Oléacées (30/600, régions tempérées et tropicales, surtout en Asie orientale) : *Olea* (20-60), paléotropical, quelques espèces en Afrique et à Madagascar.

Pittosporacées (9/240, régions chaudes et tempérées chaudes paléotropicales et surtout en Australie) : *Pittosporum* (200), paléotropical avec seulement quelques espèces en Afrique et à Madagascar.

Protéacées (60/1 000-1 400, avec 600 espèces en Australie et 300 en Afrique du Sud, répandues ailleurs dans l'hémisphère Sud avec des prolongements vers le Nord en Afrique et en Asie, mais souvent espèces extra-forestières). Il n'y a pas de Protéacées en Afrique humide ; une seule espèce d'un genre endémique à l'est de Madagascar : *Dilobeia* à thonaisii.

Théacées (Ternstroemiacées) (35/600, régions intertropicales et subtropicales surtout montagneuses), un genre à Madagascar.

Wintéracées (7/120, régions tempérées chaudes avec aires disjointes), une espèce à Madagascar.

Familles cosmopolites

Ces familles sont importantes en milieu intertropical africain et représentées principalement par des arbres et arbustes.

Boraginacées (et Ehrétiacées) (100/2 000) : *Cordia* (*Sebestena*) (250), pantropical.

Célastracées (60/850), en fait assez mal représentées en milieu forestier intertropical.

Euphorbiacées (300/5 000-10 000 ?) : *Antidesma* (170), quelques espèces à Madagascar et en Afrique ; *Croton* (750), pantropical (régions humides et régions sèches) ; *Drypetes* (200), pantropical ; *Macaranga* (280), paléotropical ; *Mallotus* (150), paléotropical (quelques espèces seulement à Madagascar et en Afrique) ; *Sapium* (120), pantropical ; *Uapaca* (50), Madagascar et Afrique.

Graminées (Poacées) (700/8 000-10 000). Cette importante famille n'est représentée en milieu forestier intertropical que par quelques genres et espèces herbacées d'une part, et d'autre part par la sous-famille des Bambusoïdées (40-100/500) groupant des bambous de différentes tailles, érigés ou lianescents qui, en montagne ou en région sèche particulièrement, peuvent former des peuplements dans toutes les zones intertropicales bien qu'étant de faible importance en Afrique ; leur rôle dans le sous-bois de forêts denses humides, surtout dans les forêts tropicales de type semi-caducifolié ou dégradées, est loin d'être négligeable.

Légumineuses. Le groupe des Légumineuses (ou Fabacées) est divisé en trois familles largement répandues de par le monde, mais d'inégale importance en ce qui concerne les écosystèmes forestiers tropicaux.

• La famille des Papilionacées (ou Faboïdées) (400-600/9 000-12 000) est essentiellement représentée par deux tribus (Dalbergiées et Sophorées), accessoirement par des arbres, arbustes et lianes appartenant à d'autres tribus (*Milletia* (180), pantropical) ; le nombre de ces Papilionacées ne dépasse guère 1 200 espèces au total.

Parmi les Dalbergiées : *Dalbergia* (300), pantropical, avec de nombreuses lianes ; *Derris* (100), surtout paléotropical ; *Lonchocarpus* (150), Afrique et Amérique, quelques espèces en Australie ; *Pterocarpus* (100), pantropical.

Parmi les Sophorées : *Baphia* (60), Madagascar et Afrique (avec une espèce à Bornéo).

A ces Papilionacées s'ajoutent des genres moins importants mais remarquables sur les plans phytosociologique ou économique :

Pericopsis (*Afrormosia*) paléotropical et *Andira* neotropical, avec une espèce atteignant l'Afrique.

• La famille des Mimosacées (ou Mimosoïdées) (40-50/2 000) occupe une place restreinte dans les zones humides. les importants genres *Acacia* (800) et *Mimosa* (500) étant pratiquement exclus de ces zones. *Pithecellobium* (et *Samanea*) (200, avec quelques espèces en Afrique), *Calliandra* (150) sont présents en Asie et à Madagascar ; le genre *Albizia* (150) est surtout paléotropical.

A ces Mimosacées s'ajoutent encore des genres moins importants mais remarquables sur les plans phytosociologique ou économique : soit paléotropical (*Xylia*, surtout Madagascar et Afrique), soit africains (*Calpocalyx*, *Cylicodiscus* avec *C. gabunensis*), soit commun aux continents africain et américain (*Pentaclethra*).

• La famille des Césalpiniacées (ou Césalpinioïdées) (100-150/2 200) est particulièrement bien représentée dans les forêts intertropicales des zones humides ou sèches, surtout par des arbres et arbustes. Les grands genres sont rares au sein de cette famille : *Caesalpinia* (120), *Cynometra* (70), tous pantropicaux ; de nombreux genres ne sont représentés que par quelques espèces et les genres monospécifiques sont fréquents.

A propos de cette famille et des Légumineuses en général, bien représentées en Afrique et en Amérique, beaucoup moins en Océanie et en Asie, Aubréville (1961) a établi des comparaisons entre les deux premiers continents, tout au moins entre les flores guinéo-congolaise (95 genres : 18 Papilionacées, 13 Mimosacées, 64 Césalpiniacées) et guyano-amazonienne (106 genres : 47 Papilionacées, 19 Mimosacées, 40 Césalpiniacées) les plus représentatives de ces continents, cela cependant pour les arbres de taille notable uniquement. Cet auteur fait apparaître, en ce qui concerne les Césalpiniacées, la prépondérance des Cynométrées-Amherstiées en Afrique et des Sclérolobiées en Amérique, avec des genres communs (*Cassia*, *Copaïfera*, *Crudia*, *Cynometra*, *Guibourtia*) ; de même il souligne la prépondérance de certains genres en Afrique (*Dialium*, 25 espèces pour 1 américaine) ou au contraire en Amérique (*Copaïfera*, 30 espèces pour 5 africaines ; *Swartzia*, 100 espèces pour 2 africaines).

L'Afrique centrale humide représente un foyer de concentration des Césalpiniacées avec en particulier :

62 genres et 175 espèces dans le domaine floristique camerouno-gabonais, 48 genres et 100 espèces dans le domaine congolais, 42 genres et 81 espèces dans le domaine ouest-africain (Aubréville, 1968). Il faut noter, pour cette Afrique centrale humide, que les grands genres de Césalpiniacées sont beaucoup moins riches que les grands genres américains ; seules peuvent être relevées de 10 à 30 espèces pour chacun des genres : *Anthonotha*, *Berlinia*, *Brachystegia*, *Dialium*, *Gilbertiodendron*, *Hymenostegia*, *Monopetalanthus*, malgré l'adjonction possible à certains d'entre eux de petits genres très voisins.

Comme pour les deux précédentes familles, à toutes les Césalpiniacées ci-dessus mentionnées, viennent s'ajouter des genres moins importants mais encore remarquables sur les plans phytosociologique ou économique : *Peltophorum*, pantropical ; *Afzelia* (et *Intsia*), *Erythrophloeum*, tous deux paléotropicaux ; *Sindora*, essentiellement en Malésie et en Asie, avec une espèce africaine ; *Distemonanthus* (*D. benthamianus*), *Gossweilerodendron*, *Oxystigma*, *Scorodophloeus* et *Tessmannia* des forêts humides africaines.

Palmiers (Arécacées). Cette famille cosmopolite, avec quelque 200 à 240 genres et 2 800 à 3 400 espèces, joue un rôle non négligeable dans les sous-bois des forêts humides, de plaines ou de montagnes malgaches assez souvent sur les sols frais ou marécageux ou inondables ; ce rôle est par contre beaucoup plus restreint en Afrique où les Palmiers n'existent plus en forêts de montagne.

Quant à la répartition des Palmiers, les nombres cités par Moore (Meggers *et al.*, 1973) sont particulièrement significatifs, même si l'on ramène ces nombres aux seules zones intertropicales, humides ou sèches, les Palmiers ne vivant pas nécessairement sous climat chaud et humide car il existe des Palmiers de régions désertiques, de haute montagne et qui supportent la neige et le gel.

Sous les Tropiques orientaux, on compte 97 genres et 1 385 espèces ; à Madagascar, îles Mascareignes et Seychelles, ces nombres se réduisent à 29 et 132 ; en Afrique, ils ne sont plus que 16 et 117 ; en Amérique du Sud ils montent à 64 et 837, enfin en Amérique du Nord à 48 et 339.

Le pourcentage d'endémicité est partout important et dépasse largement 80 % dans les régions extrêmes-orientales (92 sur 97) et malgache (25 sur 29) ; certains groupes sont uniquement paléotropicaux (Phoenicoïdées, Borassoïdées, Nipoïdées, Caryotoïdées, Podococcoïdées) ; d'autres uniquement néotropicaux (Pseudophoenicoïdées, Iriarteoïdées, Géonomoïdées, Phytelephantoïdées).

Rhamnacées (60/900), en fait assez mal représentées en milieu forestier intertropical et surtout par des lianes appartenant aux deux genres ci-après : *Gouania* (70), pantropical ; *Ventilago* (40), Océanie et Asie (quelques espèces à Madagascar et en Afrique).

Rosacées (200/2 000-3 000). Famille cosmopolite, particulièrement bien représentée dans l'hémisphère Nord. Seul le genre *Pygeum* (*Prunus*, *Laurocerasus*, 90) paléotropical, surtout malésien, revêt quelque importance en milieu forestier intertropical.

Rubiacées (450-500/7 000). Les genres importants sont nombreux en milieu intertropical, souvent sous forme d'arbustes de sous-bois : *Canthium* (*Plectronia*) (200), paléotropical ; *Cephaëlis* (*Uragoga*, 200), pantropical, surtout américain ; *Grumilea* (100), paléotropical ; *Ixora* (400), pantropical, surtout malésien ; *Lasianthus* (100), paléotropical, surtout malésien ; *Mussaenda* (200), paléotropical ; *Pavetta* (400), paléotropical ; *Psychotria* (800), pantropical ; *Randia* (genre souvent démembré, 300), pantropical ; *Sabicea* (100), malgache, africain et américain ; *Tarenna* (*Chomelia*, 400), paléotropical.

Parmi les genres, très peu nombreux, remarquables sur le plan économique : *Coffea*, africain et malgache.

Rutacées (et Flindersiacées, 150/900-2 000 ?) : *Fagara* et *Zanthoxylum* (250) pantropicaux.

Thyméléacées (50/650), surtout paléotropicales et en fait mal représentées en milieu forestier intertropical ; cependant 2 genres en Afrique et 1 genre à Madagascar.

Ulmacées (15/200) : *Celtis* (80), pantropical (et de régions tempérées).

Violacées (20/900) : *Rinorea* (350), pantropical, surtout africain, et en Afrique le si étrange genre endémique *Gymnorinorea* dont le fruit s'ouvre après la fécondation.

Familles intertropicales

Il s'agit de familles à aire restreinte, souvent continentale, représentées par des arbres et arbustes principalement.

Avicenniacées (2/15), Rhizophoracées (16/120), Sonnératiacées (Blattiacées) (2/7).

Ces trois familles renferment les constituants essentiels des mangroves. Alors que les Avicenniacées, avec le seul genre *Avicennia* (14), sont répandues partout, les Rhizophoracées renferment quant à elles, et en ce qui concerne les mangroves, outre deux genres secondaires (*Ceriops* et *Kandelia*), un genre paléotropical, mais absent de l'Afrique atlantique (*Bruguiera* avec 6 espèces) ainsi qu'un genre pantropical (*Rhizophora* avec 8 espèces, celles-ci étant localisées, en particulier *R. conjugata* et *R. mucronata* en Asie et en Afrique orientale, *R. racemosa* en Afrique et en Amérique atlantique, *R. mangle* en Afrique atlantique et en Amérique atlantique et pacifique, se retrouvant même en Nouvelle-Calédonie). Les Sonnératiacées, avec le genre *Sonneratia* (7), entourent l'océan Indien et débordent sur les rives occidentales de l'océan Pacifique. Beaucoup d'auteurs ont souligné cette répartition des espèces des mangroves, en particulier Van Steenis (1958*a*), Schnell (1971) et beaucoup d'autres.

Dichapétalacées (*Chaillétiacées*) (4/250). Localisée en Afrique et à Madagascar et représentée surtout par le genre *Dichapetalum* (220).

Diptérocarpacées. Cette famille groupe environ 20 genres et quelque 400-600 espèces, son domaine d'élection est le Sud-Est asiatique et la Malésie, sauf la Nouvelle-Guinée. Groupés au sein de la sous-famille des Diptérocarpoïdes (représentée aussi aux îles Seychelles), des représentants de cette famille vivent surtout en forêts humides. Quelques autres représentants de la famille ne se rencontrent par contre qu'à Madagascar et en Afrique : il s'agit

de la sous-famille des Monotoïdées, dont l'habitat principal est celui des forêts sèches (et des formes dégradées qui en dérivent), avec les deux seuls genres *Marquesia* et *Monotes*, le premier avec néanmoins 1 espèce en forêt humide gabonaise.

Humiriacées (8/50). Localisée en Amérique, avec cependant une espèce (*Saccoglottis gabonensis*) au long de la côte occidentale africaine.

Pandanacées (3/900). Famille paléotropicale, dont les espèces, à port très particulier, vivent le plus souvent sur terrains marécageux, ou au bord de la mer : *Pandanus* (630), paléotropical, arbres ou arbustes.

Sarcolaenacées (*Chlaenacées*, 8/40). Localisée à Madagascar où elle participe largement à la constitution des forêts sèches dans le domaine occidental, mais avec plusieurs genres et espèces en forêt humide.

Vochysiacées (6/200). Localisée en Amérique, avec cependant un genre (*Erismadelphus*) en Afrique de l'Ouest.

Familles pantropicales

Arbres et arbustes

Agavacées (20/670) : *Dracaena* (150), paléotropical.

Annonacées (120/2 100) : *Artabotrys* (100), paléotropical, lianes essentiellement ; *Polyalthia* (150), paléotropical, surtout Malésie ; *Popowia* (100), paléotropical ; *Uvaria* (180), paléotropical, lianes essentiellement ; *Xylopia* (160), pantropical, surtout africain.

Apocynacées (200/2 000) : *Alstonia* (60), paléotropical, surtout en Océanie, Malésie et Asie ; *Alyxia* (130), Océanie, Asie et Madagascar ; *Ervatamia* (100), Océanie, Asie et Madagascar ; *Landolphia* (60), Madagascar et Afrique, lianes essentiellement ; *Rauvolfia* (100), pantropical (sauf Australie) ; *Strophanthus* (60), Malésie, Asie, Madagascar et Afrique, lianes essentiellement ; *Tabernaemontana* (140), Afrique et Amérique.

Araliacées (50-70/700, surtout en Océanie, Malésie et Amérique) : *Dendropanax* (*Gilibertia*) (80), pantropical ; *Didymopanax* (40), néotropical ; *Oreopanax* (120), néotropical ; *Polyscias* (80), paléotropical mais rare en Afrique ; *Schefflera* (200), pantropical.

Bignoniacées (120/800).

Bombacacées (20-30/200, surtout en Amérique) : *Bombax* (genre souvent démembré, 60), surtout Amérique ; *Ceiba* (20), pantropical.

Burséracées (20/600) : *Canarium* (70), paléotropical ; *Protium* (90), Malésie, Asie, Madagascar et surtout Amérique.

A ces genres s'ajoutent, moins importants en nombre d'espèces mais notables au point de vue phytosociologique ou économique : *Aucoumea* (*A. klaineana* d'Afrique centrale), *Dacryodes* (*Pachylobus*) pantropical (surtout africain).

Chrysobalanacées (12/400, surtout en Amérique) : *Acioa* (30), Afrique (et quelques espèces en Amérique) ; *Hirtella* (90) Amérique (et quelques espèces en Afrique et à Madagascar) ; *Magnistipula* (10), Afrique ; *Maranthes* (10, surtout en Afrique) et *Parinari* (60), pantropicaux.

Combrétacées (20/600) : *Anogeissus*, Asie et Afrique ; *Combretum* (250), pantropical (sauf Australie), avec de nombreuses lianes ; *Terminalia* (250), pantropical.

Dilléniacées (10/400, surtout en Australie, rare en Afrique) : *Dillenia*, îles Seychelles ; *Tetracera* (60), pantropical, liane.

Ébénacées. Le genre *Diospyros* (*Maba* inclus), qui constitue l'essentiel de cette famille, groupe près de 500 espèces vivant dans toutes les régions intertropicales sans exception, surtout en forêts humides, mais aussi en forêts sèches ; il atteint d'autre part toutes les régions tempérées chaudes. Pour l'Afrique, prenant ce genre en exemple, White (1971) a montré les relations d'interdépendance entre taxonomie, chorologie et écologie.

Élaeocarpacées (12/400, régions chaudes et tempérées chaudes) avec 2 espèces à Madagascar ; totalement absent de l'Afrique.

Érythroxylacées (4, mais 1 seul important/250) : *Erythroxylum* (250), pantropical, surtout Madagascar et Amérique et 2 espèces en Afrique.

Flacourtiacées (Samydacées incluses) (90/1 300) : *Casearia* (160), pantropical ; *Homalium* (200), pantropical.

Guttifères (Clusiacées) et Hypéricacées (40-50/1 000) : *Garcinia* (200-400), paléotropical, surtout Asie ; *Mammea* (*Ochrocarpos*, 50), paléotropical, surtout Océanie et Malésie (25), ainsi qu'à Madagascar (20, et quelques espèces en Afrique et en Amérique) ; *Rheedia* (40), Amérique (et quelques espèces à Madagascar) ; *Symphonia* (20), surtout Madagascar (18, quelques espèces en Afrique et en Amérique) ; *Vismia* (40), Amérique (et quelques espèces en Afrique).

Lauracées (30/2 500) : *Beilschmiedia* (200), pantropical (bien représenté à Madagascar et en Afrique) ; *Cryptocarya* (250), pantropical (mais absent de l'Afrique centrale, seulement en Afrique du Sud et à Madagascar) ; *Ocotea* (et *Nectandra*, 400) Madagascar et Amérique, rare en Afrique.

Lécythidacées (surtout néotropicale) et Barringtoniacées (surtout paléotropicale) (20/400 au total) : *Barringtonia* (40), paléotropical ; *Petersianthus*, 1 espèce (*P. macrocarpus*) en Afrique ; *Foetidia* (5) à Madagascar ; *Crateranthus* (3) et *Napoleonea* (8) en Afrique de l'Ouest.

Loganiacées (et Strychnacées) (18/500) : *Strychnos* (200), pantropical, avec de très nombreuses lianes.

Malpighiacées (60/800. surtout en Amérique du Sud) : *Heteropteris* (et Banisteria) (160), néotropical (et une espèce en Afrique).

Mélastomatacées (et Mémécylacées) (200-240/4 000, surtout en Amérique) : *Memecylon* (300), paléotropical.

Méliacées (50/1 400) : *Guarea* (170), Amérique (et quelques espèces en Afrique) ; *Trichilia* (300), Madagascar, Afrique et Amérique. Cette famille renferme également plusieurs genres beaucoup moins riches en nombre d'espèces mais importants du point de vue économique, beaucoup plus rarement du point de vue phytosociologique : *Melia*, paléotropical ; *Sandoricum*, Malésie et Maurice ; *Entandrophragma*, *Khaya* (présent aussi à Madagascar), *Lovoa* et *Turraeanthus* africains ; *Carapa* (avec quelques espèces en Afrique).

Moracées (60/1 500) : *Dorstenia* (170), Afrique et Amérique ; *Ficus* (1 000), pantropical et renfermant beaucoup d'épiphytes et étrangleurs.

A ces trois genres importants s'ajoutent quelques autres, moins riches en nombre d'espèces, mais économiquement intéressants : *Antiaris*, paléotropical ; *Chlorophora*, Madagascar, Afrique et Amérique ; et le genre *Musanga* africain, avec une seule espèce très banale (*M. cecropioides*). Ce dernier est capable de former des peuplements, mais ce genre est en fait absent des forêts primitives et ne prend rapidement de l'extension que dans les forêts remaniées.

Myristicacées (18/300, dominant en Asie) : cependant *Pycnanthus* (*P. angolensis*), Afrique et 5 genres à Madagascar.

Ochnacées (30-40/600) : *Lophira* (*L. alata*), Afrique ; *Ochna* (90), Asie et Afrique ; *Ouratea sensu lato* (300), pantropical, surtout Afrique et Amérique.

Olacacées (25/250) : *Coula* (*C. edulis*), Afrique ; *Heisteria* (60), Amérique (et quelques espèces en Afrique) ; *Strombosia*, paléotropical.

Sapindacées (150/2 000) : *Allophylus* (190), pantropical ; *Paullinia* (180), néotropical, lianes essentiellement.

Sapotacées. Cette importante famille, une des plus représentatives de la flore forestière intertropicale, demeurée longtemps peu étudiée, a fait l'objet d'analyses approfondies récentes de la part d'Aubréville (1965*a*). Les 126 genres reconnus par cet auteur, et qui se rencontrent surtout dans les zones intertropicales humides, beaucoup plus rarement dans les zones intertropicales sèches, groupent de 600 à 800 espèces ; d'autres auteurs n'admettent que de 40 à 80 genres pour cette famille.

La répartition du nombre de genres par continent est assez équilibré ; également l'endémicité continentale pour la majorité d'entre eux, endémicité que l'on retrouve même au niveau des tribus ; ainsi 42 genres (dont 38 endémiques) se rencontrent en Océanie et en Asie ; 44 genres (dont 39 endémiques) peuplent Madagascar et l'Afrique et 47 genres (dont 43 endémiques) vivent en Amérique.

Un vaste ensemble groupant quatre tribus (Chrysophyllées, Malacanthées, Planchonellées, Poutériées) ainsi que celle des Manilkarées, est véritablement pantropical alors que les neuf autres tribus reconnues sont plus régionalement localisées. Seul le genre *Manilkara* (80 espèces environ) est, au sein de cette famille, pantropical mais surtout africain et américain ; l'importance des autres genres est très variable et la tribu des Poutériées, particulièrement en Amérique du Sud (21 genres), représente une prolifération de genres (36 délimités à ce jour au total) encore bien mal connus. D'une manière générale, des recherches plus approfondies sont nécessaires quant à cette famille, notamment en Océanie et en Amérique.

Aux principaux genres (en dehors de *Manilkara*), bien représentés hors d'Afrique quant au nombre d'espèces, s'ajoutent quelques autres, surtout malgache (*Faucherea*), africains (*Aningueria*, *Autranella*, *Baillonella*, *Gambeya*, *Tieghemella*), qui ont quelque importance sur les plans phytosociologique ou économique.

Simaroubacées et Irvingiacées (24/120) : *Quassia* (*Simarouba*) (40), Amérique (et quelques espèces en Afrique).

Les Irvingiacées (faisant partie des *Ixonanthacées* pour certains auteurs, famille elle-même incorporée aux Linacées par d'autres) groupent trois genres phytosociologiquement importants en Afrique : *Desbordesia* (*D. glaucescens*), *Irvingia* et *Klainedoxa*, ces trois genres étant peu remarquables par ailleurs quant aux nombres d'espèces.

Sterculiacées (60-70/1 000) : *Byttneria* (90), pantropical ; *Cola* (120), Afrique, d'intérêt économique ; *Sterculia* (300), pantropical.

Les genres *Heritiera* (et *Tarrietia*) (30), paléotropical et *Mansonia*, asiatique et africain, ainsi que le genre *Triplochiton* (*T. scleroxylon*), uniquement africain, ont un intérêt certain sur les plans phytosociologique et économique.

Tiliacées (50/450) : *Grewia* (160), paléotropical.

Verbénacées (75-100/3 000) : *Premna* (200), paléotropical ; *Vitex* (270), pantropical.

Lianes

Parmi les genres les plus caractéristiques mentionnés ci-dessus, plusieurs sont en partie ou en totalité représentés par des lianes : *Dalbergia* (Papilionacée), *Gouania* et *Ventilago* (Rhamnacées), *Artabotrys* et *Uvaria* (Annonacées), *Landolphia* et *Strophanthus* (Apocynacées), *Combretum* (Combrétacées), *Strychnos* (Loganiacées), *Paullinia* (Sapindacées). A ces lianes pourraient être ajoutés les *Ficus* (Moracées) étrangleurs, et diverses Aracées lianescentes. Tous ces genres appartiennent cependant à des familles où les arbres et les arbustes dominent en nombre et en importance.

Par contre, certaines familles sont beaucoup plus riches en lianes qu'en arbres ou arbustes.

Aristolochiacées (7/600), pantropicale : *Aristolochia* (500).

Connaracées (16-24/400), pantropicale et surtout paléotropicale : *Connarus* (100), pantropical.

Hippocratéacées (18/300), pantropicale : *Hippocratea* (120), pantropical ; *Salacia* (genre souvent démembré) (200), pantropical.

Ménispermacées (65/420), pantropicale.

Passifloracées (12/600, surtout africaine et américaine : *Adenia* (100), paléotropical, surtout en Afrique ; *Passiflora* (500), surtout en Amérique.

Pipéracées (5/800-2 000 ?), pantropicale (Pépéromiacées herbacées exclues) : *Piper* (700-1 900 ?), pantropical peu fréquent en Afrique.

Plantes herbacées

On ne mentionnera que les principales familles, un grand nombre d'herbes forestières pouvant par ailleurs appartenir à d'autres familles.

Acanthacées (250/2 600), régions chaudes, surtout en Malésie, en Afrique et en Amérique, rares en régions tempérées.

Aracées (115/2 000), régions chaudes, surtout en Malésie et Amérique du Sud, rares en régions tempérées ; plantes terrestres ou souvent grimpantes, voire lianescentes, parfois épiphytes. Nombreux genres importants : *Amorphophallus* (100), paléotropical ; *Arisaema* (et *Alocasia*) (150), pantropical, sauf Australie et Amérique du Sud ; *Pothos* (70), (une espèce à Madagascar) ; *Rhaphidophora* (100), Malésie (et une espèce en Afrique).

Commélinacées (40/600), régions chaudes, surtout en Afrique et en Amérique, rares en régions tempérées. Certains genres sont exclusivement forestiers, d'autres à la fois forestiers et extraforestiers.

Cypéracées (70-90/4 000) ; famille en réalité cosmopolite, bien représentée sous les tropiques en milieu extraforestier et par un nombre limité d'espèces en forêt, particulièrement sur terrains marécageux, exceptionnellement sur sols fermes (*Mapania* (80), pantropical ; *Hypolytrum*).

Gesnériacées (120-140/2 000), peu nombreuses en Afrique, plus nombreuses à Madagascar.

Marantacées (30/400), régions chaudes, surtout en Afrique et en Amérique ; souvent capables de prendre une grande extension en forêts remaniées.

Pépéromiacées (4/1 000), pantropicale (souvent rattachée aux Pipéracées) : *Peperomia* (1 000), pantropical, surtout en Amérique ; souvent épiphytes.

Zingibéracées (et Costacées) (50/1 500), régions chaudes, surtout paléotropicales souvent capables de prendre une grande extension en forêts remaniées. Nombreux genres importants : *Aframomum* (50), Afrique ; *Costus* (150), pantropical, surtout Afrique et Amérique ; *Hedychium* (50), Malésie, Asie (et deux espèces à Madagascar) ; *Renealmia* (70) Afrique et Amérique.

A ces familles de plantes herbacées doivent être ajoutées les Fougères terrestres qui, appartenant à diverses familles de Ptéridophytes et à divers genres, occupent une place appréciable dans les sous-bois des forêts intertropicales, en particulier de type humide. Elles font souvent partie de familles et de genres pantropicaux dont la systématique et la nomenclature ne sont pas toujours parfaitement assises, ce qui rend très difficile tout travail de généralisation. A noter l'importance physionomique des Fougères arborescentes, en zones accidentées ou montagneuses le plus souvent, tant en Océanie qu'en Asie; cette importance est nettement moindre en Afrique et en Amérique.

Épiphytes, parasites et saprophytes

On ne mentionnera que les principales familles où sont représentées de telles plantes, qui peuvent aussi se rencontrer dans des familles particulières d'importance secondaire ou appartenir à d'autres déjà indiquées. Ainsi les Moracées renferment des espèces de *Ficus* épiphytes à l'état juvénile, évoluant ensuite comme lianes étrangleuses. Les *Aracées*, Mélastomatacées, Pépéromiacées, comportent des plantes terrestres ou épiphytes.

Balanophoracées (18/120), parasites des régions chaudes, aucun genre n'étant commun aux mondes paléotropical et néotropical : *Balanophora* (80), paléotropical.

Loranthacées (et Viscacées) (40/1 400), famille cosmopolite bien représentée en milieu intertropical par des plantes parasites, dont 600 espèces de « *Loranthus* » et 500 espèces de « *Viscum* », genres paléotropicaux démembrés le plus souvent par divers auteurs.

Orchidacées (700/17 000-20 000), famille cosmopolite bien représentée en milieu intertropical par des espèces parfois terrestres et extraforestières, le plus souvent épiphytes en milieu forestier, exceptionnellement terrestres et saprophytes. Parmi les genres les plus riches en nombre d'espèces : *Bulbophyllum* (1 500), surtout paléotropical.

Cette famille manifeste d'importantes disjonctions continentales au niveau des sous-tribus et des genres ; Brieger (1971), malgré de lourdes incertitudes concernant la consistance de quelques genres (*Bulbophyllum*, *Habenaria*, *Malaxis*), ne peut signaler, pour les zones tropicales, que l'existence de 7 genres communs à l'Amérique, à l'Asie et à l'Afrique (avec Madagascar) et de 13 genres seulement communs à ces deux dernières régions certains étant beaucoup mieux représentés en Asie qu'en Afrique et Madagascar (*Calanthe*, *Oberonia*, etc.), d'autres à l'inverse (*Satyrium*, *Polystachya*, etc.).

Plusieurs sous-tribus, essentiellement localisées sur l'un ou l'autre de ces trois continents, en zone tropicale, présentent quelques rares genres dispersés sur un autre, et dans ce cas, parfois avec une seule espèce : Spiranthinées et Sobraliinées d'Amérique avec respectivement une espèce de *Manniella* et une espèce de *Diceratostele* en Afrique ; Habenariinées d'Afrique avec une espèce de *Sylvorchis* en Asie du Sud-Est.

Brieger a publié un schéma de la distribution des Orchidacées américaines en cinq aires et il souligne les disjonctions importantes entre l'Afrique (avec quelque 1 200 espèces) et Madagascar (avec quelque 700 espèces, et plus vraisemblablement près de 1 000).

Rafflésiacées (9/50), parasites des régions chaudes.

A ces différentes familles doivent être ajoutées les Fougères épiphytes, appartenant encore à diverses familles de Ptéridophytes (Hyménophyllacées en particulier) et à plusieurs genres et qui représentent, à l'image des Fougères terrestres, une part non négligeable de la synusie épiphytique des forêts intertropicales, de type humide en particulier.

Non moins importantes comme épiphytes, en ce même milieu, sont les Mousses. En région montagneuse, particulièrement au niveau des couches de nuages permanentes, elles deviennent, ainsi que les Lichens, une caractéristique physionomique remarquable du paysage végétal. Par contre, en forêts sèches de plaine, Fougères, Mousses et Lichens épiphytes jouent un rôle beaucoup plus restreint, alors qu'ils se retrouvent encore notablement au niveau des forêts sèches de montagne.

Participant aussi à la composition de l'écosystème forestier, il faut encore mentionner les plantes épiphylles qui appartiennent à divers groupes de végétaux inférieurs : Algues, Champignons (importants aussi comme saprophytes), Lichens, Hépatiques. L'étude des végétaux inférieurs du milieu forestier intertropical n'a fait l'objet que d'études

fragmentaires, sporadiques et une intensification des recherches apparaît nécessaire dans ce domaine.

Flore et altitude

L'inventaire précédent ne fait ressortir qu'accessoirement certaines répartitions altitudinales, en particulier pour les Gymnospermes et pour les familles subtropicales ou extratropicales. Ces répartitions existent mais il s'agit de phénomènes locaux, d'autant plus que les limites entre forêts de plaine et forêts de montagne sont variables suivant la latitude ou la continentalité, souvent d'un massif à l'autre dans une même région floristique, voire sur deux versants d'une même montagne. On peut cependant donner les grandes lignes d'une telle répartition.

Entre 1 000 et 2 000 m, on constate une diminution puis une disparition de certains éléments planitiaires comme les Césalpiniacées en Afrique. Corrélativement apparaissent puis prennent de l'extension des Lauracées et diverses autres familles.

En ce qui concerne les Conifères, seuls quelques genres (*Podocarpus*, *Widdringtonia*, *Juniperus*), auxquels il faudrait ajouter les Ericacées, dénotent à Madagascar et en Afrique le passage en altitude ; à noter cependant la présence de Cunoniacées et Monimiacées dans les formations montagnardes malgaches.

A ces familles assez caractéristiques, et à d'autres plus secondaires, s'ajoutent en réalité une multitude de genres appartenant à la flore planitiaire qui se trouvent représentés en altitude par des espèces propres au milieu forestier montagnard.

Quelques caractéristiques floristiques continentales

L'Afrique possède une flore forestière relativement pauvre par rapport aux autres continents, ainsi que le souligne Richards (*in* Meggers *et al.*, 1973) ; l'origine de cette pauvreté est à rechercher, d'après cet auteur, dans la paléogéographie, dans la relative siccité de ce continent et enfin dans les influences humaines modernes. L'Afrique constitue, avec l'Amérique, la terre d'élection préférentielle des Légumineuses. Plusieurs auteurs ont mis en évidence l'existence d'une bande équatoriale africaine de forêt dense humide à Césalpiniacées, bordée au nord d'une lisière forestière où dominent Sterculiacées et Ulmacées. Au sud de cette forêt, en Afrique centrale, après des savanes périforestières, s'étend une zone de forêts sèches composées, elles aussi, de Césalpiniacées mais différant des précédentes par les genres ou au moins par les espèces. On peut dire que la flore forestière africaine forme un ensemble homogène où existent des variations génériques et spécifiques de l'ouest à l'est, au centre et vers le sud.

Humbert (1965) a énuméré pour Madagascar les diverses familles rencontrées dans les différentes strates de la forêt orientale, y distinguant d'ailleurs à basse altitude un domaine de Myristicacées, indépendamment d'étages montagnards ; il mentionne en outre des forêts sèches à Burséracées et à Sarcolaenacées dans le domaine occidental. A noter que la flore malgache présente surtout des affinités avec la flore africaine, s'enrichissant cependant de genres australiens ou asiatiques.

Les types de forêts

Les inventaires physionomiques et structuraux

Les analyses de structure physionomique se réduisent bien souvent à des descriptions qualitatives, qui sont parfois suffisantes lorsqu'elles sont clairement exprimées avec de bons détails caractéristiques. Elles sont souvent appuyées par des tableaux ou des illustrations basés sur des transects, des profils, des quadrats et des parcelles d'analyse. Rollet (1974) et R. A. A. Oldeman citent ainsi beaucoup d'exemples, plus ou moins complets, intéressant les forêts humides de plaine et les forêts de montagne. Van Dillewijn (1957) à l'occasion d'études de la végétation essentiellement forestière au Suriname, a montré l'intérêt des documents photographiques stéréoscopiques combinés en vues terrestre et aérienne (voir chapitre 5).

Tout comme pour les inventaires floristiques, l'analyse n'intéresse en général que de faibles surfaces lorsqu'elle veut être aussi complète que possible ; les longueurs ou surfaces inventoriées peuvent être beaucoup plus importantes, mais l'analyse n'est alors que fragmentaire, n'intéressant le plus souvent que les arbustes ou arbres de taille supérieure à une certaine dimension. Bien souvent ces inventaires physionomiques détaillés ne sont pas effectués par sondage systématique au sein d'un massif forestier donné et il peut y avoir danger à généraliser une physionomie particulière si le témoin n'a pas été bien choisi. Quoi qu'il en soit, ces inventaires physionomiques, même sur petites longueurs ou surfaces, sont extrêmement précieux et l'on doit souhaiter leur multiplication, à condition qu'ils soient aussi fouillés que possible. Le temps requis pour leur exécution nécessite de multiples abattages et de nombreuses mesures et constitue donc toujours un obstacle sérieux à leur réalisation, sans parler des problèmes d'identification floristique.

Nomenclature

Toutes les classifications proposées des « types de forêts », à l'échelon territorial ou continental, utilisent une hiérarchie similaire mettant en jeu en premier lieu et en dehors d'éventuelles considérations topographiques, les facteurs climatiques dont l'importance est toujours au moins régionale, puis en second lieu les facteurs édaphiques dont l'importance est au moins locale ; les éventuelles subdivisions sont ensuite basées sur la composition floristique de ces types de forêts. Divers auteurs, à la suite de Beard (1955) pour l'Amérique, ont établi une hiérarchie qui, à l'échelon régional, distingue des communautés, des associations, des assemblages, des faciès, des lociations, des faciations, des consociations, termes qui semblent prêter à confusion chez d'autres phytogéographes. Pour l'Afrique

et Madagascar il convient de citer Lebrun et Gilbert (1954), Schnell (1952), Mangenot (1973).

Il apparaît opportun de faire état des difficultés soulevées par l'emploi de certains termes particuliers, correspondant localement à des types de forêts bien déterminés, mais dont l'emploi généralisé est sans doute inacceptable ; c'est le cas des termes *bush* ou *scrub* désignant la grande forêt intertropicale australienne (alors que le terme *forest* est appliqué en Australie essentiellement aux forêts d'*Eucalyptus*) ; du terme *heath forest* — sans rapport avec les Ericacées — utilisé en Malésie pour désigner une forêt établie sur terrasses sablonneuses côtières du terme *jungle* fort imprécis, du Sud-Est asiatique et de l'Inde ; du terme *miombo* se rapportant à certaines forêts sèches de l'Afrique centrale méridionale ; des termes *igapó* et *mata de várzea* pour désigner la forêt marécageuse et la forêt périodiquement inondée des abords de l'Amazone. Les dénominations utilisées pour les formations arbustives de haute montagne, *elfin forest* par exemple, s'éloignent assez rapidement de la notion classique de forêt. Une autre difficulté réside dans l'acception d'une langue à l'autre, ou par différents auteurs, des termes utilisés en matière de phytogéographie intertropicale. On peut mentionner par exemple :

Forêt équatoriale et *tropical forest* (au sens d'intertropicale);

Rain forest pouvant être tropical, subtropical ou temperate en Australie, cette dénomination *rain forest* se retrouvant encore en d'autres régions subtropicales ou tempérées (Chili, côte pacifique des États-Unis d'Amérique, Canada);

Bosque pluvial tropical et *bosque pluvial subtropical*, en fait mal délimités;

Wet et *moist* traduits simultanément par humide;

Bosque húmedo, bosque muy húmedo, bosque pluvial, correspondant à *moist forest, wet forest* et *rain forest*, ce dernier terme englobant souvent toutes les forêts intertropicales nettement humides, alors qu'ici sa signification réelle serait *forêt hyperhumide*;

Semi-evergreen et *semi-deciduous*, voire *moist deciduous*, impliquant de subtiles distinctions dans le pourcentage d'arbres à feuillage caduc de l'étage supérieur;

Evergreen rain forest et *evergreen seasonal forest*, parfois *half evergreen seasonal forest*, requérant aussi de fines différenciations quant à la durée de la très courte saison sèche que subissent ces formations; de même *dry facies of tropical wet evergreen forest* et *moist facies of tropical dry evergreen forest* notés à Sri Lanka;

Semi-evergreen mesophyll vine forest australienne, assimilable à la *semi-evergreen forest* mais pour laquelle il est difficile de trouver des termes strictement équivalents dans la littérature se rapportant aux autres continents;

Peat swamp forest de Malésie qui pourrait malencontreusement être interprétée en français comme forêt sur tourbe de *Sphagnum*, alors qu'il s'agit de débris organiques divers.

Lorsque l'altitude est en cause, l'interprétation des termes utilisés est également délicate : telle *forêt d'altitude* du Cambodge ou de la Péninsule malaise ne serait qu'une *forêt de colline* en Afrique, tel *bosque pluvial premontáño* sur certaines pentes andines est ailleurs un *bosque pluvial montaño bajo*. A propos de ces questions de végétation d'altitude il faut signaler par ailleurs que peut intervenir un effet d'élévation de masse, phénomène constaté par plusieurs auteurs, analysé en détail par Van Steenis (1936) pour les montagnes de Malésie, et qui n'a toujours pas reçu une explication générale satisfaisante. En raison de ce phénomène, une espèce donnée, un groupement végétal limité ou une formation particulière, se rencontre sur une petite montagne isolée à altitude plus basse que sur un massif montagneux compact plus élevé ; ainsi la *mountain moss forest* apparaît un peu au-dessus de 500 m aux îles Seychelles d'après Jeffrey, à partir de 1 000 m aux Philippines d'après Brown, vers 2 400 m au Mt Kaindi et 3 100 m au Mt Wilhelm en Nouvelle-Guinée, d'après Mc Vean (Flenley, 1974).

En conséquence, il n'est pas étonnant de constater l'existence d'une multitude de termes plus ou moins équivalents pour désigner certaines formations. Rollet (1974) cite ainsi une cinquantaine de termes pour désigner la forêt dense humide de plaine. Cain et De Oliveira Castro (1959) fournissent une douzaine de termes différents, utilisés avant 1950, pour caractériser un seul type de forêt de montagne au Tanganyika.

Classifications

Quelques auteurs seulement ont, au cours des dernières décennies, essayé d'établir des classifications des forêts intertropicales valables à l'échelon continental et, pour certains, à l'échelle mondiale : Schimper et Von Faber en 1935, Champion en 1936 pour l'Asie, Burtt Davy en 1938. Toutes ces classifications ont été revues par Puri (*in* Anon., 1958*b*), par Baur (1962) qui distingue 10 types de *rain forest* et fournit utilement des profils schématiques et des tableaux de caractéristiques structurales, par Ellenberg et Mueller Dombois (1967) et par Champion et Seth (1968) ; Richards (1952) a également effectué un tel travail, puis Beard (1955) pour l'Amérique, Webb (1959) pour l'Australie (cette classification ayant la particularité d'être avant tout physionomique) enfin Holdridge (*in* Espinal et Montenegro, 1963), Aubréville (1965*b*), Fosberg (1970), celui-ci mettant l'accent sur la nécessité, pour de telles classifications, d'être à la fois physionomiques, structurales et physiologiques, accessoirement floristiques, dynamiques, historiques et écologiques, ce dernier facteur étant cependant pris en compte avec rang prioritaire par la plupart des auteurs. Ainsi Brünig (1972, voir chapitre 2) attache une importance prépondérante au gradient d'humidité, ce qui lui permet indirectement de définir des macro-écosystèmes caractérisés par leur physionomie ; cette classification, appliquée essentiellement aux Tropiques, hiérarchise les écosystèmes (macro-, méso-, micro-, nano-, pico-, et communautés) en conservant ces mêmes principes de base (écologie, physionomie, structure, physiologie).

Une mention particulière peut être faite pour l'Afrique, à la suite d'une réunion de phytogéographes tenue à

Yangambi (Zaïre) en 1956 ; un certain accord (Anon., 1956) a pu en effet se dégager quant à la terminologie, en français et en anglais, concernant toutes les formations végétales africaines représentées au sud du Sahara. Cette terminologie qui n'aborde que les grandes lignes de la classification des forêts intertropicales africaines constitue un cadre utile de définition et de travail ; elle a déjà fait l'objet de commentaires de la part de Trochain (1957), entre autres, et de critiques utiles à signaler, en particulier celles de Boughey (1957), de Monod (1963) et de Greenway (1973), bientôt de White (sous presse). Tout comme la classification de Yangambi, les classifications précédemment mentionnées à l'échelon territorial, régional ou continental ne sont pas toujours reconnues comme valables ou suffisamment détaillées et font l'objet de modifications partielles et surtout d'adjonctions complémentaires, en particulier pour des formes de transition ; ainsi s'explique aussi la difficulté des comparaisons d'une région ou d'un continent à l'autre, que l'on peut illustrer par trois exemples.

Richards (1952) a tenté d'établir une correspondance entre *semi-evergreen seasonal* (= avec petite saison sèche) *forest* de Trinidad, *dry evergreen forest* et *mixed deciduous forest* ouest-africaine, *monsoon forest* et *moist teak forest* du Sud-Est asiatique; or la *dry evergreen forest* asiatique est considérée par d'autres auteurs comme un type de *forêt dense sèche*, alors que la *mixed deciduous forest* ouest-africaine décrite par Richards correspond à la *forêt dense humide semi-décidue* d'autres auteurs et que la *mixed deciduous forest* d'auteurs étudiant l'Inde se rapprocherait des *forêts sèches, denses ou ouvertes* africaines.

Vareschi (1968) a fort bien montré les conceptions différentes que l'on peut se faire de la *selva pluvial* (de Schimper, ou *jungla tropical* de Grisebach, ou *hilea* de Humboldt), au Venezuela, en cartographiant l'aire occupée par celle-ci, d'après six auteurs différents et cela malgré les lacunes et imprécisions inhérentes au support cartographique utilisé.

Van Steenis (1958*a*) considère que les *rain forests* de type asiatique sont très rares en Afrique et que les *monsoon forests* de ce même continent, sous leur faciès *evergreen*, il faut le souligner, sont équivalentes aux *rain forests* de type africain. Vareschi (1968) assimile quant à lui les *selvas alisias* ou *selvas humedas* néotropicales aux *forêts de mousson* asiatiques, tout en dénommant *selvas eupluviales* les *rain forests* de type asiatique; pour l'Amérique, cependant, on trouve fréquemment la notion supplémentaire de *selvas muy húmedas*. Divers auteurs proposent de réserver le terme *forêts de mousson* aux formations asiatiques, assimilant dans leur ensemble ces forêts au faciès *deciduous* mentionné aussi par Van Steenis, et parlent de *rain forests* africaines ou américaines.

L'explication de ces différences terminologiques paraît devoir être recherchée dans le fait que l'Afrique, à l'exception peut-être du Golfe du Bénin et de quelques très rares autres points, ne reçoit pas des quantités de pluie aussi élevées que certaines régions asiatiques (golfe du Siam, sud de la Péninsule malaise, Bornéo, par exemple) ou américaine (haut bassin de l'Amazone, côte pacifique de l'Amérique centrale et de l'Amérique du Sud, en particulier). Mais il semble de plus exister un certain décalage, d'une manière générale, entre les classifications asiatiques et les classifications africaines, celles-ci qualifiant de *formations sèches* ce qui n'est encore que *formations subhumides* pour celles-là, malgré des régimes de pluie et de siccité temporaire très voisins ; ce décalage se constate typiquement pour les forêts denses semi-caducifoliées mentionnées par Legris (*in* Anon., 1974) dans le Sud-Est asiatique.

Tous ces aperçus concernant la nomenclature et la classification des types de forêts sont en définitive assez déroutants, mais il y a des raisons à cela, en particulier le choix des critères de classification. Sous l'égide de l'Unesco, un Comité permanent de phytogéographes pour la classification et la cartographie de la végétation sur une base mondiale a publié un canevas de classification (Anon., 1969) ; cette classification s'inspire en fait de celle d'Ellenberg et Mueller Dombois de 1967 et elle est parfois citée sous le titre de *Classification de l'Unesco*. Plus pragmatique que systématique, elle se propose de permettre l'élaboration coordonnée de cartes au 1/1 000 000 ou à des échelles plus petites ; elle serait utilisable à plus grandes échelles par adjonction de subdivisions. Elle est fondée essentiellement sur des bases physionomiques, structurales et écologiques et elle distingue des classes, sous-classes et groupes de formations, celles-ci pouvant englober des subformations, voire d'autres subdivisions ; ultérieurement, les couleurs, les trames et les symboles conventionnels s'y rapportant pourront permettre une large homogénéisation des cartes phytogéographiques. Bien que récente, cette classification a déjà pu être testée, en particulier au Costa Rica, territoire possédant une grande diversité de formations végétales tropicales ; les critiques formulées restent très secondaires et n'ont souvent qu'une valeur locale.

Cette *Classification de l'Unesco* constitue incontestablement un excellent cadre de travail où la part des formations tropicales, même si elle nécessite encore quelques enrichissements, est très satisfaisante par rapport à celle des formations extratropicales, ce qui n'avait pas encore été le cas jusqu'ici. Une première étape pour une large utilisation pratique de cette classification sera marquée par l'apparition des équivalences linguistiques aux différents termes proposés en anglais, ce qui ne semble pas poser de problèmes sérieux. Plus ardues risquent d'être les incorporations des synonymes déjà employés pour désigner localement ou régionalement les différentes formations végétales; si les phytogéographes locaux ou régionaux font l'effort de remplacer les termes utilisés plus ou moins traditionnellement jusqu'à ce jour par les termes équivalents les plus appropriés de la nouvelle classification, un grand progrès sera certainement réalisé en matière de phytogéographie mondiale; il restera ensuite à affiner, dans le détail, une telle classification.

Les types de forêts et les climats

Des descriptions physionomiques d'ensemble concernant les forêts humides planitiaires de terre ferme sont fournies par de nombreux auteurs et notamment par Burtt Davy (1938), Aubréville (1949*a*), Richards (1952), Van Steenis

(1958*a* et *b*), Cain et De Oliveira Castro (1959), Knapp (1965, 1973), Mildbraed et Domke (1966), Schnell (1971), Whitmore (1975). Ces descriptions portent essentiellement sur les points suivants : densité et hauteur des arbres et arbustes, stratification apparente, contreforts et racines échasses, forme des fûts et des cimes, bourgeons, taille et forme des feuilles, rythme foliaire et innovations, cauliflorie, floraison, pollinisation, fruits et graines, lianes et étrangleurs, épiphylles, épiphytes, saprophytes, parasites, herbes, éventuellement végétaux particuliers (fougères arborescentes, conifères, *Pandanus*, palmiers, bambous). De multiples caractéristiques communes se retrouvent dans les mêmes conditions climatiques sur tous les continents, mais on doit souligner que les forêts américaines, et particulièrement amazoniennes, présentent, par rapport aux forêts africaines, une moindre abondance de gros arbres et de contreforts, que leurs sous-bois sont plus clairs et que des palmiers de toute taille, surtout lorsque le sol devient humide, y sont nombreux (ainsi Takeuchi (1962) recense 114 palmiers sur 1 850 m² en forêt de terre ferme près de Manaus en Amazonie et 176 palmiers sur 2 200 m² en forêt de dépression de terrain). Une comparaison assez analogue semble réalisable, d'après Schnell (1964), entre forêts du Sud-Est asiatique et forêts africaines.

A l'échelle mondiale, il est possible de distinguer 3 types physionomiques correspondant aux 3 types climatiques, différenciés par une pluviosité jamais inférieure à 1 500 mm et s'accompagnant d'une siccité temporaire de durée toujours inférieure à 3 mois (rarement plus).

Climats hyperhumides : *rain forests* asiatiques de Van Steenis, forêts superhumides américaines d'Aubréville et pluviales des auteurs de langue espagnole; ces forêts sont rares en Afrique et présentes en Australie (Queensland).

Climats très humides : *rain forests* africaines et américaines de type sempervirent, *monsoon forests* asiatiques de type sempervirent (= *semi-evergreen rain forests* de Baur) ; ces forêts sont présentes en Australie.

Climats humides : *rain forests* africaines de type semi-décidu, *monsoon forests* asiatiques de type décidu ; ces forêts sont rares en Amérique.

En Afrique, en se référant aux études effectuées dans les pays francophones et en appliquant les résultats de la Conférence de Yangambi (Zaïre) dont il a été fait mention précédemment, les distinctions suivantes sont généralement faites :

1. *Les forêts denses humides*

Les expressions : forêts ombrophiles, hygrophiles, pluviophiles sont parfois utilisées pour les désigner. Le terme de « tropical rainforest » ou « rain forest » tout court est universellement employé en anglais mais on a utilisé aussi les expressions « moist tropical forest », « closed forest », « tropical lowland forest ». En allemand on parle de la « Regenwald » et en espagnol de la « Selva pluviale ».

La forêt dense humide présente en Afrique les principaux caractères suivants (d'après A. Aubreville) :

C'est une forêt feuillue très dense à couvert étroitement fermé ; les plus hautes cimes culminent en moyenne à 45 m de hauteur et parfois plus (50-60 m) avec un mélange d'arbres de toutes tailles et de tous âges. On trouve des arbres de très grandes dimensions, mais peu nombreux, en moyenne, par hectare ; ces grands arbres peuvent être absents dans certaines aires.

Ces arbres sont d'un type remarquable : houppiers souvent peu volumineux relativement à la hauteur du fût ; parfois au contraire frondaisons majestueuses chez les très grands arbres qui dominent l'étage moyen de la forêt ; grande hauteur et parfaite rectitude des fûts libres, présence ordinaire de contreforts, parfois considérables, à la base des fûts.

Le feuillage est persistant mais, dans certaines formations, des arbres de l'étage dominant perdent leurs feuilles pendant la courte saison sèche.

Les lianes de toutes catégories sont très abondantes ; les lianes basses fleurissent dans le sous-bois, et les lianes très élevées s'élèvent d'un seul jet depuis le sol jusqu'aux plus hautes cimes où elles s'épanouissent. Lorsque le sol devient très humide ou marécageux (bas-fonds) les lianes sont excessivement nombreuses. On trouve de nombreux épiphytes sur les branches des arbres et parfois sur les fûts.

Le tapis herbacé est absent ou très maigre, sauf dans les clairières accidentelles ou artificielles.

Ces forêts sont hétérogènes, du point de vue botanique, très riches en espèces, avec souvent des espèces ou des familles plus abondantes ou même dominantes qui peuvent être employées pour caractériser un type de forêt.

Dans les formations à édaphisme prédominant il peut exister des peuplements presque homogènes.

La forêt de Côte-d'Ivoire fournit un exemple de ce type de forêts. Elle fait partie du massif forestier guinéen qui borde le littoral septentrional du golfe de Guinée. En dehors de la basse Côte-d'Ivoire, il s'étend sur une petite partie de la Sierra Leone et de la Guinée, le Libéria et le Sud Ouest du Ghana, le Sud du Nigéria et couvre actuellement environ 20 millions d'hectares.

Cette forêt guinéenne est sous la dépendance directe de l'Océan Atlantique et de la mousson et présente sur le plan floristique une homogénéité certaine : le massif forestier de l'Afrique de l'Ouest constitue sur le plan écologique une entité bien définie avec des dominantes caractéristiques.

Les forêts du Cameroun, Gabon, Congo, R.C.A., Zaïre, forment quant à elles un immense massif forestier équatorial qui s'étend sans solution de continuité de part et d'autre de l'équateur, depuis la mer jusqu'aux hauteurs qui dominent les grands lacs de l'Afrique Orientale, sur 2 400 km environ. Elles représentent un bloc continu d'environ 150 millions d'hectares.

Ce massif forestier est en relation avec le régime équatorial des pluies de l'Afrique Centrale, mais est floristiquement beaucoup plus hétérogène que le massif forestier d'Afrique de l'Ouest ; la forêt gabonaise constitue notamment une entité assez particulière.

Jusqu'à environ 1 000 m, dans les pays humides d'altitude, la forêt dense change peu dans son aspect comme dans sa composition floristique. Ce n'est qu'à partir de ce niveau approximatif que l'on rencontre des formations forestières différentes qui seront signalées dans les forêts de montagne.

La présence de forêts denses humides semble liée partout à deux facteurs climatiques simultanés : une chute de pluies annuelle, élevée, supérieure à 1 350 mm et une saison sèche courte ne dépassant pas 3 à 4 mois.

Il existe évidemment des exceptions à ces valeurs : de nombreuses stations de forêt dense africaine ne reçoivent pas une hauteur annuelle moyenne de pluies supérieure à 1 250 mm (Guinée, Dahomey) ; dans certains cas au contraire à un indice pluviométrique assez fort, 1 400 à 1 500 mm, et une saison sèche de 2 à 3 mois ne correspond pas de forêt dense humide mais une forêt plus sèche (ceci en dehors de toutes questions de sol), par exemple : formations de savanes de Kerkessédougou (Côte-d'Ivoire), d'Ankpa (Nigéria) ; forêt sèches denses à Anogeissus de R.C.A. C'est que là interviennent d'autres facteurs : proximité de la mer, caractère continental du climat, vents humides ou desséchants qui augmentent ou diminuent la tension de vapeur d'eau. Le déficit de saturation durant la saison sèche joue donc un rôle essentiel pour le maintien de la forêt dense humide.

On distingue parmi les forêts denses humides :

La forêt dense humide sempervirente

Elle est ainsi désignée parce que les arbres des étages supérieurs ne perdent pas en même temps leurs feuilles, même pendant la saison sèche. Un arbre est rarement entièrement dépouillé ; le renouvellement des feuilles se fait progressivement et à des époques variables suivant les espèces, d'où cet aspect de forêt toujours verte.

Le terme de « evergreen rain forest » est le plus utilisé en anglais mais on emploie aussi : « tropical wet evergreen forest », « tropical lowland evergreen rain forest » et même « high forest ».

En langue française d'autres termes ont été employés : « forêt ombrophile sempervirente » (Lebrun) et plus spécialement « forêt ombrophile équatoriale » pour le Centre de la cuvette congolaise au Zaïre et « forêts ombrophytes » pour cette même cuvette congolaise (Léonard).

En Afrique, la forêt dense humide sempervirente correspond à une pluviosité moyenne annuelle supérieure à 1 600 mm, avec une saison sèche principale très brève, de deux mois environ, pendant laquelle le déficit de saturation reste faible. La présence d'une petite saison sèche secondaire n'a guère d'influence.

Parmi les types floristiques de forêt dense sempervirente on peut citer : L'ensemble de la forêt Guinéo-Congolaise : forêt à légumineuses Césalpiniacées. En Côte-d'Ivoire, dans la forêt sempervirente : forêt à légumineuses (Aubreville), forêt à Uapaca (Mangenot).

G. Mangenot distingue :

Les forêts à *Mapania* sur sols argileux (forêts pélohygrophiles) caractérisées par une plante herbacée à grandes feuilles du genre *Mapania* avec des essences forestières telles que le *Niangon* (*Heritiera utilis*), l'*Apomé* (*Cynometra ananta*) et de nombreux *Diospyros*.

Les forêts à *Turreanthus* sur sols sableux (forêts psammohygrophiles) caractérisées par la présence de l'*Avodiré* (*Turraeanthus africana*). La forêt à *Turraeanthus* est limitée à une partie de la zone côtière dans la région des lagunes, la forêt à *Mapania* l'englobe et couvre la plus grande partie de la zone forestière sempervirente.

Au Cameroun : forêt à *Lophira* et *Saccoglottis*.

Au Gabon : forêt à *Aucoumea* et *Saccoglottis* ; forêt à *Dialium* et *Desbordesia*.

Au Congo : forêt à *Brachystegia laurentii* ; forêt à *Scorodophleus zenkeri*.

Au Zaïre : forêt à *Gilbertiodendron dewevrei*.

La forêt dense semi-décidue

Elle est ainsi appelée parce que les arbres de certaines espèces de l'étage supérieur perdent leurs feuilles durant la saison sèche. Ces périodes peuvent être échelonnées suivant les espèces, le sol et l'exposition, mais surtout le milieu forestier, n'étant pas absolument uniforme, l'impression de défeuillaison peut être différente d'un site à l'autre.

Parfois aussi le nouveau feuillage remplace très rapidement l'ancien de sorte que la différence se manifeste surtout par la teinte des jeunes feuilles.

D'autres termes ont été employés pour désigner la forêt dense humide semi-décidue, notamment : forêt mésophile semi-caducifoliée (Lebrun) ; forêt dense équatoriale tropophyte (Duvigneaud) ; forêt tropophyte (Léonard) ; forêt dense hémi-ombrophile (Trochain). Parmi les auteurs de langue anglaise : mixed deciduous forest (forestiers africains) ; tropical semi evergreen forest (Champion). En langue espagnole, les termes de « selva tropofila », « selva de transicion », « selva veranera » ont été utilisés.

La forêt semi-décidue correspond à une pluviosité moyenne annuelle comprise entre 1 350 et 1 600 m avec une saison sèche qui ne dépasse pas trois à quatre mois.

En saison des pluies, si la forêt dense semi-décidue ne se distingue pas tellement par son aspect général de la forêt sempervirente, elle se caractérise plutôt par des particularités floristiques.

Parmi les types floristiques de forêt dense humide semi-décidue, on peut citer : l'ensemble de la forêt Guinéo-Congolaise : le terme forêt à *Malvales* et *Ulmales* est proposé par Aubreville ; en Côte-d'Ivoire : forêt à *Celtis* (Mangenot), forêt à *Malvales* et *Ulmales* (Aubreville) ; au Cameroun, Congo, R.C.A. : forêt à *Ulmacées*, *Sterculiacées*, *Sapotacées* et *Meliacées* (Aubreville), caractérisée par *Triploohyton scleroxylon*, *Celtis* divers, *Entandrophragma cylindricum*, *Petersianthus*, *Staudtia*, *Eribroma*, etc. ; au Zaïre : forêt à *Cynometra alexandrii* (Lebrun et Gilbert) (forêt de transition entre 800 m à 1 300 m d'altitude).

2. *Les forêts tropicales sèches*

On distingue parmi elles :

Les forêts denses sèches. Ce sont des formations fermées dont le couvert ne laisse pas largement filtrer la lumière jusqu'au sol. Les arbres de l'étage supérieur sont assez largement espacés, le sous-bois forme un fourré dense d'arbustes ; les graminées de la savane apparaissent çà et là mais n'occupent pas le sous-bois.

Il existe dans le monde des forêts denses sèches sempervirentes (forêt australienne d'*Eucalyptus*), semi-décidues (forêt malgache occidentale) et décidues (forêt indienne à Teck et Sal) mais en Afrique on ne trouve guère que quelques formations décidues, facilement combustibles et très fragiles. On peut citer à titre d'exemple :

En République Centrafricaine, les forêts à *Anogeissus leiocarpus*, pures ou mélangées d'espèces de forêt dense humide (*Albizia*), qui ont constitué autrefois des forêts de transition entre la forêt dense humide et des formations plus sèches. Elles subsistent encore dans l'Est du pays (Dakoa, Fort Crampel, Ipy, Bakouma). On estime qu'elles constituaient autrefois la formation-climax en grande partie détruite par l'homme.

Le climat correspond à une hauteur moyenne annuelle de pluies de 1 400 à 1 600 mm avec 6 à 7 mois très pluvieux, 2 à 3 mois secs et 2 à 4 mois intermédiaires.

Des forêts sèches à légumineuses mélangées parfois avec l'*Anogeissus* existent dans le district de Mbomou au Sud-Est de la R.C.A.

Au Zaïre, dans la province du Katanga comme dans divers pays de l'Afrique australe (Angola, Tanzanie), les forêts à *Brachystegia* et à *Isoberlinia* sont le plus souvent des forêts claires pouvant constituer des peuplements fermés qui correspondent souvent à un climax.

Les forêts claires. Les forêts denses sèches sont des peuplements fermés avec un sous-bois arbustif ; lorsque le couvert est suffisamment ouvert pour que le sol reçoive assez de lumière et se garnisse de graminées, on parle de forêts claires tant que les arbres restent assez grands et la savane à graminées suffisamment maigre pour que l'ensemble garde un faciès forestier. Lorsque les arbres sont de petite taille et la strate herbacée puissante, on parle suivant les cas de savanes boisées, arborées ou arbustives.

On peut citer en particulier, en Haute Côte-d'Ivoire (Ferkéssédougou), dans le Nord Cameroun (Adamaoua) et en République Centrafricaine (Appy, Bria, Yalinga, N'Délé) les forêts sèches claires à *Isoberlinia* (principalement *I. doka*) et *Uapaca* (*U. togoensis*) qui forment les plus belles forêts des zones soudano-guinéennes. Malheureusement ces formations sont grignotées sans cesse par l'homme et par le feu, et leur disparition à terme est probable.

Les plus beaux peuplements reçoivent annuellement de 1 200 à 1 500 mm de pluie avec ordinairement 5 à 6 mois secs.

Dans la zone d'Afrique centrale, au Zaïre (province du Katanga) il existe une forêt claire appelée parfois « Miombo » à *Brachystegia* et *Julbernardia* qui est moins typique car, suivant le cas, il s'agit d'une forêt claire, d'une forêt dense sèche ou d'une savane boisée.

3. *Les zones de transition, forêt dense humide-savane*

La forêt sèche dense et la forêt claire constituent rarement une transition des zones humides vers les zones plus sèches et ne se trouvent qu'assez exceptionnellement en contact avec la forêt dense humide. A cet égard, on peut citer les forêts à *Anogeissus* et *Albizia* de République Centrafricaine qui devaient autrefois former une large bande de transition entre la forêt dense humide et les formations de savane, mais ne subsistent maintenant qu'à l'état de reliques.

Par ailleurs les forêts claires sèches à *Isoberlina* et à *Uapaca* de la zone boréale voient toujours leur limite Sud se maintenir à distance de la limite septentrionale de la forêt dense humide et, en Afrique Australe, les forêts sèches denses ou claires forment une immense ceinture boisée qui entoure le massif forestier équatorial mais sans s'en approcher.

En fait, c'est la savane plus ou moins boisée qui succède à la forêt dense humide mais, dans une large zone de transition, il existe une large mosaïque « forêt dense humide-savane ». La forêt remontant le long des cours d'eau, subsiste dans les bas fonds, ou est conservée sur certains sommets et paraît souvent former les mailles d'un filet.

A Madagascar, où la végétation a été profondément modifiée par l'homme, on observe les différents types de forêts tropicales suivants :

1. *Les forêts denses humides*

La forêt orientale

Elle s'étend le long de la Côte Est de Madagascar sur 1 500 km environ depuis la Montagne d'Ambre jusqu'à Fort-Dauphin, c'est-à-dire de l'extrémité Nord à la Pointe Sud de l'Ile.

Cette bande, comprise entre la côte et le rebord des hauts plateaux qu'elle escalade, a été extrêmement fragmentée par les défrichements ; la zone littorale proprement dite est complètement déboisée ; la forêt qui subsiste sur les contreforts des plateaux est excessivement morcelée surtout vers le Sud. Elle est limitée à une altitude de 800 m où elle laisse la place à des formations de type montagnard.

C'est une forêt dense humide sempervirente, mais elle diffère de la forêt guinéo-congolaise africaine par la taille plus réduite de ses arbres : la futaie est haute de 25 m à 30 m ; elle est très hétérogène, sans essence dominante, avec 3 étages bien marqués. En dépit de son extension en latitude, son faciès reste le même partout. Seules les espèces botaniques peuvent changer d'une région à l'autre :

Les épiphytes sont nombreux surtout quand l'altitude s'élève (*Platycerium, Asplenium nidus*) ; le sous-bois est dense.

Les arbres de l'étage supérieur appartiennent aux genres *Canarium, Ocotea, Symphonia, Ravensara.* On trouve aussi des *Ravenala* et, dans les parties humides, des *Ficus.*

L'étage intermédiaire est constitué par de petits arbres (Rubiacées, Myrsinacées, Ochnacées), des *Dracena* et des *palmiers Vonitra*.

L'étage inférieur est constitué par des Cyperacées, des Fougères et de nombreux palmiers nains ou acaules (*Dypsis* et *Neophloga*) qui sont caractéristiques de la forêt orientale.

En bordure de la côte s'étend une bande étroite de forêts et de bosquets littoraux ayant parfois un aspect de parc et qui recouvre en général des dunes de sables marins de création récente, géologiquement parlant. Les espèces les plus communes sont : *Calophyllum inophyllum, Hibiscus tiliaceus, Afzelia bijuga* ; les *Diospyros* sont assez abondants. Les *Pandanus* et une espèce de *Cycas* caractérisent le paysage.

Des marais littoraux couvrent les alentours des lagunes et présentent un type particulier de tourbière tropicale.

Cette forêt correspond au climat d'alizé humide permanent qui est celui de la côte Est depuis Vohemar jusqu'à Fort-Dauphin, avec un indice pluviométrique annuel souvent très élevé (de 1 500 mm à plus de 5 m), 11 à 12 mois très pluvieux, une forte tension de vapeur d'eau, un faible déficit de saturation ; c'est donc un climat typique de forêt dense.

La forêt de Sambirano

Au Nord-Ouest de Madagascar, la zone du bassin du Sambarino et de l'Ile de Nossy-Bé était autrefois occupée par une forêt dense sempervirente dont il ne reste que quelques vestiges couronnant les hauteurs. Bien que située sur la côte Ouest, elle présente une réelle ressemblance de faciès et de nombreuses affinités botaniques avec la forêt orientale.

Elle correspond à un indice pluviométrique annuel élevé (2 850 mm) avec une saison sèche de 4 à 5 mois mais sans mois vraiment sec. La température et le déficit de saturation sont plus élevés que sur la côte Est.

2. *Les forêts denses sèches*

Les forêts denses sèches semi-décidues

Elles s'observent par endroits dans les régions mises à l'abri de l'alizé humide austral par le plateau central, c'est-à-dire dans la zone de la côte occidentale. Elles présentent, au milieu de savanes dégradées, quelques rares vestiges de formations jadis très importantes. Cette forêt occidentale est constituée par des futaies en général assez claires dominant un sous-bois arbustif serré. Selon le climat et le terrain, ces futaies sont plus ou moins hautes et denses et passent insensiblement de la haute futaie à une futaie plus basse puis à des fourrés en station sèche. Elles sont botaniquement toujours très hétérogènes.

Les types les plus humides peuvent rappeler la forêt dense humide sempervirente ou semi-décidue.

Les types les plus courants appartiennent à la forêt dense sèche semi-décidue qui sur certains sols plus secs passe à des formations buissonnantes (bush à xérophytes).

Perrier de la Bâthie distingue :

Les forêts des alluvions et des bords des cours d'eau, avec, dans la futaie dense, de grands arbres (25 à 30 m de haut), certains à feuilles persistantes, d'autres à feuilles caduques, appartenant aux genres *Cephalanthus, Protorhus, Eugenia, Canarium, Acacia, Grewia, Terminalia* et deux grands palmiers, *Medemia nobilis* et *Borassus madagascariensis*.

Les arbustes du sous-bois sont des *Erythroxylum, Alyxia, Cipadessa* etc... ; les plantes herbacées des *Acanthacées*.

Les bois des collines latéritiques avec une futaie claire d'arbres de 20 à 25 m de haut appartenant surtout à la famille des légumineuses (*Acacia, Dalbergia*) ; on trouve aussi les genres *Stereospermum, Homalium, Grewia* etc. et quelques *Ficus*.

Les lianes sont assez abondantes ; le sol est souvent nu ou portant quelques Acanthacées.

Les bois des plateaux calcaires.

Sur les sols profonds peu rocailleux on trouve une futaie irrégulière de 12 à 15 m formée de Légumineuses, avec quelques grands arbres dispersés : *Adansonia, Diospyros, Acacia*, Terebinthacées, Meliacées, Sapindacées.

Sur les sols rocailleux, creusés par l'érosion, on trouve de grands arbres dans les crevasses et, dans les rocailles, on passe à des formations buissonnantes.

Les bois des collines arénacées se composent de grands arbustes et quelques petits arbres formant une forêt basse de 8 à 10 m de hauteur passant, dans les endroits plus secs, à des formations buissonnantes à xérophytes.

Ces forêts correspondent à un climat chaud de mousson à indice pluviométrique moyen, parfois élevé dans le Nord-Ouest, mais à saison sèche très accusée (6 mois dont 3 très secs).

La forêt dense sèche décidue

C'est la forêt à Euphorbes arborescentes et *Adansonia* du Sud-Ouest de Madagascar qui marque une accentuation de l'aridité du climat, l'indice pluviométrique est très faible mais les pluies sont relativement bien distribuées sur 5 à 7 mois ; la saison sèche compte également 5 à 7 mois très secs.

Ces forêts denses sèches présentent le caractère commun d'être très sensibles au feu et de pouvoir disparaître facilement en laissant la place à une prairie nue.

3. *Les forêts claires*

On peut signaler les forêts claires à Tapia (*Uapaca clusiacea*) des pentes occidentales du plateau malgache ; il s'agit de formations déjà profondément modifiées par les feux.

Les types de forêts et les sols

Plusieurs auteurs, dont Ashton pour Bornéo (*in* Anon., 1958*a* ; Anon., 1965), Robbins et Wyatt-Smith (1964) pour la péninsule malaise, Schmid pour l'Asie du Sud-Est (*in* Anon., 1958*b*) ainsi qu'ultérieurement pour la Nouvelle-Calédonie, Mangenot (1955) pour la Côte-d'Ivoire, mettent l'accent sur l'importance des facteurs édaphiques pour les forêts de terre ferme, sans mécon-

naître cependant la prépondérance des climats régionaux. Dans le cas de ces forêts planitiaires de terre ferme, on note en effet des différences physionomiques et floristiques entre forêts sur sol argileux et forêts sur sol sableux ; ces dernières paraissent — relativement — « mal venantes » et moins riches en espèces.

L'influence pédologique est cependant loin d'être toujours prépondérante au point de vue physionomique et on cite le cas des forêts de lianes (*matas de cipó*) qu'on rencontre le long de la route transamazonienne entre Marabá et Altamira, aussi bien sur des sols très pauvres que sur des terres réputées riches ; aucune explication satisfaisante n'a encore été donnée de ce phénomène qui peut aussi relever de causes paléophytogéographiques, une stabilisation différentielle selon les terrains n'ayant pas encore été atteinte. Cette hypothèses a été avancée par Letouzey (1968) par les *forêts clairsemées à strate inférieure de Marantacées* du bassin zaïrois occidental, qui sont aussi d'apparence globale homogène, malgré la diversité des sols. Par contre, sous une apparence d'homogénéité écologique entraînant, pourrait-on croire, une répartition floristique « au hasard », des analyses floristiques numériques, effectuées à l'aide d'un ordinateur, ont mis en évidence de subtiles influences topographiques, pédologiques ou autres. Ainsi Ashton a pu démontrer, au Sarawak, que des variations floristiques et structurales sont fréquemment sans relation, les premières étant dépendantes de phénomènes nutritifs (teneur en phosphate), les secondes de la profondeur de l'enracinement et de la capacité de rétention du sol pour l'eau. L'intérêt des analyses numériques de variation floristique, sur des bases adéquates et traitées éventuellement par ordination, doit donc être souligné, si l'on veut approfondir les rapports des groupements végétaux et de leur milieu.

Il faut noter la tendance au monophytisme des forêts placées dans de mauvaises conditions édaphiques, avec des répercussions physionomiques, alors que le polyphytisme est de règle pour les forêts placées dans des conditions édaphiques moyennes. Cette tendance s'accuse pour les forêts établies sur sols hydromorphes qui acquièrent des physionomies et des compositions floristiques très particulières ; de nombreux auteurs se sont attachés à mettre en évidence ces caractéristiques concernant essentiellement :

Les mangroves, qui ont fait l'objet d'une très abondante littérature, mais leur surface totale est en définitive extrêmement réduite et leur intérêt très localisé (exploitation, surtout pour la production de bois de feu, ou défrichement pour l'installation de rizières) ;

Les forêts marécageuses d'arrière-côte, parfois rabougries, qui se retrouvent en divers points d'Afrique et peuvent passer progressivement à des forêts marécageuses plus continentales ; ces forêts proviennent peut-être de la transformation d'anciennes mangroves » ;

Les forêts ripicoles, qui forment des rideaux étroits le long des fleuves et des grandes rivières.

Les forêts périodiquement inondées, qui représentent des surfaces appréciables, sont en fait de surface totale réduite par rapport aux forêts de terre ferme ; elles sont caractérisées par l'abondance d'arbres de taille moyenne juchés sur des racines échasses et par de nombreux arbres à contreforts et à pneumatophores, par la présence de nombreuses lianes et par une strate basse réduite ; la nature des eaux d'inondation et leur hauteur conduisent à distinguer un certain nombre de types bien connus en Afrique.

Les forêts marécageuses, qui sont aussi d'importance restreinte par rapport aux forêts de terre ferme, mais ne peuvent passer inaperçues sur aucun continent. Les palmiers ne sont représentés que par le genre *Raphia* dans les forêts marécageuses africaines (l'extension de ces Raphiales y semble due bien souvent à l'action humaine).

Les types édaphiques de forêts tropicales distingués en Afrique, sur la base des résultats de la Conférence de Yangambi (Zaïre), sont les suivants :

La mangrove

Appelée aussi forêt halophile, c'est une forêt littorale typiquement tropicale des côtes marécageuses.

On la trouve dans les deltas, les baies abritées, les lagunes des bords de mer, les embouchures de fleuves jusqu'aux points où remonte l'eau salée.

Elle vit sur des sols boueux d'alluvions et de matières organiques, en eaux saumâtres, et constitue un peuplement difficilement pénétrable d'arbres bas branchus et de diamètre relativement faible, caractérisés par leurs racines aériennes pour ceux qui appartiennent au genre *Rhizophora* et leurs pneumatophores pour ceux qui appartiennent aux genres *Avicennia* et *Sonneratia*.

Parmi les palétuviers, le *Rhizophora mangle* se trouve en avant, sur le front de mer et *R. racemosa*, vivant dans des eaux moins salées, remonte le long des estuaires ou se rencontre dans les lagunes.

Les *Avicennia*, en particulier *A. germinans*, se développent dans l'arrière mangrove vers la terre ferme et sur des terrains plus ou moins colmatés.

La mangrove africaine est une mangrove principalement à Rhizophora.

Les forêts marécageuses

Les forêts marécageuses qui s'observent dans la zone de la forêt dense humide sont celles dans lesquelles l'eau stagne continuellement, à peu près au ras du sol.

On peut citer :

La forêt à *Pandanus* (notamment *P. candelabrum*), à *Syzygium*, à *Mitragyna* (*Abura*), à *Alchornea cordifolia*, à *Symphonia globulifera*, etc.

Peuvent être mentionnés également les peuplements de *Raphia* sur sols marécageux.

Les forêts périodiquement inondées

Tous les fleuves tropicaux ont des crues qui inondent leurs rives chaque année et qui submergent, parfois sur de grandes surfaces, une partie de leur bassin.

On peut citer :

La forêt à Copalier (*Guibourtia demeusei*) de la Sangha et de l'Oubangui en Centrafrique, la forêt à *Uapaca heudelotii*, à *Sterculia subviolacca*, à *Oxystigma*, etc...

Les forêts ripicoles

Installées sur les berges des lits des rivières, elles ne forment souvent qu'une frange étroite d'essences spéciales qui se rattachent, suivant les cas, aux forêts marécageuses ou aux forêts périodiquement inondées.

Les forêts sur sables

Les sols sableux qui retiennent mal l'eau et sont de plus pauvres en éléments minéraux peuvent porter, en forêt dense humide, des formations particulières (forêts psammohygrophiles).

C'est le cas de la forêt à Avodiré (*Turraeanthus africana*) de Basse Côte-d'Ivoire depuis l'Agneby jusqu'au Ghana.

Ce type de forêt est particulièrement fragile.

Les forêts sur sols argileux

Les sols argileux humides peuvent également porter des formations particulières (forêts pelohygrophyles). On peut citer à titre d'exemple la forêt à *Mapaniea* de Côte-d'Ivoire caractérisée par une association *Diospyro-Mapanietum.*

Les savanes édaphiques

Il existe en Afrique des savanes littorales (Côte-d'Ivoire, Gabon) et des « plaines » herbeuses (Congo) qui paraissent « déplacées » sous un climat qui correspond à celui de la forêt dense humide. Leur origine est discutée : les savanes littorales de Côte-d'Ivoire sont sans doute anthropiques, mais il est certain qu'elles ne se seraient pas établies, ou que la forêt se serait reconstituée, si elles ne s'étaient installées sur des sols sableux, qui ne conservent pas l'eau.

A Madagascar, on distingue :

La mangrove

La mangrove est bien développée dans les estuaires où les marées se font sentir avec une certaine amplitude ; cette formation comporte des espèces beaucoup plus étendus sur la côte Ouest que sur la côte Est car sur le canal de Mozambique les côtes sont plus basses, les rivages plus découpées, les marées plus fortes que sur la côte occidentale.

Les espèces qui la composent se retrouvent sur les côtes africaines orientales et les rivages de l'Océan Indien : le palétuvier *Rhizophora mucronata*, *Avicennia officinalis*, *Ceriops boiviniana*, *Brughiera gymnorhiza*, etc.

Les formations de bord de mer

Sur les côtes non marécageuses et parfois en arrière de la mangrove, on rencontre des formations dont les espèces sont nettement halophiles. Elles se trouvent sur toutes les côtes, quelque soit le climat. Les espèces ne sont pas spécifiquement malgaches.

Les marais à Raphia

Dans la région occidentale de l'Ile, des terrains arénacés portent des marais permanents occupant des dépressions dans lesquelles se développent le palmier *Raphia* et également des fougères, des *Cyperus* et aussi plusieurs espèces de *Pandanus.*

Le raphia peut être abondant et presque exclusif mais il peut être accessoire quand le marais constitue une véritable tourbière.

Il existe à Madagascar d'autres types de marais dans la région occidentale, sur les plateaux et dans la région orientale, mais ils constituent généralement des tourbières et comportent peu de végétation forestière.

Les divers types de forêt de la zone occidentale

Les forêts de la zone occidentale, à l'abri des alizés, sont classés parmi les forêts denses sèches semi-décidues mais, suivant la nature du sol, elles peuvent être de types différents et Perrier de la Bâthie distingue :

les forêts des alluvions et des bords des cours d'eau, avec de grands arbres aux fûts droits présentant parfois des contreforts et formant une futaie de 25 à 30 m de haut. Certaines espèces sont à feuilles persistantes (*Cephalanthus*, *Protorhus*, *Eugenia*, etc.), d'autres à feuilles caduques (*Canarium*, *Khaya*, *Terminalia*, etc.). On y trouve deux grands palmiers : *Mademia nobilis* et *Borassus madagascariensis.* Le sous-bois est très clairsemé avec des arbustes à feuilles persistantes ; le sol est nu ou couvert de quelques plantes herbacées.

Les types de forêts et l'altitude

Les forêts de montagne diffèrent essentiellement des forêts de plaine par un certain nombre de caractères : hauteur réduite des arbres, étagement des cimes moins accentué, réduction des contreforts, fûts tortueux, feuilles réduites et coriaces, persistance du feuillage, cauliflorie raréfiée, grandes lianes peu développées, étrangleurs souvent présents, abondance des épiphylles et des épiphytes (tout au moins au niveau supérieur de ces forêts de montagne), également des mousses et des lichens sur le sol, abondance çà et là de grandes plantes herbacées, présence éventuelle de palmiers et de bambous surtout à Madagascar.

Sous réserve de l'effet d'élévation de masse dont il a déjà été question, c'est d'une manière très générale, au voisinage de 1 000 m que la forêt de plaine perd ses caractères physionomiques et floristiques pour se transformer en forêt de montagne. Beaucoup d'auteurs distinguent fréquemment, au-dessus de 1 000 m, *forêt submontagnarde* et *forêt montagnarde*, les limites entre ces deux formations étant assez floues et difficilement comparables d'un continent à l'autre, ou même d'une région à l'autre. Par contre, sur toutes les montagnes de quelque importance, les auteurs signalent une *forêt des nuages* (*forêt néphéliphile*, *moist forest*, *cloud forest*, *nebelwald*, *selva nublada*, *ceja de la montaña* andine ; ou encore *mossy forest*, *sylve à lichens malgache*, etc.) ; cette forêt baigne dans une humidité intense qui favorise le développement abondant des mousses, des lichens et des épiphytes ; elle est soumise aussi parfois à l'action de vents forts qui créent des chablis et des trouées clairiérées. Au-dessus de cette couche de nuages peuvent être mises en évidence d'éventuelles forêts sèches

de montagne à feuillage persistant, qui existent aussi à plus basse altitude sur certains versants particulièrement secs. Vers leur limite supérieure, forêts humides et forêts sèches acquièrent rapidement une allure de forêts rabougries, arbustives (*elfin forests, elfin woodlands*) qui marquent l'extinction de la végétation ligneuse, avant le passage aux formations herbacées de haute montagne.

Pendant longtemps on a considéré que le gradient altitudinal, sous les Tropiques, agissait à l'inverse du gradient latitudinal et le seul facteur mis en cause pour expliquer la physionomie des formations montagnardes se trouvait être de fait la température. A l'heure actuelle, une telle conception est presque unanimement abandonnée, de même que des désignations telles que *montane temperate forest, selva pluvial templada*, et ce sont les divers composants des climats et des sols de montagne, propres aux régions intertropicales, qui sont pris en considération pour expliquer la physionomie particulière de ces forêts de montagne. Whitmore (1975) reprend ces idées d'une manière plus exhaustive et générale afin de rechercher des explications aux caractéristiques physionomiques et structurales des différentes formations forestières de montagne.

A titre d'illustration, pour l'Afrique, une étude faite dans les pays francophones a montré qu'il n'y a pas de discontinuité entre les forêts de montagne et celles des altitudes inférieures ; la transition se fait insensiblement et on peut la suivre sur les pentes occidentales du Ruwenzori (Zaïre) ou du Mont Cameroun (Cameroun) où les formations de montagne se relient sans solution de continuité à la forêt dense humide de moyenne altitude. Le plus souvent cependant les forêts de haute altitude sont isolées formant des couronnes coiffant les sommets, la base des montagnes est couverte de savanes, boisées ou non, qui correspondent à un indice pluviométrique plus faible ou qui, ayant été déboisées sont maintenant couvertes de cultures ou de brousses secondaires.

On estime en général qu'en zone équatoriale la forêt dense humide de basse et moyenne altitude change de caractère vers 1 000 m pour laisser la place à la forêt de montagne qui se maintient jusque vers 2 100 à 2 800 m.

Cette forêt tropicale humide d'altitude se caractérise par la disparition des très grands arbres rectilignes des forêts de plaines ; les arbres sont plus petits, noueux, relativement isolés et aux larges cimes dans l'étage supérieur ; les étages inférieurs comportent une strate arbustive épaisse. Les épiphytes sont extraordinairement abondants avec des fougères et des lichens. Les fougères arborescentes sont fréquentes et peuvent former des peuplements dans les ravins. Le feuillage est persistant avec quelques espèces à feuilles caduques.

La pluviosité est élevée et augmente avec l'altitude jusqu'à un maximum puis elle décroît ensuite à une altitude qui est marquée par la limite supérieure de la forêt dense humide.

Parmi les formations remarquables, on peut citer : la forêt à *Cynometra alexandri*, formation de transition au Zaïre oriental ; la forêt à *Parinari excelsa* : forêt de transition vers 1 000 m d'altitude (Mont Nimba-Côte-d'Ivoire) ; la forêt à *Hagenia abyssinica* et Ombellifères (Zaïre) ; la forêt à bruyères arborescentes, etc.

Lorsque le milieu montagnard devient écologiquement sec, des formations spéciales remplacent la forêt humide.

Elles ont quelquefois le caractère d'une forêt basse ou plus souvent d'un fourré arbustif. Ce sont généralement des formations sclérophylles à feuilles caduques.

Parmi les formations tropicales de haute altitude, on peut encore citer les forêts de bambous (*Arundinaria alpina*) qui apparaissent souvent vers 2 300 m d'altitude, elles correspondent à une pluviosité moindre et différente (des pluies fines et non des averses) et une température plus basse : Monts Bamboutos au Cameroun, et, au Zaïre, diverses montagnes dont le versant Ouest du Ruwenzori.

A Madagascar, l'effet de l'altitude se fait sentir sur les forêts du Centre et des Plateaux, mais elles ont le plus souvent pratiquement disparu, pour laisser la place à la prairie.

Perrier de la Bâthie distingue :

la forêt à sous-bois herbacé avec une futaie dense de 15 à 20 m et un sol couvert de plantes herbacées sur les surfaces balayées par l'alizé. Elle dérive directement de la forêt orientale modifiée par l'altitude.

La sylve à lichens sur les crêtes et les cimes soumises à l'alizé. La forêt est basse, de 6 à 8 m de haut, les troncs. et les rameaux sont couverts de mousses et de lichens

La forêt à arbustes éricoïdes groupés en un seul étage sur les plus hauts sommets.

La forêt des pentes occidentales soustraites à l'action de l'alizé avec une futaie de 10 à 15 m dominant un sous-bois clair d'arbustes surtout éricoïdes. Les forêts claires à Tapia se rattachent à cette formation.

L'indice pluviométrique est moyen ou assez élevé (1 300 à 1 800 mm) et le régime des pluies correspond à 5 mois très pluvieux et 4 ou 5 mois secs.

Ce régime, plus aride que celui qui a été indiqué comme constituant une limite pour la forêt africaine, explique l'extrême fragilité des forêts des hauts plateaux malgaches et leur disparition presque complète malgré l'abondance des précipitations occultes qui se manifeste par la présence des lichens.

Conclusions : les recherches nécessaires et les priorités

Elles sont présentées ici pour l'ensemble du monde, le problème dépassant le cadre de l'Afrique.

La floristique des forêts intertropicales et leur typologie se caractérisent par la richesse et l'hétérogénéité.

Toute étude floristique des écosystèmes forestiers doit largement s'appuyer sur les herbiers existants et les flores publiées, car la complexité de la flore nécessite des assises sérieuses, l'homogénéité des forêts tropicales restant très exceptionnelle et très relative. Herbiers et flores en milieu tropical, sont cependant encore loin d'être des

œuvres achevées. Les inventaires forestiers à but économique ne constituent que des fragments très partiels de l'analyse floristique générale de l'écosystème.

Les recherches et les mesures suivantes sont nécessaires pour favoriser l'étude floristique de ces écosystèmes :

1. Une aide matérielle plus substantielle devrait être apportée à la constitution et à la gestion des herbiers, ainsi qu'à l'élaboration des flores locales, territoriales et régionales.
2. La formation, théorique et pratique, de botanistes taxonomistes et de forestiers de terrain, de tous niveaux, devrait être intensifiée; en particulier, en forêt, doivent être améliorées la reconnaissance des arbres et des lianes et la récolte des échantillons botaniques en général.
3. Un encouragement devrait être apporté à la publication d'ouvrages sérieux de vulgarisation botanique (comme, par exemple, la *Flore du Nigeria*, les *Arbres du Nigeria*).
4. Les dénominations scientifiques devront remplacer, aussi rapidement que possible, les appellations vernaculaires dans tout inventaire.
5. Tout inventaire entrepris dans une perspective économique devrait être jumelé, au moins partiellement, à un inventaire botanique correctement effectué; l'existence de ce dernier ne doit cependant pas masquer les buts d'un inventaire forestier qui peut aboutir à la modification brutale et parfois totalement destructive de l'écosystème.
6. Les inventaires botaniques réalisés dans le but de l'étude de l'écosystème devront prendre en considération toutes les plantes présentes, celles-ci étant intervenues, intervenant ou pouvant intervenir dans la vie de l'écosystème, du point de vue écologique, biologique, économique ou autre. Les inventaires floristiques des forêts secondaires sont également très importants, car celles-ci sont l'objet de formes très variées d'utilisation par les populations en pleine expansion.

On peut difficilement appliquer aux groupements de plantes des forêts tropicales les méthodes phytosociologiques utilisées dans des pays tempérés où la flore est totalement connue et les structures beaucoup moins complexes; on s'attache donc provisoirement à la détermination des espèces prépondérantes.

L'étude de la répartition continentale des familles et des genres de plantes se trouve limitée par les lacunes des connaissances taxonomiques; en particulier, l'étude de certains très grands genres, importants dans les sous-bois forestiers, reste à ce jour embryonnaire. Un tableau portant sur près de cent familles offre un aspect de la richesse et de la complexité de la flore forestière tropicale; quelques travaux concernant un nombre très limité de familles importantes (Conifères, Légumineuses, Palmiers, Diptérocarpacées, Sapotacées, Orchidacées) permettent d'avoir une vue synthétique de la place et du rôle de ces familles sur certains continents, mais de tels travaux sont encore trop peu nombreux. Quant aux études sur les végétaux inférieurs, elles sont encore très fragmentaires.

1. L'étude monographique de quelques très grands genres (*Psychotria*, *Ixora*, *Rinorea*, *Ourata*, *Drypetes*, *Pavetta*, *Garcinia*, *Memecylon*, *Begonia*, *Peperomia*, *Piper*, etc.) devrait être encouragée et soutenue.
2. L'étude des végétaux inférieurs des écosystèmes forestiers tropicaux doit être intensifiée.

La complexité de la flore et les lacunes dans nos connaissances ont pour conséquence d'incontestables difficultés pour dresser ne serait-ce qu'une esquisse du contenu floristique de chaque continent, à l'échelon des familles, des sous-familles ou des tribus de genres.

La nomenclature des types de forêts décrits à ce jour est extrêmement complexe et confuse, sans parler de l'utilisation restrictive de termes locaux, des difficultés de traduction d'une langue à l'autre, des coupures arbitraires établies parmi les facteurs écologiques, climatiques et topographiques. Depuis près de cinquante ans, plusieurs classifications des types de forêts ont été proposées, extrêmement nombreuses à l'échelle locale ou nationale et valables seulement à ce niveau; elles ont été synthétisées par quelques auteurs à l'échelle régionale ou continentale, englobant alors le plus souvent tous les types, même non forestiers, de végétation (voir classification de Yangambi). Des tentatives ultérieures récentes ont cherché à établir des classifications valables non seulement pour le milieu tropical, mais pour toute la végétation terrestre. Les classifications universelles proposées reposent sur des considérations physionomiques, structurales, physiologiques et écologiques, l'ordre de priorité accordé à ces trois ou quatre facteurs variant avec chacune d'elles; toutes délaissent les facteurs floristiques, dynamiques et historiques, sinon pour les considérer comme devant entraîner de virtuelles subdivisions. La classification dite de l'Unesco (Anon., 1969) représente un incontestable effort de synthèse réalisé par un groupe de phytogéographes travaillant à l'échelle mondiale et quelques tests permettent déjà d'en apprécier les qualités et les défauts.

1. Les phytogéographes devraient suivre la classification dite de l'Unesco pour les définitions qu'ils proposent, pour les coupures qu'ils établissent, pour les travaux de cartographie qu'ils entreprennent (après fixation conventionnelle des couleurs, trames et symboles) (classification Unesco).
2. Une attention particulière devrait être apportée à la traduction officielle en différentes langues de la terminologie employée dans cette classification.
3. Les dénominations utilisées jusqu'à ce jour en matière de phytogéographie tropicale devraient être progressivement mises en synonymie de cette terminologie. Cette opération permettrait de modifier, de compléter et d'enrichir éventuellement la classification de l'Unesco.

L'intérêt de ces classifications universelles dépasse la simple spéculation intellectuelle; tout comme les dénominations taxonomiques utilisées en floristique, les dénominations typologiques doivent correspondre à des caractéristiques aussi précises que possible; un terme nomenclatural hiérarchisé de telles classifications n'est qu'un instrument commode de synthèse et permet des comparaisons valables dans les domaines physionomique, écologique, biologique, économique, etc.

Les méthodes modernes d'analyse numérique, secondées par l'ordination, ont un rôle incontestable à jouer dans l'affinement de la connaissance de liens d'interdépendance existant entre éléments floristiques et éléments écologiques. Malgré quelques divergences à l'échelon intercontinental, des liaisons valables semblent à présent établies entre types de forêts et gradients d'humidité ou de sécheresse. De même sont assez bien définis les types de forêts relevant de grandes catégories de sol parfaitement tranchées. En montagne, l'effet d'élévation de masse n'a pas encore reçu d'explication précise malgré de nombreux travaux (botanistes belges et suédois ; Prof. Emberger, de France ; ainsi que Jacques Felix au Cameroun, etc...) ; les forêts de nuages correspondent à une unité assez bien définie sur tous les continents mais au-dessus et en dessous règnent encore de grandes confusions qui ne peuvent être résolues que par l'observation minutieuse des divers composants des climats et des sols de montagne propres aux régions intertropicales : *a*) les études détaillées de variation floristique, utilisant les techniques modernes d'analyse numérique à présent disponibles, basées sur des échantillons adéquats, doivent être encouragées pour contribuer à l'approfondissement des connaissances écologiques ; *b*) une attention particulière doit être portée aux divers composants des climats et des sols de montagne propres aux régions intertropicales.

Bibliographie sélective

AIRY SHAW, H. K. (Willis, J. C.) *A dictionary of the flowering plants and ferns.* 8th ed. Cambridge, Cambridge University Press, 1973, 1 245+66 p.

ANON. *C.S.A./C.C.T.A. Phytogéographie—Phytogeography, Yangambi (1956).* London, Publ. n° 22, 1956; réimp. Publ. n° 53 (1961), 35 p.

——. *Study of tropical vegetation. Proceedings of the Kandy Symposium. Recherches sur la zone tropicale humide.* Paris, Unesco, 1958b, 226 p.

——. *Symposium on ecological research in humid tropics vegetation. Kuching, Sarawak (1963).* Government of Sarawak and Unesco Science Co-operation Office for South-East Asia, 1965, 376 p.

——. *A framework for a classification of World vegetation.* Paris, Unesco, 1969, 26 p. multigr. *International classification and mapping of vegetation.* Ecology and Conservation no. 6. *Classification internationale et cartographie de la végétation.* Écologie et Conservation n° 6. Paris, Unesco, 1973, 93 p.

——. *Ressources naturelles de l'Asie tropicale humide.* Paris, Unesco, Recherches sur les ressources naturelles, vol. XII, 1974, 490 p.

ASHTON, P. S. Some problems arising in the sampling of mixed rain forest communities for floristic studies. In : *Ecol. Res. Humid Tropics Veg.*, Proc. Kuching Symposium, p. 235-240. Paris, Unesco, 1965, 376 p.

AUBRÉVILLE, A. *Climats, forêts et désertification de l'Afrique tropicale.* Paris, Soc. Ed. géographiques, maritimes et coloniales, 1949a, 351 p.

——, *La flore forestière de Côte-d'Ivoire.* CTFT, Nogent-sur-Marne, 1959, 3 vol. : 372, 342, 334 p.

——, *Étude écologique des principales formations végétales du Brésil et contribution à la connaissance des forêts de l'Amazonie brésilienne.* Nogent-sur-Marne, Centre technique forestier tropical (CTFT), 1961, 268 p.

——, La forêt dense de la Lobaye. *Cahiers de la Maboké* (Paris), 2, 1964, p. 5-9.

——, Sapotacées. *Adansonia*, Mém. n° 1, 1965a, 157 p.

——, Principes d'une systématique des formations végétales tropicales. *Adansonia*, 5, 1965b, p. 153-196.

——, Les Césalpinioïdées de la flore camerouno-congolaise. *Adansonia*, 8, 1968, p. 147-175.

AUSTIN, M. P., GREIG-SMITH, P., WHITMORE, T. C. The application of quantitative methods to vegetation survey. I. Association analysis and principle component ordination of rain forest. *J. Ecol.*, 55, 1967, p. 483-503.

——, GREIG-SMITH, P. The application of quantitative methods to vegetation survey. II. Some methodological problems of data from rain forest. *J. Ecol.*, 56, 1968, p. 827-844.

BAUR, G. N. *The ecological basis of rain forest management.* Forestry Commission New South Wales, 1961–62. Rome, FAO, André Meyer Fellowship Programme Report, 1962, 499 p.

BEARD, J. S. The classification of tropical American vegetation types. *Ecology*, 36, 1955, p. 89–100.

BOUGHEY, A. S. The physiognomic delimitation of West African vegetation types. *J. West Afr. Sc. Ass.*, 3, 1957, p. 148–165.

BRIEGER, F. G. Botanische Grundlagen der Orchideenforschung. In: Brieger, F. G.; Maatsch, R.; Senghas, K. (Schlechter, R.). *Die Orchideen*, p. 123–137. Berlin und Hamburg, Parey, 1971.

BRUNIG, E. F. A physionomic-ecological classification of tropical forests, woodlands and scrubland. In : *Silvies and silvicultural management in humid tropical forests*, in press 1972, multigr.

BURTT DAVY, J. *The classification of tropical woody vegetation types.* Oxford, Imp. For. Inst. Paper no. 13, 1938, 85 p.

CAIN, S. A.; DE OLIVEIRA CASTRO, G. M. *Manual of vegetation analysis.* New York, 1959, 325 p.

CHAMPION, H. G. A preliminary survey of the forest types of India and Burma. *Indian For. Rec.*, n.s. 1, 1936, p. 1–286.

——; SETH, S. K. *Forest types of India.* Dehra Dun, Forest Research Institute, 1965, revised ed. 1968, multigr.

DEJARDIN, J., GUILLAUMET, J. L., MANGENOT, G. Contribution à la connaissance de l'élément non endémique de la flore malgache (végétaux vasculaires). *Candollea*, 28, 1973, p. 325-391.

DILLEWIJN, F. N. Van. *Sleutel voor de interpretatie van begroeiingsvormen uit luchtfoto's 1:40 000 van het Noordelijk deel van Suriname.* Paramaribo, 1957, 45 p.

ELLENBERG, H.; MUELLER DOMBOIS, D. Tentative physiognomic-ecological classification of plant formations of the earth, based on a discussion draft of the Unesco working group on vegetation classification and mapping. *Ber. geobot. Inst. ETH, Stiftg. Rübel* (Zürich), 37, 1967, p. 21–55.

EMBERGER, L. Les végétaux vasculaires. In: Chadefaud M.; Emberger, L. *Traité de Botanique systématique*. 2 vol. Paris, Masson, 1960, 1 539 p.

ESPINAL, L. S.; MONTENEGRO, E. *Formaciones vegetales de Columbia. Memoria explicativa sobre el mapa ecológico (1/1 000 000)*. Bogotá, 1963, 201 p.

FLENLEY, J. R. (ed.). *Altitudinal zonation in Malesia*. Transactions of the third Aberdeen-Hull Symposium on Malesian ecology (Hull, 1973). University of Hull, Dept. of Geography, Misc. ser. no. 16, 1974, 119 p.

FOSBERG, F. R. A classification of vegetation for general purposes. In: Peterken, G. F. *Guide to the checksheet for IBP areas. IBP Handbook no. 4*, 2nd ed., p. 73-120. London, Oxford, Blackwell, 1970, 133 p.

GÉRARD, P. *Étude écologique de la forêt dense à Gilbertiodendron dewevrei dans la région de l'Uele*. Publ. INEAC (Bruxelles), Sér. sci., n° 87, 1960, 159 p.

GERMAIN, R.; ÉVRARD, C. *Étude écologique et phytosociologique de la forêt à Brachystegia laurentii*. Publ. INEAC (Bruxelles), Sér. sci., n° 67, 1956, 105 p.

GOOD, M. *The geography of the flowering plants*, 4 éd., Longman, London, 1974.

GOTTWALD, H. P. J. L'identification et l'appellation des bois de 'Lauan' et de 'Meranti'. *Bois et Forêts des Tropiques*, 121, 1968, p. 35-45.

GREIG-SMITH, P. Notes on the quantitative description of humid tropics vegetation. In: *Ecol. Res. Humid Tropics Veg.*, Proc. Kuching Symposium, p. 227-230. Paris, Unesco, 1965, 376 p.

GREENWAY, P. J. A classification of East African vegetation. *Kirkia*, 9, 1973.

GRUBB, P. J.; LLOYD, J. R.; PENNINGTON, T. D.; WHITMORE, T. C. A comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador. *J. Ecol.*, 51, 1963, p. 567-601.

HALLÉ, F.; LE THOMAS, A.; GAZEL, M. Trois relevés botaniques dans les forêts de Bélinga. Nord-Est du Gabon. *Biologica Gabonica*, vol. 3, n° 3, 1967, p. 3-16.

HEINSDIJK, D. *Interim report to the Government of Brazil on the dry land forests on the Tertiary and Quaternary south of the Amazon River*. Rome, FAO Report no. 1284, 1960.

HUMBERT, H.; COURS DARNE, G. *Notice de la Carte de Madagascar, au 1/1 000 000*. CNRS/ORSTOM. Carte Internationale du Tapis végétal, 1965.

HUTTEL, Ch. Recherches sur l'écosystème de la forêt subéquatoriale de basse Côte-d'Ivoire. III. Inventaire et structure de la végétation ligneuse. *La Terre et la Vie*, 1975, p. 178-191.

JONES, E. W. Ecological studies in the rain forest of Southern Nigeria. IV. The plateau forest of the Okomu Forest Reserve. Part 1. The environment, the vegetation types of the forest and the horizontal distribution of species. *J. Ecology*, 43, 1955, p. 564-594.

KEAY, R. W. J. *Vegetation map of Africa south of the tropic of Cancer, 1/1 000 000*. Oxford, Unesco/AETFAT, 1959.

KNAPP, R. *Die Vegetation von Nord und Mittelamerika*. Stuttgart, 1965, 373 p.

——. *Die Vegetation von Afrika*. Stuttgart, 1973, 626 p.

KOECHLIN, J., GUILLAUMET, J. L., MORAT, Ph. *Flore et végétation de Madagascar*. Vaduz, Cramer éd., 1974, 687 p., 187 ill.

LANJOUW, J. *Index Herbariorum (A guide to the location and contents of the World's public Herbaria)*. Lanjouw, J.; Stafleu, F. A. *The Herbaria of the World*. Part 1. IUBS/Unesco; Utrecht (106 Lange Nieuwstraat), The International Bureau of Plant Taxonomy and Nomenclature, 1964.

LEBRUN, J.; GILBERT, G. *Une classification écologique des forêts du Congo*. Publ. INEAC (Bruxelles), Sér. sci., n° 63, 1954, 89 p.

LEONARD, J. Statistiques des progrès accomplis en 21 ans dans la connaissance de la flore phanérogamique africaine et malgache (1953-1973), *Boissiera*, 24, 1975, p. 15-19.

LETOUZEY, R. *Étude phytogéographique du Cameroun*. Paris, Lechevalier (Encyclopédie Biologique 69), 1968, 508 p.

——. Flore du Cameroun. *Boissiera* (Genève), 24, 1976, p. 571-573.

LOWE-MCCONNELL, R. H. Speciation in tropical environments. *Biol. J. Linn. Soc.*, 1, 1969, p. 97-133 (Van Steenis, C. G. G. J.), p. 135-148 (Hedberg, O.), p. 149-153 (Richards, P. W.).

MACARTHUR, R. H.; WILSON, E. O. *The theory of island biogeography*. Princeton, N. J., Princeton University Press, 1967, 203 p.

MANGENOT, G. Étude sur les forêts des plaines et plateaux de la Côte d'Ivoire. *Études éburnéennes*, 4, 1955, p. 5-81.

——, Données élémentaires sur l'angiospermie. *Ann. Univ. Abidjan*, Série E, VI (1), 1973, 254 p.

MEGGERS, B. J.; AYENSU, E. S.; DUCKWORTH, W. D. *Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review*. Washington, D.C., Smithsonian Institution, 1973, 350 p.

MELCHIOR, H. *A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien*, II. Berlin, 1964, 666 p.

MILDBRAED, J.; DOMKE, W. Grundzüge der Vegetation des tropischen Kontinental-Afrika. *Willdenowia*, 2, 1966, 253 p.

MONOD, Th. Après Yangambi (1956): notes de phytogéographie africaine. *Bull. IFAN*, vol. 25, sér. A, 2, 1963, p. 594-619.

OBATON, M. *Les lianes ligneuses à structure anormale des forêts denses d'Afrique occidentale*, Masson, Paris, 1960, 220 p.

PERRIER DE LA BATHIE, M. La végétation malgache. *Ann. Mus. Colon. Marseille*, 1921, 268 p.

RAVEN, P. H.; AXELROD, D. I. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Annals Missouri Botanical Garden*, 61, 1974, p. 539-673.

RICHARDS, P. W. *The tropical rain forest: an ecological study*. Cambridge, Cambridge University Press, 1952, 450 p. 4th reprint with corrections, 1972.

ROBBINS, R. G.; WYATT-SMITH, J. Dry land forest formations and forest types in the Malayan Peninsula. *Malayan Forester*, 27, 1964, p. 188-216.

ROLLET, B. *L'architecture des forêts denses humides sempervirentes de plaine*. Nogent-sur-Marne, Centre technique forestier tropical (CTFT), 1974, 298 p.

SCHIMPER, A. F. W.; VON FABER, F. C. *Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage*. 3 ed. Iena, 1935, 2 vol., 1 613 p.

SCHNELL, R. Remarques préliminaires sur quelques problèmes phytogéographiques du Sud-Est asiatique. *Rev. gén. Bot.*, 69, 1962, p. 301-366.

——. *Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. Les problèmes généraux*. 2 vol. Paris, Gauthier-Villars, 1970 et 1971, 500 p., 452 p.

——. *Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. La flore et la végétation de l'Afrique tropicale*. Paris, Gauthier-Villars, 2 vol., 1977, 950 p.

SCHULZ, J. P. *Ecological studies on rain forest in northern Surinam*. Amsterdam, 1960, 267 p.

STEENIS, C. G. G. J. Van. Tropical lowland vegetation : the characteristics of its types and their relation to climate. In : *Proceedings of the Ninth Pacific Science Congress* (1957), vol. 20 (Humid tropics), 1958a, p. 25-37.

TAKEUCHI, M. The structure of the Amazonian vegetation. *J. Fac. Sc. Univ. Tokyo*, Sect. III, Bot. 8, 1961, p. 1–26, 27–35; 1962, p. 279–288, 289–296, 297–304.

TROCHAIN, J. L. Accord interafricain sur la définition des types de végétation de l'Afrique tropicale. *Bull. Inst. Ét. Centrafr.*, 13–14, 1957, p. 56–93.

VAN DER HAMMEN, T. Climatic periodicity and evolution of South American Maestrichtian and Tertiary floras. *Boletín Geológico* (Bogotá), vol. 5, no. 2, 1957, p. 49–91.

VARESCHI, V. Comparación entre selvas neotropicales y paleotropicales en base a su espectro de biotipos. *Acta Botanica Venezuelica*, 3, 1968, p. 239–263.

WALTER, H. *Ecology of tropical and sub-tropical vegetation* (transl. Mueller Dombois, D.). Edinburgh, Oliver and Boyd, 1971, 539 p.

WEBB, L. J. A physiognomic classification of Australian rain forest. *J. Ecol.*, 47, 1959, p. 551–570.

——; TRACEY, J. G.; WILLIAMS, W. T.; LANCE, G. N. Studies in the numerical analysis of complex rain forest communities. I. A comparison of methods applicable to site/species data. *J. Ecol.*, 55, 1967, p. 171–191.

——; ——; ——; ——. Studies in the numerical analysis of complex rain forest communities. II. The problem of species sampling. *J. Ecol.*, 55, 1967, p. 525–538.

WHITE, F. The taxonomic and ecological basis of chorology. In: *Mitt. Bot. München 10, Proceedings 7th plenary Meeting AETFAT* (Munich, 1970), 1971.

WHITMORE, T. C. *Tropical rain forests of the Far East*. Oxford, Clarendon Press, 1975, 278 p., 550 références.

5 Organisation

Définition

Architecture
- Profils
- Distribution du nombre d'arbres par catégories de diamètre
  - Introduction
  - Distribution des diamètres par classes
  - Influence de la pente et de l'altitude
  - Influence de la formation forestière et des types de forêts
  - Conclusions
- Hauteur des arbres et strates
- Houppiers
  - Description
  - Distribution des diamètres des houppiers. Recouvrement
  - Concurrence
  - Disposition des masses foliaires
  - Structure du couvert
- Relation entre les principales dimensions des arbres
  - Diamètre et hauteur
  - Diamètre et diamètre du houppier
- Systèmes radicaux
- Autres caractéristiques morphologiques importantes
  - Contreforts et racines aériennes
  - Types biologiques
  - Lianes
  - Feuilles
- État sanitaire
- Conclusion

Structures
- Structures de diamètres par espèces
- Applications des structures de diamètres
  - Surface terrière
  - Remarques dendrométriques
  - Volumes bruts et volumes commercialement utilisables
  - Biomasse
- Distributions spatiales
  - Distribution des présences et absences par espèce
  - Étude des *runs*
  - Distribution spatiale du nombre de tiges par espèce
- Richesse et diversité floristiques : expression quantitative
  - Richesse floristique
  - Diversité floristique
- Groupements d'espèces
- Conclusions

Conclusion générale : les recherches nécessaires
- Recherches nécessaires
  - Description
  - Architecture
  - Structures
  - Méthodologie

Bibliographie

Définition

Il s'agit d'étudier comment les forêts tropicales fermées sont organisées, c'est-à-dire comment elles sont construites, quelle est leur architecture et leur dynamique et quelles sont les structures et processus sous-jacents présents dans le mélange apparemment anarchique des arbres et des espèces.

Bien qu'on insiste sur les forêts tropicales denses humides sempervirentes de plaine qui sont les plus complexes, les formations suivantes rentrent dans le cadre de l'étude : les forêts denses semi-caducifoliées; les forêts denses sèches; les forêts denses d'altitude; les forêts marécageuses; les forêts-savanes[1] (*heath forests, kerangas, heidewald*); les mangroves.

Sont donc exclues les savanes arborées et arbustives et les forêts caducifoliées ouvertes du type forêt claire à Diptérocarpacées ou la forêt miombo.

Il faut remarquer qu'il n'y a pas de solution de continuité entre les forêts caducifoliées ouvertes et les forêts caducifoliées fermées ; tous les intermédiaires existent, l'ensemble étant désigné par des appellations locales commodes (llanos, miombo, forêt claire, etc.). L'ouverture du couvert s'accompagne d'un développement du tapis herbacé ; sa présence est le critère d'exclusion pour l'étude envisagée.

Il reste beaucoup à faire pour définir d'une manière acceptable les diverses formations tropicales fermées et pour établir des équivalences entre les nomenclatures des différents auteurs (voir chapitre 4). Même au niveau le plus élevé de la hiérarchie des formations forestières tropicales, un effort considérable de systématisation des études phénologiques et cartographiques reste à faire, en Afrique comme ailleurs.

Les études concernant l'organisation des forêts tropicales fermées sont très inégalement avancées. Les mieux connues à cet égard sont les forêts denses de plaine, c'est-à-dire les forêts denses humides sempervirentes et les forêts denses semi-caducifoliées, en partie au moins à cause de leur intérêt commercial. Les nombreux inventaires dont elles ont fait l'objet permettent en effet d'appréhender de manière satisfaisante leur architecture et leurs structures. L'organisation d'une forêt recouvre deux concepts : l'architecture de cette forêt et les structures qui y existent, c'est-à-dire la géométrie du peuplement et les lois qui gouvernent la géométrie et la dynamique de croissance des arbres sur le plan individuel et selon leur espèce.

L'architecture d'une forêt se traduit par un ensemble de rapports de dimensions entre les parties constitutives sans qu'il soit nécessaire de tenir compte des espèces. C'est donc d'abord une étude morphologique. Il semble utile de séparer les principaux types biologiques : arbres et arbrisseaux, lianes, épiphytes, etc. Leur importance relative, leur emplacement dans l'écosystème, sont différents et l'on peut en faire des études séparées. Bien entendu, l'arbre est le type biologique le plus répandu et le plus important par sa biomasse et son rôle édificateur. La méthodologie ne sera pas la même pour chaque type biologique, à cause des dimensions différentes des individus et des difficultés variables liées à la récolte, à la détermination et au levé. On peut distinguer l'architecture globale de la forêt de l'architecture particulière à chaque individu d'une certaine espèce.

L'architecture des espèces tropicales a été étudiée assez tardivement (Corner, 1952 ; Koriba, 1958) et a fait l'objet d'une systématisation récente très intéressante par Hallé et Oldeman (1970) qui distinguent un certain nombre de modèles architecturaux. Leur incidence sur la morphologie des forêts denses ripicoles et de terre ferme a été décrite par Oldeman (1972*b*, 1974) qui pense qu'il existe des niveaux privilégiés de ramifications. L'architecture des arbres est encore trop peu prise en considération dans les flores et les études dendrologiques ; ce n'est que sur des photographies ou sur des profils soignés de forêt (Hallé *et al.*, 1967) que le lecteur étranger au monde tropical peut avoir une idée de l'infinie variété des formes. Ces morphologies individuelles impriment un cachet particulier à la forêt si elle contient des espèces grégaires ; il en résulte un effet bien visible sur photographie aérienne : par exemple, les peuplements de *Gilbertiodendron* et les forêts riveraines à *Guibourtia* d'Afrique et d'une manière générale tous les peuplements paucispécifiques (forêts, sèches denses à *Lagerstroemia*, forêts à *Terminalia-Triplochiton*, forêts marécageuses, (forêts secondaires, mangroves). Dans le cas des forêts denses, la multiplicité des espèces et l'abondance des chablis rend souvent confus l'aspect sur photographie aérienne ; à petite échelle, par exemple au 1/50 000, on ne peut guère espérer utiliser la photographie que pour séparer des faciès de forêts d'après la taille et la densité des houppiers.

Le mot structure a été employé pour désigner des dispositions ou arrangements d'arbres ou d'espèces qui peuvent être décrits par certains modèles mathématiques ; il en est ainsi de la distribution des diamètres à 1,30 m du sol, de la distribution des hauteurs totales, des distributions spatiales d'arbres et d'espèces, de la diversité floristique, des groupements d'espèces. On peut alors parler de structure de diamètres, de structure de hauteurs, de structure de houppiers et de couvert, de structures spatiales, etc, Cette définition correspond à celle de l'architecture de Rollet (1974). Une définition plus complète des structures est donnée plus loin, mais il est clair que c'est la signification biologique des phénomènes exprimés par des formulations mathématiques qui demeure l'objet essentiel des investigations.

Architecture

Plusieurs systèmes d'application générale ont été proposés pour décrire la géométrie ou la structure de la végétation : Tansley et Chipp (1926), Burtt Davy (1938), Richards *et al.*

1. Il ne s'agit en aucun cas d'une mosaïque de forêt et de savane, mais d'une forêt sempervirente de plaine sur podzols profonds, à physionomie particulière (absence de grands arbres, petits diamètres plus ou moins égaux, peu de lianes et de contreforts).

(1940), Dansereau (1951), Van Dillewijn (1957), Addor *et al.* (1970). Le nombre des photographies publiées pour illustrer les travaux sur les forêts tropicales est très grand mais d'intérêt très inégal, les auteurs cédant beaucoup plus à des considérations esthétiques que scientifiques. La méthode de Van Dillewijn complétée par des profils et des inventaires mériterait d'être largement utilisée.

Profils

On a tenté de visualiser l'architecture des forêts tropicales au moyen de transects ou profils. Une revue bibliographique a été faite pour les forêts denses sempervirentes de plaine par Rollet (*1968, 1969, 1974*). On trouvera dans cette révision les principaux styles de représentation correspondant aux divers auteurs.

Les critères de levés varient assez considérablement d'un auteur à l'autre, pour la largeur du profil, la longueur, la hauteur minimale des arbres et arbustes considérés, la plus ou moins grande schématisation du dessin en élévation, la projection du profil sur un plan horizontal où l'on peut noter la position des centres des fûts ou dessiner la projection des contreforts, celle des houppiers, noter les arbres morts sur le sol ; en élévation, on peut distinguer les arbres caducifoliés des arbres sempervirents, le houppier des lianes, certaines familles (en Asie : Diptérocarpacées, Conifères), les tiges de lianes, les épiphytes, on peut dessiner avec plus ou moins de minutie l'aspect des houppiers.

Il en résulte des représentations très différentes, se traduisant par des profils schématiques dans certains pays : Colombie (Smit, 1964), Malaisie (Cousens, 1951 ; Robbins, 1964), Guyana (Fanshawe, 1952), Antilles (Stehlé, 1945, 1946), mais ayant donné naissance également à des profils très élaborés en Afrique, au Gabon en particulier (Hallé *et al.*, 1967), et en Guyane française (Oldeman, 1972*a*) comme dans d'autres régions : Surinam (Lindeman et Moolenaar, 1959), Brunei (Bornéo) (Ashton, 1964).

Certains auteurs font des levés sans largeur définie, simplement pour montrer l'allure des peuplements (Aubréville 1947, 1949). Tous les degrés existent entre les profils les plus simplifiés et les plus élaborés.

Une différence essentielle est introduite par Oldeman (1974) qui lit sur les profils la dynamique du développement forestier en distinguant, selon des critères d'architecture arborescente, des arbres du présent avec un maximum d'expansion, des arbres d'avenir qui ont encore un potentiel d'expansion et des arbres du passé en voie d'élimination. Par ce biais, il devient possible de distinguer graphiquement des surfaces de forêt en croissance, sans arbres du présent, des surfaces couvertes d'une forêt « mûre » dans laquelle les arbres du présent forment des ensembles structuraux à des niveaux déterminés (à ne pas confondre avec les strates), des forêts en déclin. Des phénomènes de développement forestier et de succession forestière peuvent ainsi être mis en lumière.

Les auteurs anglais ont produit de nombreux profils dans un assez grand nombre de pays tropicaux, en suivant les règles recommandées par Burtt Davy (1938) et Richards *et al.* (1940) : largeur du profil 25'' longueur 200', hauteur minimale de tiges dessinées 15'. Il convient de signaler que ce sont Davis et Richards qui, en 1933, ont mis au point cette méthode en Guyana.

La multiplicité des travaux conçus indépendamment a cependant entraîné des représentations assez différentes. Par exemple, pour la largeur des profils, 25' (= 7,6 m), 66' (20 m environ), Cousens (1951) ; 5 m, 10 m, 20 m, ou 30 m en bandes contiguës de 5 ou 10 m ; Oldeman (1972) envisage une largeur variable d'entre le tiers et la moitié de la hauteur moyenne de la forêt ; pour la hauteur, Aubréville (1961) 1 et 3 m, (1947) 1 et 5 m ; 3 m (Takeuchi, 1961, 1962) ; 5 m et subsidiairement 10 et 20 m (Lindeman et Moolenaar, 1959) ; 4 m (Rollet, 1969). Au lieu d'une hauteur minimale des arbres représentés, on a aussi employé un diamètre minimal : 10 cm (Lamprecht et Veillon, 1957) ; 6 pouces de circonférence, soit environ 5 cm de diamètre subsidiairement 2 pieds de circonférence, soit environ 20 cm de diamètre (Holmes, 1958).

Il est rare que les auteurs dessinent strictement les fûts et feuillages qui se trouvent dans le parallélépipède rectangle correspondant au levé, en particulier pour les lianes, les arbres inclinés, les volumes de houppiers.

L'établissement d'un profil, par exemple 10 × 50 m, demande un temps assez long, 4 à 8 jours ou plus selon le degré de précision, le fini du dessin des houppiers et la nécessité de récoltes pour déterminer les espèces. En dépit de cette somme d'efforts, il ne faut pas surestimer la valeur statistique de ces levés à cause de leurs petites surfaces et de la variabilité de la forêt ; on s'aperçoit que deux profils contigus ou voisins peuvent montrer des dispositions de houppiers ou des répartitions de tiges assez différentes. Il semble cependant qu'un profil puisse donner une idée suffisante de la géométrie du peuplement, du remplissage du sous-bois et des caractéristiques morphologiques de la forêt : position des houppiers, abondance relative des tailles des fûts, des types biologiques remarquables (fougères arborescentes, palmiers, conifères, lianes, épiphytes, morphologie des pieds des arbres). La surface totale levée dans le monde sous forme de profils est sans doute inférieure à 30 ha ; c'est une fraction infinitésimale des superficies occupées par les forêts tropicales, ce qui pose donc le problème de représentativité ; on peut penser que la même surface judicieusement répartie dans tous les pays tropicaux et parmi les grandes formations forestières (400 à 500 profils de 1/20 à 1/10 d'hectare) pourrait donner une excellente idée de la réalité.

Cette représentativité prend une autre dimension lorsque le but devient la mise en évidence des processus de développement forestier. La méthode graphique des profils se compare alors étroitement aux techniques microscopiques, la seule différence étant l'échelle spatiale. En effet, si l'on peut étudier une coupe histologique en laboratoire, les dimensions de la forêt sont telles que l'observateur se trouve à l'intérieur de la coupe qu'est le profil forestier. Considérant la forêt comme un tissu, les arbres et les autres organismes peuvent se comparer aux cellules formant ce tissu, tout en obéissant à un ensemble d'interactions tout différent de celui au niveau cellulaire. Le

nombre de profils nécessaires mentionné ci-dessus ne peut donc pas seulement fournir une image réaliste des formations forestières en question. Ces profils comportent en outre des renseignements précieux sur le développement et le fonctionnement de ces forêts, à condition que leur position topographique soit soigneusement choisie. En effet, la méthode des profils est une méthode non-statistique qui se prête surtout à l'étude particulière de certains phénomènes qui ont été déterminés comme essentiels avant d'entreprendre la recherche, tel la secondarisation forestière, la régénération sur chablis ou la disposition spatiale des niches animales.

Si l'on caractérise assez bien par des profils la morphologie des grandes formations forestières tropicales ou encore leurs types architecturaux, il est certain que ce procédé donne une autre image des types de forêts que celle des types distingués d'après la composition floristique. Un coût trop élevé de l'exécution, comme la trop grande schématisation du dessin, doivent être des extrêmes à éviter si l'on veut que les profils conservent leur fonction qui est de représenter avec une précision suffisante la morphologie et l'architecture des principales formations forestières. Les mêmes extrêmes sont d'ailleurs à éviter lors de l'application de méthodes statistiques. Ainsi, les idées de Newman (1954) et de Holdrige *et al.* (1971) sur les profils idéalisés et reconstitués, les simplifications de Dansereau (1951) semblent entraîner une manipulation exagérée des observations et une représentation trop arbitraire de la réalité. Enfin, l'interprétation très poussée d'un profil ou d'un très petit nombre de profils, (Takeuchi 1961, 1962*a*, *b*) risque d'exagérer la signification quantitative des conclusions, nécessairement limitée à l'échantillon.

De nombreux traités généraux de phytogéographie reproduisent des profils provenant de sources variées et souvent simplifiées. Aubréville (1965) a fait dessiner par N. Hallé en perspective cavalière, sept blocs-diagrammes d'une grande valeur suggestive qui se rapportent aux principales grandes formations tropicales : forêts dense humide sempervirente, dense humide semi-caducifoliée, sempervirente de haute altitude, dense sèche caducifoliée, fourré, forêt claire, savane boisée. Francke (1942) avait eu la même idée en ayant recours à des profils seulement. Ces représentations sont très utiles pour traduire les architectures et les rythmes de défoliaison.

Des listes (non exhaustives) de profils ont été établies par formations, et à l'intérieur de chaque formation par pays. Les formations considérées sont : forêts denses sempervirentes de plaine, forêts denses semi-caducifoliées, forêts denses d'altitude, forêts marécageuses, mangroves, *kerangas*. Des profils qui concernent l'Afrique peuvent être trouvés dans les publications des auteurs suivants : Richards (1952, 1963), Aubréville (1947, 1961), Eggeling (1947), Foggie (1947), Louis (1947), Donis (1948), Jones (1955), Germain *et al.* (1956), Keay (1959), Voorhoeve (1964), N. Hallé *et al.* (1967), Huttel (1967), Rollet (1974). Des profils concernant d'autres parties du monde existent dans les publications des auteurs suivants : Davis *et al.* (1933, 1934), Richards (1936, 1939), Brooks (1941), Beard (1942, 1944*b*, 1946, 1949), Stevenson (1942), Nelson-Smith (1945), Stehlé (1945, 1946), Cousens (1951), Fanshawe (1952), Asprey *et al.* (1953), Lamprecht (1954, 1956, 1958, 1964), Lamprecht *et al.* (1957), Holmes (1958), Lindeman *et al.* (1959), Robbins (1959, 1968), Anderson (1961), Burgess (1961), Rodrigues (1961), Takeuchi (1961, 1962), Thai-van-Trung (1962), Veillon (1962), Grubb *et al.* (1963), Ashton (1964), Robbins *et al.* (1964), Smit (1964), Mayo Melendez (1965), Morales (1966), Vega *et al.* (1966), Whitmore (1966), Brünig (1968*a*), Vareschi (1968), Hozumi *et al.* (1969), Fox (1970), Smith (1970), Blasco (1971), Havel (1972), Oldeman (1972, 1974, 1978, 1981), Rollet (1974), F. Hallé *et al.* (1978).

En conclusion, le nombre de profils est encore faible malgré son accroissement rapide actuel. Ces profils de forêts resteront statistiquement peu représentatifs, mais se prêtent à d'autres méthodes de modélisation non statistique. Les différentes représentations ou les styles des auteurs ne sont pas un inconvénient mais plutôt le symptôme d'un enrichissement conceptuel. Il serait cependant souhaitable que des réunions internationales soient organisées dans le but de définir des « règles du jeu » qui garantissent que les données des différents profils restent comparables entre elles, sans entraver les possibilités de développements épistémologiques ultérieurs. Les résultats des profils se limitent à leur propre échelle, qui ne dépasse en général pas l'hectare et le plus souvent reste bien en dessous, avec des longueurs de 50 à 60 m. Sur de telles surfaces on peut, par exemple, distinguer des strates ou ensembles structuraux *sans pouvoir en déduire* la stratification générale du type de forêt en question, à l'échelle de paysages entiers. Pour représenter les formations forestières il sera nécessaire d'avoir recours à d'autres profils beaucoup plus abstraits et schématiques et couvrant de grandes surfaces (cf. F. Hallé *et al.*, 1978, fig. 104 ; Oldeman, 1981).

Distribution du nombre d'arbres par catégories de diamètre

Introduction

Dans tous les inventaires forestiers tropicaux on prend toujours au moins une mesure : le diamètre des arbres. C'est assez compréhensible, car la mesure du diamètre est la plus commode, malgré la difficulté rencontrée quand il y a des contreforts. Toutes les autres mesures sont plus laborieuses : hauteur commerciale au premier défaut ou hauteur sous couronne, hauteur totale, diamètre du fût à différents niveaux, diamètre du houppier. De plus, pour prévoir le volume brut des fûts, le diamètre D à 1,30 m du sol (ou au-dessus des contreforts) est le diamètre le plus important, car il existe une relation étroite entre ce volume et D^2 ou une puissance de D.

Beaucoup d'inventaires sont disponibles où les arbres sont classés par catégories de diamètre. Plusieurs millions d'arbres ont été ainsi mesurés et classés. Cette abondance invite à une analyse approfondie. Naturellement, les unités de mesure, les intervalles de classes, les limites inférieures

de diamètre (ou de circonférence) sont très variés d'un pays à l'autre. De même, il est fréquent qu'on inventorie quelques espèces seulement et qu'on ignore les autres. On n'étudie ici que les inventaires tenant compte de tous les arbres au-dessus d'un certain diamètre. Beaucoup d'inventaires toutes espèces sont disponibles au-dessus de 60 cm de diamètre (ou 6' de circonférence) ou même au-dessus de 40 cm. Beaucoup moins nombreux sont ceux qui commencent à 20 cm. Au-delà, le nombre des espèces est tellement élevé et la difficulté de les reconnaître est si grande que les inventaires précis descendant à 10 cm, 5 cm ou en dessous sont encore très rares et limités à de petites surfaces. Or pour comprendre les phénomènes, il est nécessaire de disposer de grandes collections d'arbres identifiés et mesurés à partir du plus petit diamètre possible; d'où la nécessité de procéder par sous-échantillonnage, compte tenu du nombre rapidement croissant d'individus à mesure qu'on descend dans l'échelle des classes diamétriques.

Dans les inventaires toutes espèces, si l'on choisit le même intervalle de classe de diamètre de 10 cm, on s'aperçoit que le nombre d'individus décroît à peu près de la même manière quand on passe progressivement des classes de gros diamètres aux classes de petits diamètres et que le rapport d'effectifs d'une classe à celle immédiatement supérieure est souvent voisin de 2. Un examen plus attentif des données montre qu'en fait ce rapport ne cesse de croître des gros aux petits diamètres et que le modèle d'une progression géométrique ne peut être conservé si l'on inclut les petits diamètres dans l'étude; d'où la nécessité de chercher d'autres modèles. Cette distribution des diamètres a retenu l'attention des auteurs depuis près d'un siècle et de nombreux essais de représentation mathématique ont été tentés depuis de Liocourt (1898), Huffel (1919-1926), Schaeffer *et al.* (1930), Meyer (1933, 1952), François (1938), Prodan (1949), Le Cacheux (1955), Dawkins (1958), Pierlot (1966), Loetsch *et al.* (1967), Zöhrer (1969), Rollet et Caussinus (1969), Caussinus et Rollet (1979).

L'impression dominante est que les auteurs ont surtout cherché à proposer une représentation mathématique qui rende compte des données; on s'estime satisfait quand l'ajustement des données au modèle théorique est acceptable d'un point de vue strictement statistique et l'on ne se soucie pas de chercher une interprétation biologique des paramètres. C'est probablement Le Cacheux (1955) qui a le premier donné une raison théorique pour le choix d'un modèle exponentiel.

D'autre part, plus on a de données, plus les tests deviennent sensibles et rejettent le modèle testé, de sorte qu'on est amené à perfectionner le modèle, qui à son tour est rejeté quand un supplément de données est disponible. On tâche aussi de mieux appréhender la réalité et de rechercher un modèle par un exercice de virtuosité mathématique. Cette approche de l'ajustement des données ne peut conduire qu'à une impasse et c'est sans doute par des raisonnements sur les phénomènes de concurrence et de croissance, de régénération et de mortalité et probablement aussi par des considérations de propriétés mécaniques des arbres qu'on pourra proposer un modèle satisfaisant du point de vue biologique. La distribution des diamètres toutes espèces n'est qu'une des caractéristiques du peuplement qui reflète une situation d'équilibre et dont on constate l'existence partout où les forêts denses humides sempervirentes sont dans leur état primitif. On traitera ci-après d'autres distributions comme celles des hauteurs totales et des houppiers, des surfaces terrières et de la biomasse. La distribution des diamètres espèce par espèce qui sera traitée plus loin permet de préciser le concept d'équilibre des forêts primitives. Par contre, on ne dispose pas d'un nombre suffisant de mesures de hauteurs pour faire une interprétation similaire espèce par espèce.

Distribution des diamètres par classes

Pour simplifier, on appellera cette distribution « structure totale ». On trouvera un essai d'interprétation de celle-ci dans Rollet (1974) : justification théorique d'un modèle, choix d'un modèle à 1 ou 2 paramètres, modèle de Pareto, qualité de l'ajustement, comparaison des peuplements, influence de la pente et de l'altitude.

On s'aperçoit que plus les surfaces considérées sont grandes et plus la limite inférieure des diamètres choisis est petite, plus un modèle risque d'être rejeté par non-ajustement des fréquences observées. Cela amène à se demander si la méthode des tests n'aboutit pas à une rigueur excessive, en ce qui concerne l'acceptation d'un modèle appliqué à des phénomènes biologiques. Mais cette réflexion ne doit pas empêcher de travailler au perfectionnement des modèles, avec un souci constant de rigueur mathématique et d'adéquation biologique.

Une caractéristique importante révélée par l'étude des structures totales est la variabilité du nombre des tiges à l'intérieur d'une classe de diamètre. Si l'on adopte 1 ha comme taille de parcelle, on s'aperçoit que le nombre de tiges de 10 à 19 cm de diamètre a une distribution en cloche étalée, à l'intérieur d'une même région ; il en est de même pour d'autres régions très éloignées les unes des autres comme le Venezuela (fig. 1), le Brésil, le Kampuchéa, le Gabon, etc.

Quand on considère des classes de diamètre de plus en plus grand, cette distribution devient de moins en moins étalée, puis asymétrique, enfin en L avec beaucoup de parcelles ayant 0 tige. Le phénomène semble général; il traduit, pour une taille donnée de parcelle, la fluctuation dont est affectée la courbe (ou l'histogramme) de la structure totale dans chaque classe de diamètre.

Influence de la pente et de l'altitude

Aucune étude statistique systématique n'a été entreprise. En dehors de l'Afrique, Lamprecht (1954) pense que la structure totale reflète assez bien les conditions de milieu au Venezuela en forêt d'altitude. Heinsdijk (1957), en Amazonie brésilienne, a distingué les forêts d'après leur position topographique (toposéquences) ; les pentes semblent plus riches en petits diamètres et moins riches en gros diamètres que les plateaux. De Milde et Groot (1970) ont distingué en Guyane, divers types de forêts : les forêts sur terrains vallonnés et sur collines élevées ne semblent pas présenter des structures totales très différentes, par

contre, les forêts riveraines et sur terrasses latéritiques ont de plus faibles densités de tiges, en particulier entre 10 et 29 cm de diamètre.

Les différences d'altitude (environ 400 m) du massif de l'Imataca, en Guyane vénézuélienne, semblent trop faibles pour provoquer des différences notables de structure totale. Les pentes fortes ($\geqslant$ 30 %) ont un peu moins de tiges à l'hectare que les pentes moyennes ou faibles (Rollet, 1969). D'après White (1963), le nombre total de tiges à l'hectare augmente quand on passe de 600 à 900 m d'altitude à Porto Rico.

Si l'on aborde maintenant l'Afrique, Pierlot (1966), se fondant sur des inventaires effectués au Zaïre entre 450 et 2 200 m d'altitude, indique qu'il ne semble pas qu'il y ait de gradient bien net des structures totales avec l'altitude. Par contre, dans le sud-ouest du Nigéria, c'est seulement sur des crêtes élevées et étroites que les peuplements sont bas et sans gros diamètres : *ridge forests* de Ray (1971).

A l'inverse, Wyatt-Smith (1960) indique qu'il y a un plus grand nombre de tiges à l'unité de surface sur les crêtes que sur les pentes ou bas de pentes en Malaisie. La tendance à l'augmentation du nombre de tiges en fonction de l'altitude, si elle existe, reste assez faible d'après les données d'Arnot (1934) en Malaisie. A l'inverse, Ashton (1964) montre à Brunei (Bornéo) que les pentes et crêtes de faible altitude sont plus riches en grosses tiges que les vallées et moins riches en petites tiges. Rollet (1974) a observé à Sarawak et à Sabah de fortes densités de grosses tiges, en position de sommets, sur des plateaux très disséqués présentant des différences de 50 à 80 m avec le fond des vallées.

Veillon (1965) semble être un des rares auteurs qui ait eu le souci d'étudier la variation des principales caractéristiques de certains types de forêts non perturbées situées à des altitudes progressivement croissantes (50 parcelles de 0,5 ha échelonnées entre 70 et 3 250 m dans les Andes au Venezuela). Le nombre des arbres de diamètre $\geqslant$ 20 cm par parcelle augmente assez progressivement; il passe de 52 à 138 entre 70 m et 1 590 m, puis il subit quelques fluctuations en passant par un maximum relatif de 123 à 1 940 m; il atteint un maximum absolu de 168 à 2 960 m et tombe brusquement à 71 tiges à 3 250 m.

Influence de la formation forestière et des types de forêts

Les diverses forêts tropicales fermées (mangrove, forêt marécageuse, forêt dense humide sempervirente de plaine et d'altitude, dense humide semi-caducifoliée, forêt dense sèche) se distinguent assez nettement par leur structure totale. La comparaison est facilitée sur graphique en coordonnées semi-logarithmiques : classes de diamètre en coordonnées ordinaires en abscisse, nombre de tiges en coordonnées logarithmiques en ordonnée. On trouvera un tel graphique comparatif dans Rollet (1974). Les droites figuratives des diverses formations rapportées à 100 ha sont assez distinctes tant par leurs pentes que par les effectifs dans les classes extrêmes. L'effectif des petites tiges varie du simple au triple et celui des grosses tiges (par exemple de diamètre $\geqslant$ 100 cm) dans des proportions encore plus importantes. Cette dernière dimension n'est toutefois jamais atteinte, dans le cas de plusieurs formations forestières.

On trouvera des statistiques sur les structures totales des différentes formations dans Rollet (1974, annexes 4 et 5). Pour les mangroves dans Salandy (1964), Mayo Melendez (1965). Pour les forêts marécageuses dans Marshall (1939), Beard (1946*b*, *c*), Anderson (1961), Heygi (1962, 1963*a*, *b*), Redhead (1964) sur 20 acres à Ebué. Pour les forêts semi-caducifoliées et caducifoliées dans Rollet (1952, 1962), Mooney (1961), Lamprecht (1961, 1962), Anon. (1964, 1966). Pour les forêts d'altitude dans Dawkins (1958), Morales (1966), Aubréville (1967), Pereira (1970). Pour les pins tropicaux dans Rollet (1952).

A l'intérieur de chaque formation, certains types de forêts montrent également des différences de structures notables. D'une manière générale, les types de forêts sont encore assez mal étudiés et difficiles à distinguer par leur architecture.

D'après de Milde et Groot (1970), les forêts riveraines, les forêts denses basses sur terrasses latéritiques et les forêts à *Dicymbe* sur sables blancs ont un nombre de tiges de 10 à 29 cm de diamètre qui est égal à la moitié de celui des autres forêts denses de Guyane. Au Zaïre, les forêts à *Brachystegia laurentii* semblent beaucoup plus riches en grosses tiges (diamètre $\geqslant$ 60 cm) que les autres types de forêts denses (Germain et Evrard, 1956, Pierlot, 1966).

Ces accumulations de gros diamètres sont liées aux tempéraments de certaines essences et probablement aussi à l'histoire des peuplements. Burgess (1972) attribue le grégarisme de *Shorea curtisii*, en Malaisie, à une résistance des graines à la sécheresse supérieure à celle des autres espèces, tandis que pour Lee Peng Choong (1967), le nombre élevé des gros *Dryobalanops aromatica* dans les peuplements serait dû à des semences plus abondantes et plus régulières. Naturellement, il faut aussi que les espèces soient très longévives.

Dans le modèle exponentiel avec des classes de 10 cm, la somme des tiges supérieures à un diamètre donné est égale à l'effectif de la classe immédiatement inférieure à ce diamètre (quand la raison de la progression est 1/2). Quand cette raison est plus grande que 1/2, la somme des tiges supérieures à un diamètre donné devient plus grande que l'effectif de la classe immédiatement inférieure : elle est double si $r = 2/3$, triple si $r = 3/4$. Tout se passe comme si la proportion de tiges qui survit d'une classe à la classe immédiatement supérieure était plus grande que 1/2, c'est-à-dire 2/3 ou 3/4. Wyatt-Smith (1963) a donné le détail de nombreux inventaires effectués en Malaisie d'où il ressort nettement que certaines espèces sont en grande partie responsables de ce phénomène d'accumulation de gros diamètres. C'est le cas pour *Dryobalanops aromatica*, *Shorea curtisii*, *S. parviflora*, *S. leprosula*, *S. pauciflora*, *Dipterocarpus cornutus*, *D. Kerii*, *Koompassia* (Wyatt-Smith, 1963, partie 2). Alors que dans les forêts marécageuses on note peu de gros diamètres par rapport à la moyenne des forêts denses de plaine, c'est le contraire pour les forêts collinéennes ou de basse montagne.

Il serait intéressant d'étudier systématiquement les structures totales en relation avec les sols, la position topographique et l'altitude.

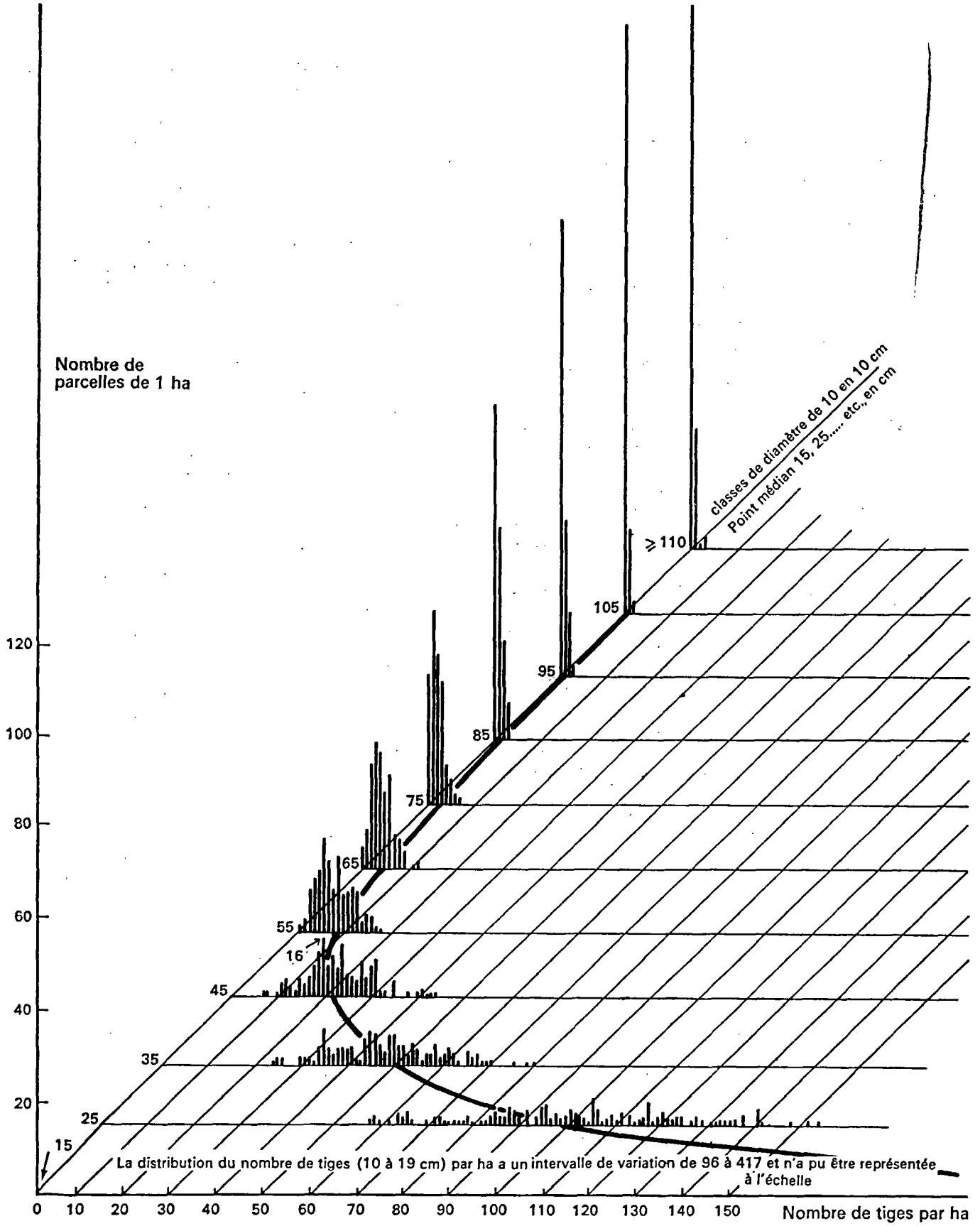


FIG. 1. Structure totale : forêt tropicale humide de plaine (Venezuela, Guyane, Imataca), 151 ha.
Nombre de parcelles de 1 ha ayant 0, 1, 2, ... tiges (toutes espèces) par classes de 10 cm de diamètre (10-19, 20-39, ... 100-109, ⩾ 110).

Conclusions

Un très grand nombre de données sur les structures totales sont disséminées dans la littérature forestière, mais aussi et surtout dans les archives des services forestiers. Une tentative de révision a été faite pour les inventaires de forêt dense humide sempervirente de plaine (toutes espèces de diamètre $\geqslant 20$ cm et éventuellement de diamètre $\geqslant 10$ cm quand cette classe existe). Cette documentation statistique couvre 24 pays tropicaux d'Afrique et d'ailleurs (Rollet, 1974). En fait, on pourrait citer beaucoup d'autres inventaires, mais leurs qualités sont très variables : nombreux sont ceux qui présentent des biais évidents dans les effectifs de classe ou pour lesquels la totalité des arbres (ou des espèces) n'a pas été enregistrée. La grosse difficulté pour la comparaison de tous ces inventaires est leur hétérogénéité de conception : limite inférieure de diamètres différents, intervalles de classe différents, unités de mesure différentes.

Lorsqu'on tente d'établir une structure pantropicale par formation, il faut nécessairement trouver un dénominateur commun à tous ces inventaires et cela conduit généralement à en éliminer un grand nombre. Dawkins (1958) a proposé une structure totale pantropicale pour les forêts denses à partir de 11 inventaires, dont 2 petits. Rollet (1974) a donné la structure totale de 30 parcelles de 1 ha prises dans 24 stations d'Amérique, d'Afrique et d'Asie. Les nombres sont voisins de ceux de Dawkins, mais ne sauraient être considérés comme statistiquement représentatifs. La structure pantropicale donnée par Rollet en 1969 et reproduite en 1974 semble plus satisfaisante.

On imagine naturellement la difficulté qu'on rencontre pour arriver à des moyennes représentatives. Les surfaces inventoriées dans les différents pays sont très inégales ainsi que les intensités d'échantillonnage ; on aboutit alors à la situation assez paradoxale de petits pays pourvus de nombreux inventaires et de grands pays peu et insuffisamment inventoriés. Il s'ensuit des pondérations manifestement erronées si on additionne les effectifs par classes de diamètre et il est alors nécessaire d'accueillir d'une manière critique les structures pantropicales proposées.

Au-dessus de 20 cm de diamètre, les structures totales se présentent de façon nettement exponentielle. Tous les résultats s'écartant assez fortement du modèle exponentiel, en particulier les graphiques en coordonnées semi-logarithmiques présentant une ligne fortement brisée, conduisent à penser que l'inventaire est mauvais et que des biais ont été commis, ou bien que la forêt est très dynamique à la suite d'actions humaines ou d'un accident météorologique ; cette deuxième hypothèse n'exclut pas la première.

Lorsque l'on considère les tiges de diamètre inférieur à 20 cm, le modèle exponentiel ne convient plus ; un graphique semi-logarithmique présente une concavité tournée vers le haut, ce qui signifie que le nombre de tiges croît plus vite que d'après le modèle exponentiel. Cette tendance s'accentue pour les très petits diamètres.

On étudiera plus loin les distributions de diamètre par espèces.

En résumé, la distribution des arbres par classes de diamètre est actuellement la donnée fondamentale pour l'étude statistique des forêts tropicales : c'est la plus accessible et la plus étudiée jusqu'ici. C'est souvent la seule mesure disponible. Son analyse approfondie est rarement faite ; en particulier l'influence des sols, de la topographie et de l'altitude n'a pas été étudiée systématiquement. Elle permet de préciser les effets des principaux facteurs du milieu sur l'architecture des forêts. Une loi de distribution exponentielle ne rend pas suffisamment compte des distributions réelles des arbres par classes de diamètre. Des études sur la concurrence devraient permettre une meilleure formulation des lois théoriques de ces distributions.

Hauteur des arbres et strates

En dehors de l'établissement des profils, peu de mesures de hauteurs totales et de hauteurs de base de houppier ont été faites dans les forêts tropicales. On peut citer pour l'Afrique Richards (1939) sur une petite collection d'arbres au Nigéria et Rollet (1974), dans diverses forêts denses pour les tiges $\geqslant 4$ m de haut.

L'intérêt de la mesure des hauteurs totales et des niveaux de houppiers est pourtant de préciser la répartition des masses foliaires dans les profils par la distribution spatiale de plusieurs dimensions remarquables des arbres : hauteur totale, hauteur sous couronne, et différence de ces deux mesures, c'est-à-dire diamètres verticaux des houppiers.

On a longtemps voulu voir dans les forêts denses humides sempervirentes une disposition en strates des masses foliaires, à l'instar de ce qui est traditionnellement décrit dans les forêts tempérées boréales sous les noms de strates herbacée, arbustive et arborée. Olberg (1952-1953) a proposé des classes de hauteurs pour décrire les forêts tempérées : I, émergents ; II, strate supérieure ; III, 75 % de la hauteur moyenne de la strate supérieure ; IV, entre 50 et 75% ; V, entre 25 et 50% VI ; < 25%. Malheureusement, ces opinions se fondent sur peu ou pas de mesures ou encore reposent sur des appréciations visuelles. Les opinions divergent en ce qui concerne le Continent africain, comme cela est d'ailleurs le cas pour les autres Continents. En ce qui concerne l'Afrique, Gérard (1960) a distingué 5 strates dans les forêts à *Gilbertiodendron* du Zaïre, mais on pourrait, d'après cet auteur, aussi bien parler de 2 strates : la strate arbustive et les deux strates arborées réunies ; il signale une strate arborée peu encombrée, créant une discontinuité à environ 10 m du sol. Taylor (1960) reconnaît 4 strates dans les forêts denses du Ghana (qui englobent probablement les forêts sempervirentes et les forêts semi-caducifoliées) : moins de 6′ de haut, entre 6′ et 60′, jusqu'à 130′ et enfin les émergents jusqu'à 200′.

Oldeman (1974) constate la présence de couches horizontales sur certains profils guyanais. Ces couches ne sont pas des strates puisqu'elles ne contiennent pas tous les arbres à un certain niveau, mais ne se définissent que par les arbres du présent qui, d'après leur propre architecture ont atteint leur expansion maximale. Les arbres du passé, sénescents ou cassés, perturbent ces couches et

les arbres d'avenir, avec un développement ultérieur potentiel, les subissent. Cet auteur appelle « ensembles structuraux » les couches à des niveaux différents contenant les houppiers du présent.

En 1981, Oldeman précise que les ensembles structuraux sont présents dans des unités de régénération naturelle, lorsque ces unités atteignent leur stade de maturité. Pendant leur croissance, il n'y a pas encore d'architecture en couches, pendant leur sénescence il n'y en a plus. Des données tropicales sur lesquelles se base ce modèle, se trouvent publiés par F. Hallé *et al.* (1978), Kahn (1981), Florence (1981) et autres. Les processus de régénération forestière se déroulant souvent sur de petites surfaces en forêt tropicale sempervirente, cette forêt contient une mosaïque d'unités avec et sans structures horizontales stratifiées. On peut donc dire qu'il existe une certaine stratification en forêt tropicale, mais il est faux de conclure que la forêt tropicale est stratifiée. Les deux conclusions s'appliquent à une échelle différente, respectivement celle de l'unité de régénération et celle de la forêt.

Ainsi, Oldeman établit un trait-d'union entre les auteurs qui pensent en termes de « strates » et d'autres, en moins grand nombre, qui raisonnent à l'échelle de la forêt entière et pensent qu'il n'y a pas de strates en forêt dense. Aubréville (1932) en particulier niait la présence de 3 strates dans les forêts de Côte-d'Ivoire.

En tout état de cause, Rollet (1969, 1974) a mesuré tous les individus de hauteur $\geqslant$ 4 m sur 0,5 ha en 10 placeaux en Guyane vénésuélienne et dans 20 stations de 0,25 ha non seulement d'Afrique mais aussi d'Amérique et d'Asie. Dans le premier cas, les mesures ont porté sur environ 1 200 tiges, dans le second sur plus de 15 000 tiges. L'auteur est arrivé à cinq séries de conclusions pour les forêts denses humides sempervirentes de plaine dans leur état primitif :

Hauteurs totales

Les distributions de fréquence des hauteurs totales sont en forme de L très redressé ; quand la classe de hauteur passe progressivement de l'intervalle 48-50 m à l'intervalle 4-6 m, l'augmentation du nombre de tiges est plus grand que le laisserait prévoir une distribution exponentielle. D'autre part, les distributions ne sont pas plurimodales. Il y a cependant tendance à la plurimodalité quand on considère de petites surfaces, par exemple moins d'un quart d'hectare, ou des intervalles de classes de hauteurs réduits, par exemple 2 m ou moins et ceci est en accord avec les observations d'Oldeman (1981). Pour des surfaces $\geqslant$ 0,50 ha et des intervalles $\geqslant$ 4 m, on observe des distributions de fréquence régulièrement décroissantes et qui se lissent de plus en plus quand les surfaces considérées augmentent.

Hauteurs sous couronne

Les distributions des hauteurs sous couronne montrent une décroissance régulière des fréquences. On note quelques irrégularités de faible importance qui disparaissent comme précédemment, si l'on groupe plusieurs parcelles ou si l'on prend des intervalles de classes plus larges. On ne peut donc conclure que la base des houppiers occupe certains niveaux privilégiés en considérant la surface forestière totale.

Distribution spatiale des houppiers

Si l'on schématise la position des houppiers par des segments verticaux limités par la base et le sommet de chaque houppier, on s'aperçoit qu'il y a densification progressive de ces segments à mesure qu'on se rapproche du sol, sans qu'il apparaisse de niveaux constamment vides. Abstraction faite de l'échelle, ceci est en accord avec l'interprétation des cimes d'avenir et du présent.

Distribution spatiale de la densité foliaire

Si l'on calcule pour chaque strate horizontale de 2 m les volumes qu'occupent les houppiers — ou du moins des quantités grossièrement proportionnelles — il semble qu'il y ait une valeur maximale de masse foliaire vers 18 à 20 m avec répartition en cloche de part et d'autre de ce niveau. Il y a une certaine analogie avec le fait que ce sont les tiges entre 30 et 40 cm de diamètre (ou entre 35 et 45 cm) qui sont responsables de la valeur modale de la distribution des volumes bruts ou des biomasses par classes de 10 cm de diamètre, considérée sur la surface forestière totale.

Distribution des hauteurs totales dans la régénération

La loi de diminution progressive de la fréquence des individus (toutes espèces réunies) par classes de hauteurs croissantes se maintient pour les tiges inférieures à 4 m de hauteur. Ainsi, on a trouvé les effectifs suivants sur 5 ha par classes de 2 m pour les tiges de hauteur $\geqslant$ 4 m :

Classe de hauteurs (en mètres)	4-5,9	6-7,9	8-9,9	10-11,9	12-13,9
Nombre de tiges	6 315	3 162	1 710	925	687

et sur 0,17 ha par classes de 1 m pour les tiges de hauteur $<$ 4 m :

Classe de hauteurs (en mètres)	$<$ 1	1-1,9	2-2,9	3-3,9
Nombre de tiges	17 113	1 494	582	315

La décroissance des effectifs se maintient dans la tranche $<$ 1 m avec des intervalles de 2 dm :

Classe de hauteurs (en mètres)	1-2,9	3-4,9	5-6,9	7-8,9
Nombre de tiges	10 505	3 831	1 617	862

Toutes ces observations semblent donc montrer que dans la majorité des forêts denses humides sempervirentes de plaine on ne trouve pas d'architecture en strates, mais on a plutôt affaire à une diminution très progressive du nombre de tiges quand la hauteur totale augmente et à une densification maximale du feuillage qui se situerait à une distance du sol sensiblement égale à la moitié des plus grandes hauteurs totales enregistrées. Rappelons que ces conclusions s'appliquent à de grandes surfaces de forêt, et n'ont plus de valeur au niveau de l'unité de régénération, sur une surface réduite.

En outre, on a observé que l'architecture se simplifie quand l'altitude augmente, à la suite de la diminution progressive de la hauteur moyenne. On lit en effet souvent que sous les tropiques les forêts naines et les frutiçaies d'altitude ont respectivement deux et une seule strates. Les températures moyennes étant plus basses qu'en plaine, on a tendance à les rapprocher des forêts tempérées naturelles, mais il semble que ces dernières aient une architecture et un dynamisme qui dépendent beaucoup des espèces, le nombre de celles-ci est en tout cas très limité. Si certaines forêts tempérées primitives ont une architecture naturelle de futaie jardinée avec toutes les classes d'âge et de dimensions sur n'importe quelle petite surface et montrent donc un équilibre qui les rapproche des forêts denses tropicales humides (voir Tregubov, 1941), d'autres présentent plutôt une architecture de futaie, c'est-à-dire une collection d'arbres équiennes et plus ou moins équidimensionnels (courbe de distribution des diamètres et des hauteurs totales en forme de cloche); de plus, ces forêts ont un dynamisme caractérisé par des vagues successives, c'est-à-dire par alternance de dominance d'essences d'ombre et d'essences de lumière (voir forêt de Dobroč en Slovaquie, Leibundgut, 1959). Dans les forêts denses humides sempervirentes, les espèces de lumière sont toujours présentes mais elles sont disséminées; elles font partie intégrante de la forêt, mais elles sont noyées dans la masse des essences d'ombre; elles sont occasionnelles en un point donné, vagabondes ou, pour employer une expression imagée de Van Steenis (1956), elles « nomadisent dans la forêt ».

Pour revenir à l'architecture proprement dite des forêts denses, il semble que le modèle exponentiel proposé plus haut ne s'applique plus dans certaines conditions édaphiques, et, par voie de conséquence, dans le cas de composition floristique spéciale. On a déjà signalé que Gérard (1960) notait un niveau peu encombré à 10 m du sol dans les forêts à *Gilbertiodendron* du Zaïre. Certaines formations périodiquement inondées des forêts riveraines à *Guibourtia demeusei* en République populaire du Congo (Rollet, 1963), sont remarquables par l'absence de sous-bois. Les houppiers semblent alors se concentrer en une seule strate formant un couvert uni sans émergents. On note le même aspect pour les jeunes forêts secondaires où dominent des essences de lumière de port peu élevé, peu longévives et très grégaires, comme *Musanga* et *Cecropia*. Pour ces dernières, Oldeman (1981) postule une surface de régénération minimale assez étendue (voir aussi Florence, 1981, pour le Gabon), de sorte que l'architecture stratifiée caractérisant le développement mature peut être trouvée sur des surfaces beaucoup plus grandes que celles qui caractérisent la forêt primaire, au niveau de l'unité de régénération. Les mécanismes de succession, menant de l'architecture secondarisée monotone vers l'architecture primaire hétérogène, par la fragmentation de grandes unités de régénération en petites, sont parfaitement illustrées dans le récent travail de Kahn (1981), en Côte-d'Ivoire.

A l'inverse de ces exemples à couvert uni, on observe dans divers types de forêt des émergents plus ou moins clairplantés qui dominent nettement la forêt sous-jacente. Des émergents clairplantés dominant une formation basse où les lianes sont très abondantes, caractérisent en effet les forêts denses ouvertes de Côte-d'Ivoire et les forêts claires de la République populaire du Congo (Rollet, 1963). Selon F. Hallé *et al.* (1978), ces émergents seraient, en partie au moins, des traces d'unités de régénération post-pionnières.

En conclusion, le concept de l'architecture stratifiée n'a pas de sens si l'on ne spécifie pas l'échelle à laquelle on travaille, à savoir celle de l'unité de régénération, celle d'une mosaïque de phases de développement ou encore celle d'une mosaïque de phases de développement de divers stades successionnels. Beaucoup d'auteurs se réfèrent à des strates sans avoir fait des mesures. Il est nécessaire, pour préciser davantage le rôle de structures stratifiées, de multiplier les cartes représentant les mosaïques, et à l'intérieur de chaque unité de ces mosaïques, de multiplier les mesures de hauteurs totales et de hauteurs sous couronne. Grâce à de telles analyses on connaîtra mieux la dynamique de croissance et de concurrence en forêt, et il est probable que les données diamétriques y trouveront leur place logique, d'où une signification accrue.

Houppiers

Description

On sait que certaines familles botaniques présentent des systèmes de ramifications remarquables : par exemple, les branches rayonnantes sub-horizontales, plus ou moins fines et nombreuses des Myristicacées, Guttifères, Annonacées ; les houppiers de certaines espèces ont des formes très particulières (Rollet, 1963) : en strates (*Terminalia, Piptadeniastrum, Canthium*), discoïdes (*Autranella congolensis*), en petites boules lâchement disposées (*Erythrophloeum, Entandrophragma* spp., Irvingiacées), houppiers denses (*Lophira, Mangifera*) ou légers (certains *Celtis, Brachystegia nigerica*, nombreuses légumineuses) ; port pleureur (*Fagara, Chlorophora, Cleistopholis, Salix humboldtii*). Letouzey (1969) a donné des schémas de cimes et de ramifications pour quelques espèces africaines. Brünig (1970) mentionne des houppiers sphériques, en forme de disques, de parasol, en chou-fleur, etc. Dawkins (1958 et aussi *in* Uganda Silvicultural Research Plan) a suggéré de décrire les houppiers dans un but sylvicole selon quatre critères : la position pour laquelle on donne une note ou *score* de 5 à 1 selon que l'arbre est émergent dans le couvert supérieur ou inférieur ; le sous-bois supérieur ou infé-

rieur ; la forme, pour laquelle on donne également une note de 5 à 1, *perfect, good, tolerable, poor, very poor* ; les contacts des houppiers et de la surface terrière environnante. Ces idées ont été reprises et développées par Walker (1962) dans l'est du Nigéria pour apprécier avant exploitation l'état de la régénération en espèces intéressantes.

Un système cohérent de description de l'architecture des houppiers selon des critères morphogénétiques stricts a été publié par Hallé et Oldeman (1970) et F. Hallé *et al.* (1978). Leurs critères sont les différentiations des axes : monopodial ou sympodial ; orthotrope ou plagiotrope ; constant ou mixte, proleptique ou sylleptique, etc. Ils distinguent 23 modèles architecturaux, nommés d'après des auteurs ayant contribué à la connaissance de chacun. Il est à souligner que, contrairement à la plupart des auteurs cités ci-dessus qui décrivent la physionomie des cimes, Hallé et Oldeman fournissent une image analytique de l'architecture, image qui est directement liée à la dynamique de croissance des houppiers. De Reffye (1979) a montré que ces modèles peuvent être mathématisés.

Les arbres restent conformes à leur modèle architectural initial pendant leur jeunesse, au moins les Dicotylédones forestiers tropicaux. L'élargissement d'une cime, lorsqu'elle pénètre dans la lumière, ou sa régénération après traumatisation, se produisent par l'édification de nouvelles structures conformes au modèle, à partir de bourgeons, phénomène qui s'appelle la réitération du modèle (Oldeman, 1974). L'analyse des arbres en termes de leur modèle et de sa réitération fournissent les critères pour distinguer au sein d'une unité de régénération forestière des arbres du présent, d'avenir et du passé, mentionnés plus haut. L'analyse des arbres et de la forêt en ces termes a été exposé par Oldeman (1978) et appliquée au Mexique par Torquebiau (1981).

Distribution des diamètres des houppiers. Recouvrement

Ces distributions sont généralement considérées en relation avec celles des diamètres à 1,30 m du sol car l'allure de la distribution est exponentielle, rappelant celle des diamètres à 1,30 m, et des hauteurs totales.

La mesure des houppiers n'est pas commode en raison des formes irrégulières ; on peut prendre pour diamètre la demi-somme de deux diamètres perpendiculaires ; la mesure est en tout cas plus précise sur le terrain que sur photographie en raison des confluences fréquentes et du fait qu'on ne peut observer les sous-bois sur photographie aérienne. A partir de ces données on peut estimer les recouvrements, mais il faut faire des réserves car on ne tient pas compte de la compacité des feuillages ; il faudrait des mesures photométriques ou des photographies hémisphériques. En faisant la somme des surfaces des houppiers assimilés à des cercles, on arrive, pour la Guyane vénézuélienne, à des recouvrements variant autour de 4 fois la surface de la parcelle correspondante pour les tiges de hauteur $\geqslant$ à 4 m et autour de 2,5 fois pour les arbres de diamètre $\geqslant$ 10 cm. Pour la Guyane française, F. Hallé *et al.* (1978) donnent un recouvrement d'environ 3 fois la parcelle par les cimes au-delà de 10 m de haut. Le recouvrement des houppiers est un facteur important puisque la qualité et la quantité de lumière parvenant dans les peuplements aux différents niveaux règlent en grande partie la croissance et la concurrence. Pour mesurer ce recouvrement, plusieurs techniques utilisent la photographie hémisphérique : Anderson (1964), Johnson et Vogel (1967), Chartier *et al.* (1973). Johnson (1970) mesure la lumière transmise dans la partie centrale de la photographie, correspondant à un cône de 90°, il l'appelle *canopy closure index*, pour distinguer cet indice du pourcentage de couvert. D'autres auteurs estiment la partie du ciel occupée par les houppiers sans tenir compte des recouvrements partiels (Emlen, 1967), ou analysent ce même recouvrement global à différents niveaux, par exemple entre 5 et 13 m et à une hauteur du sol supérieure ou égale à 13 m (Desmarais et Vasquez, 1970).

Concurrence

Le phénomène de concurrence est déjà difficile à étudier dans les cas les plus simples : deux ou trois espèces annuelles en présence dont on évalue la production pondérale pour différentes densités. Dans le cas d'une forêt tropicale, la multiplicité des espèces, la quasi-impossibilité d'identifier et de séparer les domaines d'activité des systèmes radicaux, la difficulté d'estimer convenablement les variations de biomasse d'un arbre rendent extrêmement complexe la quantification du phénomène de concurrence.

Les forestiers estiment la concurrence plutôt qualitativement, d'après la proximité des fûts et des houppiers, leur forme et leur état apparent de prospérité. Leibundgut (1956) recommande de tenir compte des hauteurs de houppiers (trois classes : plus de la moitié de la hauteur de l'arbre, entre le quart et la moitié de cette hauteur et moins du quart de celle-ci) et de la vitalité de l'arbre traduite par l'évolution de l'accroissement. Pour les arbres tropicaux, on trouve des critères de vigueur analogues chez Oldeman (1974), F. Hallé *et al.* (1978) ou Ogawa *et al.* (1965). Les propositions de Krajicek *et al.* (1961) pour les forêts nord américaines, sont difficilement transposables aux forêts tropicales à cause de la diversité floristique : ces auteurs constatent une très bonne relation entre le diamètre à 1,30 m et le diamètre du houppier quand l'arbre croît à l'état isolé ; les diverses espèces de feuillus ont des comportements similaires et peuvent être traitées ensemble ; on estime la concurrence entre houppiers en calculant, pour toutes les tiges d'un acre de peuplement fermé, la surface qu'occuperaient ces houppiers si tous les arbres avaient crû à l'état isolé (si l'on trouve 2 acres, le *crown competition factor* est 2). Compte tenu des productions connues, on recherche par des interventions sylvicoles à se rapprocher de la valeur du facteur qui rend cette production optimale.

Disposition des masses foliaires

L'Afrique dispose de peu de données à ce sujet. Mais ailleurs Odum *et al.* (1963) ont émis des doutes sur l'exis-

tence des strates dans une forêt dense de Puerto Rico située à moins de 600 m d'altitude ; en pesant la masse foliaire à différents niveaux, ils ne trouvent pas de concentration de feuillage à des niveaux privilégiés mais ils n'ont pas tenu compte de la surface de régénération. McArthur et Horn (1969) ont proposé d'établir des profils de feuillage, en notant optiquement la hauteur de la feuille la plus basse sur un grand nombre de verticales prises au hasard ; ils relient analytiquement la densité de feuillage entre deux niveaux à la probabilité de rencontrer une feuille entre ces deux niveaux. Rollet (1974) a montré en Guyane vénézuélienne que les masses foliaires se répartissaient grossièrement selon une courbe en cloche, le long d'une verticale avec une densité maximale vers 18 ou 20 m, c'est-à-dire la moitié de la hauteur des arbres les plus hauts, considérés sur de grandes surfaces de forêt contenant une mosaïque de régénération

Structure du couvert

Brünig (1970) a montré, à l'aide d'un exemple pris hors d'Afrique l'intérêt d'étudier l'influence de la structure des couverts sur la réduction de la vitesse du vent et l'augmentation de sa turbulence aux différents niveaux de la forêt, ce qui a une incidence directe sur l'évapotranspiration. La vitesse du vent dans les peuplements est fonction du logarithme de la mesure de la hauteur au-dessus du sol, corrigé par un facteur que l'auteur appelle *canopy roughness* ; ce facteur dépend lui-même des dimensions des houppiers, de leur distribution spatiale (équidistance, hauteurs dont ils émergent au-dessus du couvert inférieur) et probablement aussi de la taille des feuilles. La diffusion de la chaleur dépend aussi beaucoup de la forme des feuilles, de leur taille et de leur orientation.

On pense aussi que l'étude de la morphologie des couverts sur photographie aérienne pourrait préciser la photo-interprétation classique des formations forestières et des types de forêts. Rollet suggère d'interpréter statistiquement les distances de la surface du couvert à un plan de référence (c'est-à-dire en somme d'étudier la réplique de l'image stéréoscopique détaillée du couvert), d'appliquer la théorie des variables régionalisées à la détection de structure dans le couvert (voir Millier *et al.*, 1972) et d'étudier les photographies aériennes en lumière cohérente. Enfin, la morphologie des couverts ainsi que la nature des surfaces foliaires déterminent une absorption et une réflexion sélectives des différentes longueurs d'onde; ce domaine de la télédétection est encore faiblement exploré et devrait permettre une interprétation détaillée des types de forêts tropicales et améliorer la reconnaissance des espèces.

En résumé, si l'étude des houppiers a connu un développement marqué pendant les dernières années, tant avec des méthodes numériques que par des approches géométriques ou morphologiques, il reste encore beaucoup à faire dans ce domaine. Ce sont les houppiers qui sont presque exclusivement observés sur photographies aériennes, qui réfléchissent la lumière d'une manière sélective, freinent le vent, dissipent la chaleur, réévaporent une partie des précipitations. Dans les dendrologies, leur architecture est le plus souvent passée sous silence et ce n'est que récemment qu'elle a commencé à être étudiée d'une façon approfondie (Ogawa *et al.*, 1965 ; Hallé et Oldeman, 1970 ; Oldeman, 1974 ; Hallé *et al.*, 1978 ; Torquebiau, 1981). L'étude de l'architecture et de la dynamique de croissance des couverts forestiers, y compris les structures potentielles, pourra certainement faire progresser et même rénover la prise et l'interprétation des photographies aériennes et fournir la base pour l'interprétation selon l'échelle des phénomènes de la gamme allant de la photographie aérienne à grande échelle jusqu'aux images très globales provenant de la télédétection. L'arrangement des unités de régénération caractérisées par des arbres sénescents, détectables en fausse couleur, par des arbres jeunes en croissance et par des houppiers en pleine expansion, est certainement une caractéristique importante des forêts tropicales.

Relation entre les principales dimensions des arbres

On examine les liaisons qui existent entre les dimensions les plus couramment mesurées sur les arbres : D, diamètre à 1,30 m du sol; H, hauteur totale; et ⌀ diamètre horizontal du houppier.

Les pays africains offrent peu d'exemples illustratifs dans ce domaine, aussi a-t-on fait appel ici à des études significatives et d'application générale d'autres pays.

Diamètre et hauteur

Les fonctions proposées pour $H = f(D)$ sont nombreuses; on donne généralement pour H ou log H des polynômes en D ou log D (Sandrasegaran, 1971). Ogawa *et al.* (1965*b*) ont proposé une équation allométrique généralisée : $1/H = 1/AD^n + 1/H^*$ (dans la pratique, les auteurs reconnaissent que n est voisin de 1; ils considèrent H comme une fonction hyperbolique de D; H^* est la hauteur maximale possible dans les peuplements et A est une constante). Des applications de cette équation ont été faites pour des forêts denses, des forêts semi-décidues et claires à Diptérocarpacées et des graphiques ont été établis en coordonnées bilogarithmiques. Kira et Ogawa (1971) ont établi d'autres graphiques selon la même méthode. Ces auteurs utilisent cette relation pour éviter les mesures difficiles de toutes les hauteurs totales et pour calculer rapidement les biomasses. Les logarithmes des biomasses sont liés linéairement aux logarithmes des quantités D^2H.

Il faut insister sur le fait que les fonctions $H = f(D)$ proposées par Sandrasegaran (1971) sont toutes empiriques, sans justification théorique. Il semble que l'allure du nuage de points (D, H) soit voisine pour toutes les forêts denses primitives (Rollet, 1974, Oldeman, 1972*a*), et même pour les forêts claires à Diptérocarpacées (Ogawa *et al.*, 1965*b*) : c'est un nuage curviligne qui s'évase à mesure que D et H augmentent, mais quand D devient grand (60 cm par exemple), H croît de plus en plus lentement, ce qui est une bonne justification du choix fait par Ogawa *et al.* On peut même dire qu'au-delà d'un certain diamètre les hauteurs totales varient d'une manière indépendante, ce qui a une conséquence dendrométrique impor-

tante. Sur le nuage de points (D, H) en coordonnées ordinaires, on note que les distributions de hauteur pour une classe de diamètre donné sont d'abord en forme de L (exponentielles) pour les petits diamètres, puis évoluent peu à peu vers des distributions en forme de cloche pour les gros diamètres. Inversement, pour une classe de hauteur donnée, on note que les diamètres deviennent de plus en plus variés (très petits et très gros) quand la classe de hauteur augmente. D'une manière générale, pour une classe donnée de diamètre, il existe une gamme variée de hauteurs et réciproquement ; et cela d'autant plus que la classe de diamètre (ou de hauteur) est grande.

Une relation entre D et H qui ne se base pas sur des calculs de régression est la fonction $H = 100.D$ qui, en Guyane, caractérise les arbres conformes à leur modèle architectural (Oldeman, 1972*a*, F. Hallé *et al.*, 1978). Lorsque les arbres se régénèrent après traumatisation, cette relation va devenir $H > 100.D$, et quand leur cime s'étale en arbre du présent (voir ci-dessus), cette relation devient $H < 100.D$, puis $H \ll 100.D$. Ces relations semblent s'appliquer également en forêt-galerie du pays Baoulé en Côte-d'Ivoire. La droite de référence $H = 100.D$ s'applique à tous les arbres Dicotylédones jusqu'ici étudiés (y compris le Hêtre aux Pays-Bas, non publié), mais ni les Monocotylédones, ni les Conifères s'y conforment. Les analyses selon cette optique permettent d'utiliser des variables mesurés chez les arbres, H et D, comme paramètres de la dynamique de croissance forestière au niveau de l'unité de régénération.

Une liste de mesures de hauteurs totales (généralement faites avec les diamètres correspondants) a déjà été donnée. Des informations très importantes ont été recueillies par Heinsdijk (1957-1965), mais seulement pour $D \geqslant 25$ cm.

Diamètre et diamètre du houppier

Paijmans (1951) a mesuré les diamètres des houppiers des émergents dans 5 parcelles de 300 × 300 m, sur photographies aériennes au 1/10 000, et il a établi la relation avec D; le rapport $\varnothing/D$ est voisin de 30. Macabeo (1957), aux Philippines, a étudié la relation entre D et $\varnothing$ sur 200 *Pentacme contorta*, la relation entre $\varnothing$ et la hauteur commerciale et entre $\varnothing$ et le volume commercial. Swellengrebel (1959) a étudié en Guyana la relation ($\varnothing$, D) sur trois petites collections d'arbres (inférieures à 200 individus) correspondant à trois formations (une forêt marécageuse à *Mora excelsa* et deux forêts denses sempervirentes dont un type à *Eperua*) dans le but de prévoir les volumes sur pied sur photographie aérienne à partir de la mesure de $\varnothing$; la liaison est assez bonne, mais la dispersion est forte, surtout pour *Mora*. Heinsdijk (1960*b*) a étudié la relation entre D et $\varnothing$ pour les arbres émergents seulement, sur plus de 27 000 arbres dans 1 200 ha, au sud de l'Amazone entre Belém et Manaus. Le rapport $\varnothing/D$ varie entre 25 et 36 avec des valeurs souvent égales à 33. Il aurait été intéressant de voir si les espèces les plus abondantes ont des comportements distincts. L'établissement de tableaux à double entrée $\varnothing$ et D, à partir des feuilles de comptage conservées à Rio de Janeiro, a permis de constater que les nuages de points ont la même allure que ceux des graphiques (D, H) précédemment décrits. Les distributions marginales de $\varnothing$ sont en forme de cloche asymétrique parce qu'on ne considère que les arbres de diamètre $\geqslant 25$ cm et, parmi ceux-ci, les émergents seulement. Si l'on avait considéré tous les individus à partir d'un petit diamètre, on aurait trouvé une distribution d'allure exponentielle déjà familière.

Une intéressante étude d'ensemble se trouve dans Dawkins (1963) qui mentionne pour les forêts denses humides sempervirentes les résultats de Heinsdijk en Amazonie, de Swellengrebel en Guyana et de Paijmans aux Célèbes. Dans ces études chaque auteur calcule les régressions entre D et $\varnothing$. Dawkins a également traité séparément les résultats pour certaines espèces en forêt dense et en forêt semi-caducifoliée (ex. *Triplochiton* entre 15 et 100 cm). Le coefficient de proportionnalité entre D et $\varnothing$ est assez variable d'une espèce à l'autre, mais la relation est généralement forte. L'auteur suggère qu'elle peut être considérée comme linéaire dans la phase de maturité de l'arbre; pendant la jeunesse, $\varnothing$ augmenterait plus vite que D et moins vite dans la phase de sénescence, ce qui donnerait au nuage de points une allure sigmoïde; si $\varnothing$ et D sont exprimés dans les mêmes unités, le rapport $\varnothing/D$ varie entre 16 et 27 et est souvent voisin de 20.

Francis (1966) a étudié la corrélation entre $\varnothing$ et D sur 197 arbres de la côte orientale de Sabah, en particulier sur des *Shorea*, *Parashorea*, *Dipterocarpus* et *Dryobalanops* ; cette relation est plutôt linéaire, mais il y a une forte dispersion, d'autant plus grande que $\varnothing$ est grand. Rollet (1969) a trouvé en Guyane vénézuélienne des rapports $\varnothing/D$ variant entre 13 et 18 sur 1 500 arbres de hauteur $\geqslant 4$ m. La relation est plutôt curviligne et Perez (1970) a analysé la relation entre $\varnothing$ et D sur près de 4 500 arbres à Puerto Rico, Dominica et en Thaïlande, dans diverses formations (forêts denses de plaine, de basse montagne, d'altitude, semi-caducifoliée et dense sèche). Sur 29 graphiques en coordonnées bilogarithmiques on observe une relation linéaire assez nette. Enfin, à partir des données Heinsdijk au Brésil, Rollet (1974) a analysé la relation ($\varnothing$, H) sur les émergents ; sur 13 ha d'une région, $\varnothing$ varie en moyenne de 10,7 à 20,0 m quand H varie de 16 à 40 m ; dans une autre région (15 ha étudiés), $\varnothing$ varie de 9 à 23 m quand H varie de 16 à 52 m. Dans le premier cas les plus grands $\varnothing$ ont 34 et 40 m, dans le second il est égal à 28 m ; le maximum fréquent est respectivement égal à 11 et 13 m.

Il est probable que le rapport $\varnothing/D$ varie au cours de la vie de l'arbre comme le rapport H/D mentionné ci-dessus (Rollet, 1974 ; F. Hallé *et al.*, 1978), qu'il dépend de l'espèce et que si toutes les espèces sont prises ensemble, il dépend du type de forêt. Ce rapport est plus petit pour les arbres de sous-étage ; il est aussi plus petit pour les codominants que pour les dominants. L'intérêt pratique d'une relation entre $\varnothing$ et D pour les émergents est de permettre une prévision des volumes de bois (Heinsdijk, 1957, 1958). En fait, comme il est difficile de reconnaître les espèces sur photographie et impossible, au moins en lumière panchromatique ou infra-rouge, de détecter les arbres malades et tarés, les volumes ainsi déterminés ne sont que des estimations grossières.

En résumé, la corrélation entre le diamètre à 1,30 m

du sol et celui des houppiers n'est pas toujours très forte ; le rapport de ces deux variables change au cours de la vie de l'arbre et il est probablement différent d'une espèce à l'autre. L'étude des diamètres des houppiers est peu intéressante du point de vue dendrométrique, au moins quand on veut faire de bonnes prévisions pour les volumes commerciaux. L'allure de leur distribution est exponentielle. La liaison entre le diamètre à 1,30 m et la hauteur totale est curvilinéaire, « en queue de comète ». Le nuage de points et la ligne de régression constituent une bonne représentation synthétique de l'architecture des forêts tropicales, car elles donnent comme distributions marginales celles des diamètres et des hauteurs et la ligne de régression est sans doute caractéristique du peuplement compris dans la mosaïque de régénération entière.

Systèmes radicaux

Ils sont mieux connus en Afrique. Jeník (1971) a donné pour la biomasse des systèmes radicaux un ordre de grandeur dans le cas de la forêt dense du Ghana : 200 tonnes/ha ; Klinge (1973*b*) a publié un tableau comparatif de résultats obtenus au Ghana, en Côte-d'Ivoire, à Trinidad et en Amazonie. Coster (1932, 1935), Louis (1947), Kerfoot (1963), Huttel (1967, 1969), Jeník et Mensah (1967), Mensah et Jeník (1968), Jeník (1971), Kira et Ogawa (1971), Klinge (1973*a*, *b*), Fittkau et Klinge (1973), Leroy-Deval (1973, 1974) ont étudié les systèmes radicaux de certains arbres tropicaux africains.

Jeník (1971) a noté que les types de sols peuvent influer sur la répartition des racines en fonction de la profondeur.

Louis (1947) a dessiné les contreforts et l'enracinement traçant de *Cynometra alexandri* ainsi que l'enracinement pivotant de *Macrolobium* (= *Gilbertiodendron*) *dewevrei*. Gérard (1960) a publié des photographies d'enracinement de gros *Gilbertiodendron dewevrei* sur sol profond, avec pivot principal et nombreux pivots secondaires, tandis qu'en terrain graveleux superficiel les racines sont traçantes et les pivots sont pourris ; de même, *Julbernardia* a des contreforts de formes différentes sur ces deux types de sol : aliformes à 45°-60° dans les sols profonds ; irréguliers, surbaissés, décurrents et rampants dans les sols de faible épaisseur. Rollet (1969) a observé les enracinements d'une trentaine d'espèces en Guyane vénézuélienne, en relation avec la présence des contreforts ; l'absence de pivot semble la règle mais de grands pivots existent chez *Catostemma commune*, des pivots moyens chez *Eschweilera chartacea*, *E. corrugata* et *Parinari rodolphii* tandis qu'*Alexa imperatricis* et *Inga* sp. ont plusieurs petits pivots. Même lorsque le sol est profond, la plupart des espèces présentent des enracinements superficiels. Les chutes d'arbres sont d'ailleurs nombreuses par grand vent et c'est ainsi que lors de cyclones, il se forme de grands chablis qui se transforment en forêts à lianes, lesquelles évoluent très lentement vers le climax.

Les observations sur la morphologie des enracinements pourraient être multipliées à peu de frais à l'occasion de l'ouverture de routes ou de voies ferrées, sur les arbres déracinés par le vent surtout en fin de saison de pluies ou à la suite d'érosion brutale; elles permettraient de mieux comprendre l'influence de la topographie, des sols (engorgement par l'eau, texture et profondeur) et de la pluviosité sur les enracinements.

Autres caractéristiques morphologiques importantes

Contreforts et racines aériennes

Les contreforts représentent une caractéristique morphologique importante des forêts tropicales fermées et l'on peut penser, sans qu'il y ait eu d'études systématiques à ce sujet, que leur fréquence diminue à mesure qu'on s'éloigne de l'équateur; dans la zone tropicale, cette fréquence diminue aussi à mesure que l'altitude augmente.

Une intéressante introduction à l'étude des contreforts existe dans Richards (1952). Les études morphologiques et anatomiques (Chalk et Akpalu, 1963 ; Guéneau, 1973) sont assez nombreuses, mais les études sur les fréquences par espèces, catégories de diamètres, types de forêts, etc., le sont beaucoup moins. On peut examiner la relation entre leur hauteur et le diamètre au-dessus des contreforts ou la largeur au niveau du sol ; Rollet (1969) a signalé les principales références bibliographiques : concernant l'Afrique : Chipp (1922) ; Taylor (1960) pour le Ghana, Letouzey (1969). Certaines dendrologies s'accompagnent d'illustrations sur les contreforts, mais les botanistes ont généralement négligé ce caractère parce qu'il varie beaucoup avec l'âge du sujet et en fonction du sol où pousse l'arbre. Les études quantitatives sont rares : Il faut signaler celle de Lebrun (1936) pour le Zaïre, à côté de Vincent (1960) pour la Malaisie ; Takeuchi (1961) pour l'Amazonie ; Rollet (1969) pour le Venezuela.

Les contreforts ont une incidence pratique importante en dendrométrie : l'estimation des volumes se fait au-dessus des contreforts. Ils gênent les mesures d'accroissement.

Les racines aériennes des arbres sont aussi un trait remarquable des forêts tropicales ; elles sont moins fréquentes que les contreforts en forêt de terre ferme et moins nombreuses dans ces dernières que dans les forêts marécageuses et les mangroves. Dans les forêts de terre ferme, on les rencontre surtout chez les épiphytes. On peut les rencontrer dans des faciès marécageux d'altitude (Beard, 1949 : faciès à *Euterpe-Symphonia-Tovomita*) et aussi dans les forêts naines d'altitude (Stehlé, 1945, 1946 : fourrés à *Clusia*). Elles se rencontrent chez des genres botaniques très différents (Rollet, 1969).

Types biologiques

Le type phanérophyte est évidemment omniprésent; on peut mettre à part les lianes et les palmiers qui, par leur abondance et la diversité de leurs espèces, caractérisent nettement certains types de forêts. Puis viennent les épiphytes, et loin derrière les chaméphytes et les géophytes. Les thérophytes sont assez rares. La classification de Raunkiaer a été revue et adaptée pour les régions tropicales : Richards *et al.* (1940),

Lebrun (1947, 1964), Aubréville (1963), Vareschi (1966, 1968) et Mangenot (1969).

La distinction des types biologiques d'une forêt ou spectre biologique brut contribue à la classification des forêts tropicales. De nombreuses études concernant les forêts denses en Afrique ont employé ce concept de type biologique : au Zaïre, Lebrun (1947), Germain et Evrard (1956), Gérard (1960), Evrard (1968) ; en Côte-d'Ivoire, Mangenot (1955), Guillaumet (1967). Les épiphytes ont été étudiés par Hosokawa (cité dans Tixier) et par Tixier (1966). Anderson (1961) et Brünig (1968) ont publié les spectres biologiques pour les forêts marécageuses et forêts-savanes de Sarawak.

Lianes

Les lianes représentent après les arbres le second type biologique important des forêts sempervirentes de plaine. Leur contribution aux strates des semis et des arbrisseaux est beaucoup plus grande qu'à celle des arbres (Rollet, 1969). Il semble en effet qu'à certains stades intermédiaires de croissance, au moment où le port lianescent n'est pas encore affirmé, la proportion des lianes dans l'ensemble des individus passe par un maximum, puis que le type arbre l'emporte définitivement au point de vue numérique.

En établissant la distribution des diamètres par espèces de lianes, on s'aperçoit que les lianes n'ont pas nécessairement un comportement d'espèces de lumière. On y trouve tous les types de distribution de diamètres mentionnés pour les arbres; elles n'ont donc pas un comportement très différent des arbres du point de vue de la régénération et du tempérament.

De nombreuses espèces de lianes sont très bien armées et potentiellement très importantes dans une certaine phase de développement. Si l'équilibre des forêts n'est pas troublé, elles sont moins favorisées que les arbres, la sélection est chez elles plus sévère et, par suite, leur nombre décroît rapidement quand le diamètre augmente. Par contre, si des accidents météorologiques provoquent la formation de chablis, on peut assister au développement prodigieux d'un fourré de lianes qui subsiste longtemps et qui évolue lentement vers la reconstitution d'une forêt. Il semble aussi que certains sols superficiels favorisent le développement des lianes, les arbres restant clairplantés (*liane forest* du Suriname, Lindeman et Moolenaar, 1959).

On sait que dans le mode de régénération par coupes progressives tropicales et les variantes de cette technique sylvicole (voir chapitre 20), on pratique une ouverture progressive du couvert par empoisonnement des arbres indésirables et des lianes; une trop forte ouverture peut alors induire un développement excessif des lianes.

Les comportements des lianes, autrement dit leur stratégie biologique, ont été étudiés par Caballé (1980) au Gabon, tandis que Cremers (1973, 1974) a étudié leur architecture végétative en Afrique tropicale. Hladik (1974) les a compris dans ses recherches sur la vie des Primates en forêt gabonaise.

Leur régénération par semis se fait selon les mêmes principes que chez les diverses plantes autoportantes, allant des herbes aux arbres. Il en existe qui ensuite se font porter en haut sur des arbres en croissance et d'autres qui grimpent vers le haut en envahissant des cimes ou qui montent le long des troncs à l'aide de racines adventices. Les espèces longévives, ligneuses montrent souvent une régénération végétative abondante à partir de la souche ou par automarcottage. Tout un « rideau » de lianes entourant un chablis peut être le résultat de l'expansion d'un seul individu.

Hladik (1974) au Gabon, et Van Roosmalen (1980) au Surinam ont établi l'importance des lianes dans les relations entre Primates et plantes forestières. Au Surinam, sur 207 espèces mangées par le Couatta (*Ateles paniscus paniscus*), plus de 50 sont des lianes.

Parmi les espèces de lianes, quelques-unes sont nettement dominantes dans certaines régions (*Bauhinia guianensis*, par exemple, en forêt dense de Guyane vénézuélienne). De nombreuses espèces sont hygrophiles et sont situées en particulier en bordure des rivières. Les lianes dépassent rarement 50 cm de diamètre.

En forêt dense de terre ferme, leur répartition spatiale suit le modèle poissonien pour des parcelles de petite taille, par exemple les lianes de diamètre $\geqslant$ 10 cm dans des parcelles de 1/8 ha. Il y a parfois un léger grégarisme qui peut être testé par une analyse systématique de l'influence de la taille des parcelles. Avant de prendre le port lianescent, les lianes semblent suivre un modèle exponentiel quant à la distribution de leurs hauteurs. Ultérieurement, il en est de même pour les diamètres. La mesure des dimensions des lianes autres que leur diamètre (hauteur ou longueur, diamètre des houppiers) est impraticable. La place occupée par les lianes en poids de feuilles dans les houppiers a été estimée à 10 % par Hozumi *et al.* (1969) au Kampuchéa, à un tiers par Ogawa *et al.* (1965) dans le sud de la Thaïlande, mais à plus de 36 % par Hladik (1974) en forêt de basse montagne au Gabon. Dans une forêt dense primitive, la part des lianes dans la biomasse totale est faible ; on trouve des estimations de cette biomasse dans Fittkau et Klinge (1973), Klinge et Rodrigues (1974) : 46 t/ha en Amazonie en poids de matière fraîche pour un total de 687 t/ha.

La concurrence des lianes dans les houppiers d'arbres a été étudiée par Kira et Ogawa (1971). Il semble que parmi les semis, il n'y ait pas de phénomène d'exclusion entre lianes et non-lianes, mais plutôt une vague proportionnalité (Rollet, 1969). Parmi les semis de hauteur < 1 m, il y a environ 1 semis de liane pour 5 semis d'arbres. Ce rapport passe de 1 à 100 pour les tiges de diamètre $\geqslant$ 10 cm en Guyane vénézuélienne.

Feuilles

Les feuilles ne participent que pour une faible part à la biomasse totale. D'après Ogawa *et al.* (1965*a*), elle est de 7,7 à 8,2 t/ha pour une biomasse totale de 320 à 400 t/ha, soit 2 % environ. Mais elles constituent un encombrement caractéristique et jouent un rôle important par leur surface (outre celui lié à l'interception de la lumière et à la photosynthèse) dans l'évapotranspiration, comme écran partiel au vent, aux précipitations et dans les condensations noc-

turnes. Il est donc utile de connaître leur surface développée rapportée à l'hectare, c'est-à-dire *l'indice de surface foliaire* qui est une caractéristique importante de la forêt. D'après Ogawa *et al.* (1965*a*), il varie de 1,6 à 1,8 pour les forêts claires à Diptérocarpacées du Sud-Est asiatique, il est égal à 3,9 pour une forêt de mousson, à 10,8 pour une forêt dense; les sous-bois augmentent cet indice de 1,2 à 4,0, ce qui donne des valeurs comprises entre 3,0 (forêt claire) et 12,3 (forêt dense). Hozumi *et al.* (1969) avancent des nombres beaucoup plus bas.

Raunkiaer (1934) a proposé une échelle de taille pour décrire les feuilles (leptonano-, micro-, méso-, macro-, méga-phylles). Webb (1959) a proposé de distinguer deux sous-catégories parmi les feuilles mésophylles. Vareschi (1968) a voulu voir dans les forêts denses de Bornéo, aux feuilles de même forme et de même surface, les authentiques forêts denses ou forêts eupluviales.

Pour une espèce donnée, la surface des feuilles est très variable (coefficient de variation 25 à 50 %), de même que la densité au cm^2 d'une espèce à l'autre : 0,40 à 2,60 g/cm^2 en Guyane vénézuélienne. Dans la détermination de l'indice foliaire, il faut tenir compte de ces différences de densité pour ne pas biaiser les résultats. Il semble que la distribution des surfaces de toutes les feuilles d'une forêt soit à peu près gausso-normale, sans discontinuité. Toute subdivision en classes, quoique commode, est donc assez arbitraire dans ses limites (Rollet, 1969).

La taille des feuilles en forêt dense a été étudiée en Afrique par Duvigneaud *et al.* (1951) au Zaïre et Richards (1952) au Nigéria.

État sanitaire

L'état sanitaire est important à un double point de vue, car il conditionne la valeur commerciale de la forêt et il caractérise les forêts primitives. Dans les inventaires forestiers, on note généralement pour chaque arbre sa qualité de forme et ses défauts visibles. Il est recommandé d'abattre un petit échantillon pour évaluer les défauts cachés. On peut aussi donner à chaque arbre une note et avoir ainsi, pour la forêt, une représentation plus satisfaisante de son utilisation.

On remarque que plus une forêt est « primitive », plus la proportion d'arbres tarés est forte. Les forêts secondaires sont à cet égard généralement plus saines. La proportion d'arbres tarés est fortement influencée par le milieu (par exemple les zones marécageuses) et certaines espèces sont plus susceptibles que d'autres à des défauts particuliers.

Conclusion

L'architecture des forêts tropicales fermées, telle qu'elle a été présentée ici, comporte un aspect global, descriptif et statique ainsi qu'un aspect plus détaillé, explicatif et dynamique. En outre, elle a été approchée par des méthodes statistiques et géométriques, les deux étant quantitatives et complémentaires.

L'approche par des moyennes statistiques est globale, car elle concerne de grandes surfaces de forêt, ne distingue pas les espèces et ne tient pas compte de leurs dispositions spatiales particulières. Elle est descriptive, car les formes, représentées par des chiffres, qui participent à l'édification de cette architecture sont décrites et l'on note que certaines de ces dimensions ont des distributions similaires qui se manifestent déjà sur de très petites surfaces, où elles lient la mosaïque de régénération avec l'unité de régénération forestière. Enfin, cette description est statique. Sa valeur réside dans le fait qu'elle ne change pas avec le temps car elle concerne des surfaces si grandes qu'un équilibre est atteint entre les proportions de chaque type et chaque phase d'unité de régénération qui fait partie de la mosaïque. A cette échelle de région forestière ce concept d'équilibre prend toute sa signification quand on analyse la formation espèce par espèce.

On a vu que dans l'expression exponentielle de la distribution des diamètres, des hauteurs et des diamètres de houppier, le facteur temps n'intervient pas. Introduit à un certain moment par des considérations de vitesse de croissance et de mortalité, quand on décrit l'effectif des tiges dans un intervalle donné (de diamètre ou de hauteur) le facteur temps est éliminé parce qu'on écrit que le peuplement est en équilibre, c'est-à-dire que, dans l'intervalle considéré, la variation du nombre de tiges est nulle. Il n'en serait pas de même dans des peuplements en croissance comme les forêts secondaires ou les mangroves à différents stades d'évolution.

Par contre, les modèles géométriques concernent des dessins à l'échelle, successivement au niveau du modèle architectural, de l'arbre réitéré, de l'unité de régénération, de la mosaïque de phases de croissance de telles unités coexistantes en forêt, et de la mosaïque de stades successionnels. Chaque stade plus avancé comporte des unités de régénération plus petites, allant des grandes surfaces des forêts secondaires ou pionnières vers les chablis restreints qui caractérisent les stades ultimes climatiques. Ces modèles sont plus détaillés, car ils vont de la plantule vers la région forestière par une série de niveaux encaissés successifs à abstraction croissante. Ils sont explicatifs, car le niveau inférieur explique le niveau en dessus. Ils sont enfin dynamiques parce que cette explication est formulée en termes de processus de croissance, de développement et de succession.

Il y a grand intérêt à combiner d'une manière approfondie ces deux approches, qui permettent ensemble de saisir les notions pour comprendre l'évolution à partir de forêts secondaires issues de catastrophes naturelles, tremblements de terre ou cyclones, ou de l'action de l'homme, exploitation forestière ou défrichement passager, vers les stades ultimes des forêts denses dont la dynamique est surtout déterminée par l'occurrence, la fréquence et l'architecture des chablis. Ainsi, il deviendra possible de faire la synthèse entre les études des modifications internes incessantes de la forêt et celles qui concernent le résultat global sur une surface suffisante, en termes de nombre d'espèces, biomasse, et distribution de dimensions, qui deviennent alors des moyennes ou distributions

moyennes constantes. Par le biais de la mathématisation des modèles géométriques graphiques (cf. De Reffye, 1979) ; il est à prévoir que les phénomènes de *concurrence*, de *croissance*, de *régénération* et de *mortalité* pourront bientôt être saisis dans le cadre de l'image de la forêt dans sa totalité.

Structures

Le mot structure est devenu dans toutes les langues assez vague en raison des significations très différentes qu'on lui donne. C'est ainsi qu'on l'a employé pour désigner la distribution des fréquences d'arbres par classes de diamètre (Meyer *et al.*, 1943 ; Meyer, 1952 ; Turnbull, 1963 ; White, 1963 ; Rollet, 1969 ; Mervart, 1971) ou la répartition des surfaces terrières par classes de diamètre (Turnbull, 1963), ou encore la répartition de la biomasse entre le bois, les feuilles, les racines, etc. (Golley *et al.*, 1969). Richards (1939) a donné à la structure le sens de la répartition en types biologiques et en strates, puis (1940) celui de l'organisation architecturale de la forêt ; il en est de même pour Takeuchi (1961) et pour Grubb *et al.* (1963). Goldstein *et al.* (1972) emploient le mot structure pour désigner les groupements végétaux ; Brünig (1970) emploie l'expression *stand structure* pour différentes formations forestières de Sarawak dans le sens d'architecture du couvert ; Jones (1945) l'avait fait aussi pour les forêts du Nigéria, en ajoutant l'idée de groupements d'âge. Le mot anglais *pattern*, qui est synonyme de structure au sens où on l'entend ici, a connu une aussi grande variété d'acceptions. La structure désigne toute disposition permanente ou en évolution, générale, non anarchique, d'une population dans laquelle on décèle une organisation si peu marquée soit-elle et pouvant être décrite par un modèle mathématique, une loi statistique de distribution, une classification, un paramètre caractéristique ou un dessin à l'échelle comme dans les flores illustrées. C'est ainsi qu'on pourra parler de structure de diamètres ; de structures de hauteurs totales, de taille de houppier, de couvert ; de structure spatiale globale (structure grégaire, homogène) ; de structures spatiales d'espèces ; de structures de richesse floristique (courbe aire-espèces), de diversité floristique, de groupements d'espèces, de structure équilibrée ou de structure d'une fleur.

De toute façon, on observe dans la végétation forestière tropicale des arrangements préférentiels évidents, par exemple des types biologiques codominants, de groupements d'espèces dus à des biotopes particuliers, des groupements de gros arbres dans certaines positions topographiques ; d'autres arrangements, par contre, nécessitent pour être mis en évidence un traitement approfondi des données.

Structures de diamètres par espèces

On a présenté plus haut les structures de diamètres toutes espèces comprises. Lorsqu'on analyse la distribution des diamètres d'une forêt tropicale pour chacune des espèces constitutives, on s'aperçoit que celles-ci ont des comportements très différents. Si l'on adopte l'intervalle de classe de 10 cm, on peut décider de classer les espèces sur un graphique (classes de diamètre en abscisses et logarithme des effectifs en ordonnées) par rapport à la droite qui représenterait une espèce théorique dont l'effectif doublerait en passant d'une classe de diamètre à celle immédiatement inférieure.

Certaines espèces ont des distributions de diamètres erratiques (fig. 2, type 1) ou en cloche très étalée (fig. 2, type 2) ou encore avec des effectifs peu abondants diminuant très progressivement quand le diamètre augmente, ce qui donne en coordonnées ordinaires des points disposés grossièrement suivant une courbe à pente négative très faible, en distribution dite surbaissée (fig. 2, type 3). D'autres espèces ont presque parfaitement une distribution exponentielle, c'est-à-dire qu'en coordonnées semi-logarithmiques les points figurant les effectifs sont bien alignés, mais avec une pente très variable (fig. 2, type 4) : les fortes pentes correspondent à des essences sans grands diamètres, mais avec des petits diamètres très nombreux (fig. 2, type 5). Enfin, en coordonnées semi-logarithmiques, on peut avoir des espèces pour lesquelles la courbe a une concavité tournée vers le haut (type 6) ou vers le bas (type 7) ; cela signifie que lorsque le diamètre diminue, les effectifs augmentent plus vite qu'en fonction du modèle exponentiel (type 6) ou, au contraire, moins vite (type 7). On relie assez aisément ces divers types de structures à des comportements sylvicoles différents. Ainsi les espèces des types 1, 2 et le plus grand nombre de celles du type 3 sont des espèces de lumière (espèces « nomades » de Van Steenis, 1958). Celles appartenant aux types 4 et 5 sont des espèces d'ombre.

Il existe des espèces qui n'entrent dans aucune des 7 catégories décrites, en particulier celles dont les effectifs présentent un creux relatif pour les moyens diamètres et une accumulation relative pour les gros diamètres. Caussinus *et al.* (1969, 1970) ont proposé une expression générale qui rend compte des sept types de structure par espèces.

Exemples de structures de diamètres par espèce (Guyane vénézuélienne, 155,5 ha).

Nombre d'arbres pour chaque classe de diamètre, pour cinq types de distribution des diamètres (Rollet, 1974)

Type	Diamètre (cm)	10-19	20-29	30-39	40-49	50-59
1	*Tabebuia serratifolia*	3	1	3	3	2
2	*Inga alba*	84	90	105	73	27
3	*Sclerolobium* sp.	49	38	23	24	14
4	*Licania densiflora*	1 632	796	450	237	106
5	*Trichilia schomburgkii*	1 225	140	10	1	

Type	Diamètre (cm)	60-69	70-79	80-89	90-99	⩾ 100
1	*Tabebuia serratifolia*	1	1		3	1
2	*Inga alba*	20	3	5	2	
3	*Sclerolobium* sp.	10	9	4	1	2
4	*Licania densiflora*	33	4			
5	*Trichilia schomburgkii*					

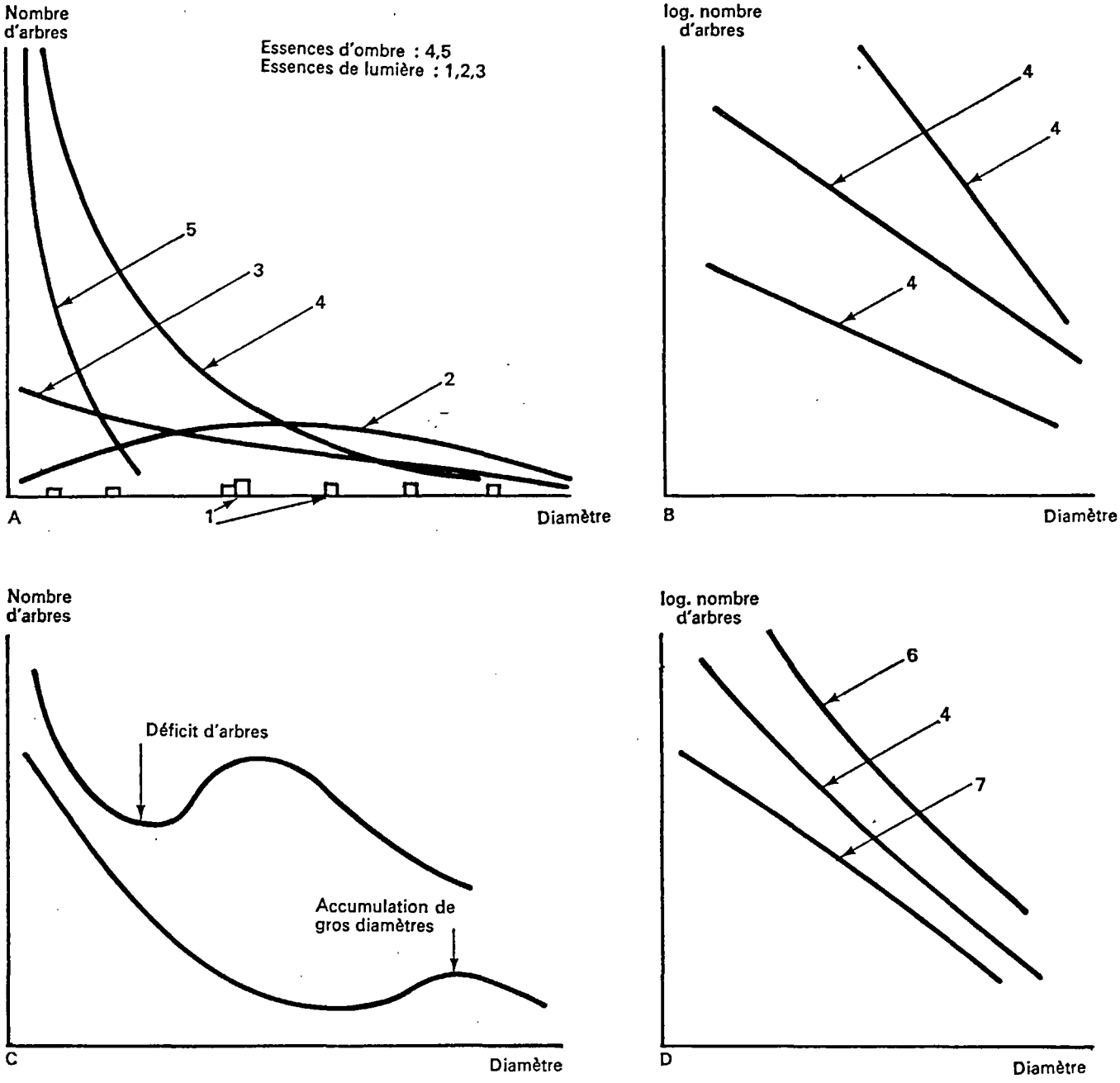


FIG. 2. Relations entre le nombre d'arbres et les classes de diamètre.

A. Les différents types de distribution des arbres par catégories de diamètre reflètent le tempérament des espèces.

B. En coordonnées semi-logarithmiques, les espèces présentant une distribution du type 4 se distinguent par des pentes plus ou moins fortes.

C. Irrégularités dans les histogrammes de distribution dues à l'histoire du peuplement et aux performances de certaines essences.

D. En coordonnées semi-logarithmiques, le modèle exponentiel est représenté par une droite, les distributions réelles s'écartent généralement de ce modèle par leur comportement dans les petits diamètres, car dans ce cas les effectifs sont supérieurs ou inférieurs à la prévision d'une distribution exponentielle.

On peut caractériser ce peuplement par son degré d'équilibre en considérant le rapport du nombre des espèces des types 4, 5, 6, 7 au nombre total d'espèces. On peut exprimer cette proportion en nombre d'espèces, en nombre de tiges correspondant, en surface terrière ou même en volumes ou en biomasse. On obtient ainsi des *coefficients d'équilibre* permettant des comparaisons entre les peuplements : ainsi, un coefficient de 0,75 exprimé en surface terrière représente un peuplement en équilibre.

Applications des structures de diamètres

Surface terrière

La surface terrière d'un peuplement est la surface totale des sections des fûts à 1,30 m de hauteur (ou au-dessus des contreforts) pour une superficie de forêt donnée et à partir d'un diamètre donné. La surface terrière donne une indication sur le degré de remplissage de la forêt. Elle s'exprime généralement par hectare et pour diverses limites inférieures de diamètre, par exemple $\geqslant$ 10 cm, $\geqslant$ 20 cm, $\geqslant$ 40 cm ou $\geqslant$ 60 cm.

Ainsi, en Guyane vénézuélienne, la surface terrière en m²/ha de la forêt dense humide sempervirente est pour ces limites respectivement égale à 23,1, 18,7, 6,9, 3,7 m²/ha. On voit que la moitié environ de la surface terrière des arbres de diamètre $\geqslant$ 10 cm (23,1 : 2 = 11,55 m²/ha) concerne les tiges de diamètre compris entre 20 et 40 cm (18,7 — 6,9 = 11,8 m²/ha).

Exemples de surfaces terrières en m²/ha pour différents peuplements de 10 cm de diamètre et plus, dans l'ordre croissant de ces surfaces terrières :

Forêt marécageuse de Guyana, 15,3 (Hegyi, 1962, 1963);
Forêt dense humide sempervirente au Venezuela, 23,1 (Rollet, 1974);
Mangrove au Venezuela, 23,6 (Salandy, 1964);
Forêt dense humide sempervirente en Malaisie, entre 33 et 41 (Barnard, 1954);
Forêt dense de Côte-d'Ivoire, 32 (au-dessus de 13 cm de diamètre) (Bernhard-Reversat *et al.*, 1975).

Exemples de surfaces terrières en m²/ha pour différents peuplements de 20 cm de diamètre et plus, dans l'ordre croissant de ces surfaces terrières :

Forêt marécageuse de Guyana, 12,3 (Hegyi, 1962, 1963);
Forêt dense humide sempervirente en Guyane vénézuélienne, 18,7 (Rollet, 1974);
Forêt dense d'altitude, 20,0 (Archives, Fac. Ciencas For. Mérida, Venezuela);
Mangrove au Venezuela, Rio San Juan, 22,0 (Salandy, 1964);
Forêt semi-caducifoliée au Kampuchéa, 26,1 (Rollet, 1962);
Forêt marécageuse à *Mora*, Trinidad, 37,6 (Beard, 1946*b*).

Ces moyennes, basées sur de grands échantillons, sont plus intéressantes pour caractériser une région forestière que les valeurs individuelles trouvées pour des parcelles isolées qui se rapportent à une ou deux unités de régénération. Pour Lamprecht (1972), les forêts denses d'altitude ont des surfaces terrières plus grandes que les forêts denses de plaine : 40 à 60 m²/ha au lieu de 30 à 40 m²/ha. Cette généralisation demanderait à être précisée par des inventaires.

La surface terrière se déduit immédiatement de la distribution des arbres par classes de diamètres. Si les points médians des classes de diamètres sont D_1, D_2, D_3, etc., et les effectifs d'arbres correspondants n_1, n_2, n_3, etc., la surface terrière est égale à $\frac{\pi}{4}(n_1D_1^2 + n_2D_2^2 + n_3D_3^2 + \text{etc.})$. La surface terrière des lianes est négligeable mais cette surface n'a pas chez ces plantes la même signification biologique que chez les arbres.

D'après la structure pantropicale calculée dans Rollet (1974), la surface terrière moyenne des arbres de diamètre supérieur ou égal à 20 cm des forêts denses humides sempervirentes de plaine serait voisine de 21 m² (7 m² pour les tiges de diamètre $\geqslant$ 60 cm), alors que Dawkins (1958) a proposé respectivement 28,7 et 13,9 m²; ces derniers nombres semblent un peu forts pour des moyennes.

Les surfaces terrières montrent une forte variabilité, conséquence de la fluctuation dans les distributions de tiges par catégories de diamètre (voir fig. 1). Les nombreuses données rassemblées en annexe par Rollet (1974) permettent de se faire une idée de cette variation, soit entre parcelles d'une région, soit entre régions d'un même pays ou entre pays. Par exemple, au Nigéria, les surfaces terrières pour les tiges supérieures ou égales à 2 pieds de circonférence, soit environ 20 cm de diamètre, varient entre 11,6 et 24,1 m²/ha pour diverses régions de forêts denses de plaine, et entre 4,4 et 12,8 m²/ha pour les tiges de plus de 60 cm de diamètre. La variation est évidemment plus accentuée avec de petites parcelles (cf. Huttel *in* Bernhard-Reversat *et al.*, 1975, en Côte-d'Ivoire).

Le concept de surface terrière en forêt tropicale est assez arbitraire, puisque à cause des contreforts, on mesure les arbres à des hauteurs variables (ainsi, en Guyane vénézuélienne, 40 % des arbres de diamètre $\geqslant$ 40 cm ont des contreforts $\geqslant$ 1,50 m de hauteur). Il est cependant à noter que ces surfaces représentent une mesure de la coupe transversale des troncs, et surtout, par leurs accroissements, une mesure du transport vertical de sève dans le bois jeune. Ici, l'erreur due à la mesure à des niveaux variables est moins gênante.

Si l'on suppose que la distribution des diamètres suit une loi exponentielle (ce qui est à peu près vrai pour un peuplement de diamètre $\geqslant$ 20 cm), on a, pour la distribution des surfaces terrières par classes de diamètres, un modèle en fonction Γ incomplète. L'histogramme de la distribution des surfaces terrières est en forme de cloche asymétrique, avec une queue pour les gros diamètres.

Remarques dendrométriques

Dans l'architecture des peuplements, on a étudié la hauteur totale et la hauteur sous couronne qui semblent varier en fonction du diamètre selon une loi parabolique (ou hyperbolique selon Ogawa *et al.* (1965*b*). Cependant, pour les gros diamètres, par exemple $\geqslant$ 60 cm, on note

une quasi-indépendance entre diamètre et hauteur totale. Cette tendance est beaucoup plus marquée pour les hauteurs au premier défaut (dite commerciale), à partir de 40 cm de diamètre. D'où la possibilité d'estimer les volumes commerciaux bruts (sans correction pour les défauts) en multipliant la surface terrière par une hauteur commerciale moyenne pondérée par un coefficient de forme. Il n'est pas nécessaire de mesurer toutes les hauteurs commerciales et on économise ainsi un temps considérable. De Saint Aubin (1963) a indiqué qu'on pouvait estimer les volumes commerciaux en m^3 de *Aucoumea klaineana*, au Gabon, en multipliant par 10 les surfaces terrières (en m^2/ha). Walker (1964) a montré, pour les forêts sempervirentes et semi-caducifoliées du Nigéria, que les volumes sans écorce de six grandes espèces commerciales étaient assez bien distribuées linéairement en fonction de la surface terrière ; mais les pentes des droites de régression variaient fortement avec l'espèce, dans la proportion 21 (pour *Afzelia*) à 32 (pour *Triplochiton*). Rollet (1967) a indiqué une nette proportionnalité entre surfaces terrières et volumes commerciaux en Guyane vénézuélienne : ce facteur est légèrement inférieur à 10.

Il semble donc que la moyenne des produits de la hauteur commerciale par le coefficient de forme pour chacun des arbres dans une classe de diamètre soit à peu près constante pour les diamètres $\geqslant 40$ cm. A partir de petits échantillons représentatifs, on peut donc arriver à des estimations non biaisées des volumes bruts; mais il est bon de faire de nombreuses vérifications locales.

Volumes bruts et volumes commercialement utilisables

Les volumes commercialement utilisables peuvent être très différents des volumes bruts mesurés, à cause des défauts. On peut assez bien classer les qualités de forme lors des inventaires, mais les défauts cachés et les pertes sur exploitation et en scierie doivent faire l'objet d'enquêtes spéciales. La FAO, les instituts de recherches forestières et divers bureaux d'études ont ressenti l'impérieuse nécessité de conduire les inventaires forestiers de manière à donner pour les volumes utilisables des nombres plus réalistes et surtout plus précis que les volumes bruts.

Il faut remarquer que la définition des espèces commerciales se modifie constamment soit par évolution du goût des consommateurs ou par augmentation de la demande générale, soit par la révélation de nouvelles espèces abondantes, ou à la suite des progrès réalisés dans les diverses techniques d'utilisation (sciage, déroulage, séchage, imprégnation, protection des grumes). De plus, il arrive selon la conjoncture économique, que l'exploitant forestier ne prenne que les toutes premières qualités ou, au contraire, toutes les qualités inférieures, même du bois de grosses branches. On comprend alors combien il est difficile de prévoir la valeur commerciale d'une forêt à court ou à moyen terme. C'est pourquoi un inventaire doit être toujours assez détaillé pour permettre une grande souplesse dans la présentation des résultats.

Une première estimation de la valeur commerciale d'une forêt peut se faire en comptant les grosses tiges à l'hectare ou leur surface terrière ; on procède ensuite à un dénombrement détaillé pour les espèces les plus importantes. Le nombre moyen par ha des grosses tiges (de diamètre $\geqslant 55$ ou 60 cm), toutes espèces réunies, varie du simple à plus du double (12,1 à 26,1) en Afrique. Les surfaces terrières présentent la même variation : 6,3 à 13,9 m^2/ha en Afrique. Les volumes bruts (en m^3/ha) sont égaux à plus de 10 fois les valeurs des surfaces terrières (Rollet, 1974). On trouve de très nombreuses informations sur les volumes bruts et commerciaux dans les rapports d'inventaires réalisés par la FAO et dans le cadre des relations d'assistance bilatérale.

Biomasse

Les mesures de biomasse dans les forêts tropicales fermées d'Afrique sont encore peu nombreuses et intéressent de très petites surfaces, généralement inférieures à 0,25 ha. Grâce au Programme biologique international et à certains instituts scientifiques, quelques études très minutieuses ont été faites en Côte-d'Ivoire (Huttel, 1967).

On a surtout mis au point des méthodologies mais, pour des raisons de temps et de coût, on a rarement prévu des répétitions, c'est-à-dire qu'on ne peut pas avoir une idée sur la variabilité de la biomasse ; comme celle-ci est très fortement liée aux volumes totaux bruts, il est bien évident que c'est une valeur très fluctuante. On ne peut donc fournir que des exemples particuliers.

Les études disponibles révèlent néanmoins l'importance relative des différentes composantes de la biomasse : bois des tiges, écorce, feuilles, fleurs et fruits, litière, racines aériennes, racines souterraines. La mesure du poids de ces dernières n'est pas toujours faite, mais on procède par estimation indirecte. Pour les litières, on doit tenir compte de la périodicité de la chute des feuilles. Diverses techniques d'échantillonnage à l'intérieur d'une petite parcelle ont été proposées par Ogawa *et al.* (1965*a*) et Hozumi *et al.* (1969) pour estimer le matériel ligneux sur pied de la forêt sempervirente, ou pour estimer le poids des feuilles (Heald, 1969). Le poids des feuilles représente une proportion faible de la biomasse totale, celui des fleurs et fruits une part très faible ; il est très inférieur à l'erreur d'échantillonnage qu'on peut commettre sur l'estimation de la biomasse totale.

Dawkins (1959, 1961), d'après des données recueillies à Trinidad, Puerto Rico et en Europe, a fait remarquer qu'on commettait une très faible sous-estimation si l'on excluait le poids des branches de circonférence inférieure à 4 cm et même de diamètre inférieur à 4 cm (0,1 % du volume total). Pour estimer le volume total d'un arbre (écorce comprise), le même auteur a suggéré simplement de multiplier par 0.526 le produit de la surface terrière par la hauteur totale. Il serait cependant utile de faire d'autres mesures, d'étudier l'incidence des espèces et en particulier de tenir compte des densités spécifiques des bois qui sont très variées. Il vaut mieux faire les calculs avec les diamètres mesurés au centimètre et non rapportés à des classes diamétriques de 10 cm, en raison de l'incidence des rares gros arbres éventuellement présents sur le volume d'une petite parcelle.

La distribution des volumes par classes de 5 cm de diamètre est en forme de cloche asymétrique avec une valeur maximale pour la classe 35-39 cm (ou 30-39 cm avec un intervalle de 10 cm) et elle rappelle une fonction Γ incomplète. En effet si l'on admet une relation parabolique entre la hauteur totale H et le diamètre D, la densité de probabilité de la loi de distribution est de la forme $K.H.D^2.e^{-\theta D}$ ou $K'D^4e^{-\theta D}$. On notera que les peuplements sont variables, non seulement du fait de leur surface terrière mais aussi en ce qui concerne la distribution de leur hauteur totale. Sur 20 parcelles de 0,25 ha levées dans 11 pays différents et en utilisant le procédé de Dawkins, on trouve un volume total moyen de 570 m³/ha (tiges de hauteur $\geqslant$ 4 m) avec une erreur de 10,6 % ($P = 0{,}05$). Dans cet exemple, les tiges entre 4 m de hauteur et 5 cm de diamètre représentent moins de 0,5 % du volume $\geqslant$ 10 cm ; les tiges de 10 à 19 cm de diamètre, 9,2% du volume $\geqslant$ 10 cm. L'histogramme de distribution des volumes totaux par parcelle est en forme de cloche (Rollet, 1974).

Distributions spatiales

Il ne s'agit plus d'étudier les peuplements pris globalement sur des grandes surfaces, mais sur de petites surfaces et éventuellement espèce par espèce. On a déjà vu que le nombre d'individus (toutes espèces réunies) par classes de diamètre est conforme à des lois de distribution et présente une variabilité qui dépend de la taille des parcelles, c'est-à-dire le niveau d'intégration. Plus cette taille est petite, plus les distributions tendent à être poissonniennes. Ce phénomène s'accentue si l'on fait l'analyse par espèce soit du nombre d'individus d'une espèce, soit du nombre d'individus d'une espèce dans une classe particulière de diamètre. L'objectif principal est de préciser si les espèces sont grégaires, comment et de combien elles s'écartent de deux modèles extrêmes (la distribution au hasard et la distribution régulière). La meilleure image pour une distribution régulière est celle d'une plantation forestière.

Ces études permettent de préciser le concept d'homogénéité et de grégarisme de la végétation. Par définition, une espèce a une distribution spatiale homogène si elle est distribuée au hasard ; cela signifie que la probabilité de présence dans une parcelle est constante quel que soit le lieu (notion d'homogénéité), que sa présence soit décelée ou non dans la ou les parcelles voisines (absence de grégarisme). Plusieurs approches sont possibles : on peut considérer la présence ou l'absence d'une espèce ou bien le nombre d'individus de cette espèce sur les surfaces unités.

Une fois de plus, l'utilité de combiner les approches probabilistiques et géométriques est ici démontrée, chaque unité de régénération pouvant montrer des distributions spatiales propres sans se conformer à la géométrie imposée par une grille surimposée sur la forêt.

Distribution des présences et absences par espèce. Étude des « runs »

Cette méthode a été employée dans des études quantitatives sur des pelouses en pays tempérés (Dagnelie, 1968). Elle suppose que de longues bandes continues ou de grandes surfaces inventoriées soient disponibles. Pour cette raison cette méthode n'a été que rarement utilisée en forêt tropicale. On quantifie l'homogénéité de la répartition d'une espèce par le nombre de séquences (ou *runs*) de présences ou d'absences. La séquence est une succession continue d'un caractère dans un nombre quelconque de parcelles. Si la présence dans une parcelle est notée par P et l'absence par a, la succession suivante comporte 8 séquences : *PPP aaaaaa Paaa PP aaaa PPPPPP aa.*

Pour chaque espèce, on note le nombre de présences m, le nombre d'absences n et le nombre de séquences U. Si la présence dans une parcelle est indépendante de la présence dans une parcelle voisine, le nombre de séquences U doit être voisin de $\frac{2\,mn}{m+n} + 1$. U fluctue autour de ce nombre avec une variance :

$$\frac{2\,mn\,(2\,mn - n - m)}{(m+n)^2\,(m+n-1)}$$

Une tendance de grégarisme sera caractérisée par une diminution du nombre U de séquences, alors qu'une trop grande valeur de U signifierait une surhomogénéité.

On étudie comment se modifient les conclusions quand on fait varier la taille des parcelles, par groupement de proche en proche. Dans la seule étude disponible de ce type, en Guyane vénézuélienne, le nombre d'espèces (de diamètre $\geqslant$ 10 cm) qui sont distribuées au hasard augmente progressivement quand on passe de la taille 1/8 ha à la taille 1 ha ; pour les parcelles de 1/8 ha, il y a presque autant d'espèces distribuées au hasard que d'espèces non distribuées au hasard ; avec 1 ha, il existe 2 ou 3 fois plus d'espèces distribuées au hasard. On note le même phénomène lorsqu'on considère les arbres de diamètre $\geqslant$ 40 cm. On aboutit donc à la conclusion suivante : pour une superficie donnée de forêt dense humide sempervirente, le nombre relatif d'espèces distribuées au hasard augmente quand la surface des parcelles unités augmente, ou quand la limite inférieure du diamètre considéré augmente (Rollet, 1969). Des calculs similaires devraient être faits en Afrique avant de généraliser cette conclusion. Déjà, ces résultats montrent la nécessité d'une combinaison de telles recherches avec une cartographie de la mosaïque forestière, puisque la grille contenant des parcelles carrées ou rectangulaires escamote davantage les différences architecturales entre les unités de régénération à mesure que ces parcelles s'agrandissent. Par ce biais, on peut comprendre que la conclusion d'une distribution au hasard, c'est-à-dire non structurée, s'appliquera à plus d'espèces à mesure que la grille utilisée coïncide moins avec les structures réelles de régénération, voire les fait disparaître en utilisant des moyennes concernant des surfaces plus grandes.

En utilisant les deux méthodes complémentaires, il deviendra facile de mieux définir la concurrence interspécifique, liée au tempérament des espèces et à leur comportement sylvicole.

Des études de concurrence devraient être en outre entreprises, ce qui permettrait de mieux connaître le comportement sylvicole des espèces.

Distribution spatiale du nombre de tiges par espèce

On utilise successivement plusieurs modèles de distribution (modèle de distribution au hasard de Poisson, modèle de distribution contagieuse de Neyman, 1939, de Thomas, 1946) pour diverses tailles de parcelles et pour des diamètres $\geqslant 10$, $\geqslant 20$, $\geqslant 40$ cm, etc. Il existe cependant des difficultés d'interprétation : les conclusions varient irrégulièrement avec la taille des parcelles et il peut être délicat de préférer un modèle plutôt qu'un autre. Skellam (1952) a montré en effet que des modèles différents pouvaient donner des distributions identiques.

Dans l'expression d'une loi de distribution contagieuse, on utilise deux paramètres à signification simple : le nombre moyen de grappes par unité de surface et le nombre moyen d'individus par grappe. Neyman ainsi que Thomas supposent que les centres des grappes sont distribués au hasard et que le nombre d'individus par grappe est une variable aléatoire obéissant à une distribution de Poisson.

Les études de distributions spatiales sont peu nombreuses en forêts tropicales d'Afrique : Jones (1955) pour une forêt sempervirente du Nigéria ; Jack (1961) pour une forêt semi-caducifoliée du Ghâna pour les arbres de diamètre $\geqslant 90$ cm seulement. Rollet (1969) conclut que les distributions sont rarement poissonniennes : en Guyane vénézuélienne, la distribution de Thomas s'ajuste pour 1/4 à 1/3 des espèces selon la taille de la parcelle ; celle de Neyman pour 1/3 à 1/2 ; celle de Poisson entre 0 et 7 % des cas. Plusieurs milliers de tests ont été effectués sur plus de 200 espèces, pour les tailles 1/16, 1/8, 1/4 et 1 ha et les diamètres $\geqslant 10$, $\geqslant 20$, $\geqslant 40$ cm.

Le modèle de Neyman indique un nombre moyen de grappes par parcelle bien moins lié à sa surface que le modèle de Thomas; ce serait là un argument en faveur de l'adoption de ce dernier modèle, bien qu'un plus faible nombre d'espèces s'y conforme.

En conclusion, les méthodes des *runs* et le test de la loi de Poisson donnent des résultats assez concordants pour accepter ou exclure l'hypothèse d'une distribution au hasard, bien que le test de Poisson soit plus sévère et sans doute plus fin. On constate l'existence d'un certain grégarisme pour un grand nombre d'espèces et il est alors peu justifié de parler d'homogénéité de la forêt sempervirente. D'ailleurs, le fait que les individus d'une même espèce tendent à être grégaires sur des parcelles d'une taille donnée n'implique pas nécessairement que l'espèce apparaisse en bouquets au sens du sylviculteur.

Un exemple de ce phénomène a été mis en lumière dans l'analyse par Oldeman (1978) des cartes de distribution géométrique de certaines espèces au Surinam, relevée par Schultz (1960). Deux de ces espèces présentent un patron de distribution en fer à cheval plus ou moins complet, patron qui coïncide bien avec le microclimat d'un pourtour d'ancien chablis. De telles distributions ont été trouvées également au Gabon par Florence (1981).

En résumé, en l'absence de cartes architecturales de la mosaïque de régénération on peut appréhender la distribution spatiale des arbres (sur le terrain) en étudiant la présence ou l'absence dans les parcelles par la méthode des *runs* ou à partir du nombre d'arbres par parcelle. On réalise ces études pour une surface de parcelle donnée et à partir d'une taille déterminée des arbres (hauteur ou diamètre). Comme il y a beaucoup de distributions théoriques auxquelles on peut comparer les distributions réelles, on imagine le grand nombre de résultats possibles, dont la concordance n'est pas toujours évidente. Le grégarisme ne se traduit pas de la même manière selon la taille des parcelles ; d'où l'idée de synthétiser ces structures particulières par une caractéristique plus générale grâce à la théorie des variables régionalisées.

Ces études sur le grégarisme (ou la non-homogénéité) traduisent les performances individuelles des espèces au point de vue de leur régénération naturelle, ainsi que la concurrence interspécifique. Elles sont peu nombreuses. Cela tient en partie au coût élevé des inventaires et de la cartographie nécessaires à la conduite de ces études. Cependant bon nombre d'inventaires existants se prêteraient à des études partielles, au moins pour les espèces commerciales importantes. Mais la réticence des organisations réalisant ces inventaires à l'égard de ce genre d'analyse jugée trop académique est en grande partie responsable de ces lacunes. Il est pourtant bien évident qu'on ne peut étudier la régénération des forêts tropicales et le comportement des espèces que par des méthodes précises.

Richesse et diversité floristiques : Expression numérique

On examinera ici la richesse et la diversité floristique pour les arbres seulement.

On peut montrer facilement que la composition floristique d'une forêt dense change incessamment quand on prend des surfaces de plus en plus grandes ou de plus en plus petites et quand on considère des diamètres (ou des hauteurs totales) de plus en plus petits. Les espèces présentes sur 1 m² de parterre forestier ont peu de choses en commun avec les arbres de diamètre $\geqslant 40$ cm se trouvant sur l'hectare environnant. Il est donc nécessaire de préciser les surfaces et les tailles des individus et de comparer des surfaces de même ordre de grandeur.

On appelle richesse floristique le nombre total d'espèces présentes sur une surface donnée, quelle que soit la taille des individus (voir chapitre 4). En fait, un inventaire forestier même soigné sous-estime la richesse floristique.

On appelle diversité floristique la manière dont les espèces se répartissent entre les individus présents. A la différence des herbes et des épiphytes, les arbres et arbustes sont généralement bien définis comme individus, bien que les drageons de lianes et de quelques espèces d'arbres puissent être fréquents. Une difficulté tient à la taille très variable des individus alors qu'ils comptent chacun pour une unité dans le calcul (voir aussi Torquebiau, 1979). Cette difficulté se retrouve dans plusieurs autres domaines : pour exprimer la diversité spécifique du plancton, Dickman (1968) montre que certaines espèces de très petite taille peuvent être représentées par un nombre énorme d'individus ; inversement, le volume très dominant de

quelques individus de quelques espèces peut rendre négligeable la contribution des autres espèces. Il est donc délicat de représenter la place d'un individu dans la nature ; d'où différentes manières de pondérer : on fait appel au nombre des individus, à la surface terrière, au volume, à la biomasse ou à une combinaison du nombre d'individus, de leur nombre de présences par parcelle et de leur surface terrière (*importance value index* de Curtis), ou encore à d'autres combinaisons (index de complexité de Holdridge, 1967 ; *indice biotaxonômico* de Vareschi, 1968 ; *erweiterter bedeutungswert-index* de Finol, 1971).

Richesse floristique

La richesse floristique d'une formation peut s'exprimer de plusieurs façons et elle pose des problèmes théoriques intéressants.

Nombre d'espèces sur une surface donnée. Courbe aire-espèces

Une des manières les plus simples d'exprimer la richesse floristique d'une forêt tropicale est de compter le nombre d'espèces parmi les *n* premiers individus rencontrés, parmi les 100 premiers individus pour les forêts savanes de Sarawak (Brünig, 1968) ou un nombre moindre en forêt dense de la Guyane vénézuélienne (Rollet, 1969). Cette méthode est assez artificielle, car ces *n* individus occupent une surface variable et l'on préfère alors rapporter la richesse floristique à une surface donnée. Un très grand nombre d'exemples existent pour de petites surfaces, mais il faut souligner que les difficultés croissent très vite à mesure qu'on veut tenir compte des individus de plus en plus petits, que les indéterminés deviennent vite très nombreux.

On peut citer des exemples de richesse floristique en Afrique, par exemple 230 espèces (toutes plantes) sur 1/10 ha au Cameroun (voir chapitre 4). Pour comparer les richesses floristiques, il faut nécessairement des surfaces inventoriées égales et des limites inférieures de tailles identiques ; d'où l'idée de porter sur un graphique le nombre d'espèces en fonction de la surface étudiée ; la courbe de richesse cumulée ainsi obtenue s'appelle une courbe aire-espèces. Si la limite inférieure de taille considérée est la même, on peut porter les résultats de plusieurs auteurs sur le même graphique, et avoir ainsi une idée de la richesse floristique relative de différentes régions (Ashton, 1964 ; Rollet, 1969). On peut faire la même opération pour différentes limites inférieures de taille (si l'on dispose des données détaillées) pour comparer le plus grand nombre possible de résultats sur une base commune. Si l'on dispose d'une surface où les arbres sont identifiés par espèces (de diamètre $\geqslant 10$ cm par exemple) on peut établir la famille des courbes aire-espèces de diamètre $\geqslant 10$, $\geqslant 20$, $\geqslant 30$, $\geqslant 40$ cm, etc.

Peu de courbes aire-espèces ont été établies pour les forêts tropicales et, sauf rares exceptions, elles l'ont été pour des surfaces assez faibles, 1 à 3 ha en général. Le tableau suivant concerne, en Guyane vénézuélienne, le nombre moyen d'espèces (arbres + lianes) de diamètre $\geqslant 10$ cm en fonction de la surface :

Surface (ha)	1/8	1/4	1/2	1	2	4
Nombre moyen d'espèces	27	42	62	87	117	151
Surface (ha)	8	16	32	64	128	
Nombre moyen d'espèces	194	236	284	355	442	

L'allure des courbes aire-espèces des forêts denses est bien différente de celle des formations tempérées ; les premières sont « à saturation progressive » (Emberger, 1950), tandis que, pour les secondes, on observe une augmentation rapide du nombre d'espèces, qui se ralentit ensuite ou qui même se stabilise. Ce phénomène est particulièrement net pour les tourbières, dont les espèces se trouvent déjà sur une petite surface ; cette végétation « se sature » rapidement, alors qu'en forêt dense l'augmentation est indéfiniment soutenue. Pour les flores pauvres, comme dans le cas des tourbières, il est tentant d'essayer de définir la plus petite surface contenant toutes ou « presque toutes » les espèces importantes ; il s'agit du concept d'aire minimale, qui a donné lieu à de nombreuses publications dont la synthèse et la critique ont été faites respectivement par Goodall (1952) et par Gounot (1961). Ce concept est probablement moins utile en zone tropicale qu'en zone tempérée, au moins pour les formations les plus complexes. On conçoit que les processus de saturation soient différents pour les semis et pour les grands arbres ; il faut donc préciser les hauteurs ou les diamètres minimaux considérés. On aura en outre intérêt à traiter séparément les strates inférieures dites de régénération, compte tenu des dimensions des arbres par rapport à celles des semis. Comme les courbes aire-espèces des semis ne montrent aucune tendance à l'aplatissement, c'est avec la plus grande réserve qu'il faut accueillir les aires minimales suggérées pour la forêt dense humide sempervirente : 100 à 150 m² en Côte-d'Ivoire (Emberger, 1950 ; Mangenot, 1955) ; 100 et 800 m² au Zaïre (Germain et Evrard, 1956) ; 1 100 m² au Zaïre (Gérard, 1960) dans les forêts à *Gilbertiodendron*. Il faut plutôt s'attacher à rechercher l'allure des phénomènes sur de grands échantillons, qu'il convient de multiplier. En conclusion le concept d'aire minimale en forêts tropicales présente beaucoup moins d'intérêt qu'en zones tempérées.

Diverses expressions mathématiques de la courbe aire-espèces ont été proposées. Fisher, Corbet et Williams (1943) ont estimé que le nombre d'espèces était proportionnel au logarithme du nombre d'individus, c'est-à-dire approximativement au logarithme de la surface; Williams (1964) a essayé de généraliser cette hypothèse à de nombreuses populations, en particulier à des populations animales. Preston (1948, 1962) a proposé une loi log-normale de distribution des espèces en fonction du nombre d'individus rangés en classes dont les effectifs sont en progression

géométrique; il en découle que le logarithme du nombre d'espèces croît comme le logarithme de la surface. Or, il semble que le nombre d'espèces croît plus vite que le logarithme de la surface, mais moins vite que d'après une fonction puissance de la surface; en d'autres termes, le modèle d'une courbe aire-espèces paraît intermédiaire entre les modèles de Williams et de Preston. Goodall (1952) et Tüxen (1970) ont réalisé la synthèse de l'abondante littérature sur la courbe aire-espèces. Une formulation probabiliste de cette courbe a été faite par Godron (1970, 1971) et par Poissonet (1971) en supposant les espèces réparties d'une manière aléatoire sur la surface étudiée. Lorsqu'on établit une famille de courbes aire-espèces pour différentes limites inférieures de diamètre ($\geqslant$ 10 cm, $\geqslant$ 20 cm... $\geqslant$ 90 cm, $\geqslant$ 100 cm), on s'aperçoit que les courbes correspondant aux gros diamètres, par exemple $\geqslant$ 90 cm, $\geqslant$ 100 cm, sont très tendues et se rapprochent du modèle idéal, dans lequel chaque unité de surface contient une seule espèce (différente dans chacune des autres unités). Le modèle pour lequel le nombre d'espèces croît proportionnellement à la surface est évidemment représenté par une droite.

Lorsque l'on considère les courbes aire/espèces publiées avec leurs respectifs nuages de points (p. ex. Finol Urdaneta, 1972 ; Holdridge *et al.*, 1971), il est possible d'en dériver une courbe modulée autour de la courbe moyenne de regression. Selon Oldeman (1978), chaque modulation successive correspond à une unité de régénération parcourue, chaque unité ajoutant son propre cortège floristique au total. Koop (1981), travaillant sur ces bases en forêt semi-naturelle en Allemagne, distingue une aire minimale structurelle, surface qui est minimalement nécessaire pour une mosaïque complète contenant toutes les phases de développement de tous les stades successionnels lors d'une dynamique forestière naturelle. Comme Torquebiau (1981), Koop utilise une méthode de transects encaissés, pour que les volumes décroissants referment une population à peu près constante d'arbres, de petits arbres, d'arbustes et d'herbes successivement.

On peut tirer de la famille des courbes aire-espèces le nombre d'espèces en fonction d'une limite inférieure de diamètre, pour une surface donnée (voir le tableau suivant).

Nombre d'espèces d'arbres et de lianes en fonction d'une limite inférieure de diamètre en Guyane vénézuélienne, 128 ha (bande de 25 m × 51,2 km); Rollet (1969)

Diamètre (cm)	$\geqslant$ 100	$\geqslant$ 90	$\geqslant$ 80	$\geqslant$ 70	$\geqslant$ 60
Nombre d'espèces d'arbres et de lianes	24	45	60	98	137
Diamètre (cm)	**$\geqslant$ 50**	**$\geqslant$ 40**	**$\geqslant$ 30**	**$\geqslant$ 20**	**$\geqslant$ 10**
Nombre d'espèces d'arbres et de lianes	167	246	277	343	442

Des résultats comparables peuvent être tirés des inventaires détaillés publiés.

Ce nombre semble varier comme une fonction puissance du diamètre. On peut alors prévoir par extrapolation le nombre d'espèces de diamètre $\geqslant$ 10 cm qu'on aurait trouvé dans un inventaire, connaissant les espèces de diamètre $\geqslant$ 20 cm déjà rencontrées.

Problèmes d'échantillonnage

On n'a pas évoqué la manière dont sont réparties dans l'espace les parcelles utilisées pour établir une courbe aire-espèces. On conçoit que le nombre d'espèces rencontrées sera plus grand lorsque les parcelles seront très éloignées les unes des autres, au lieu d'être toutes contiguës. La distribution non aléatoire des espèces, d'une part, et le mode d'échantillonnage, d'autre part (inventaire exhaustif d'un bloc de terrain, longue bande, grille carrée à maille plus ou moins large), apporteront à la courbe aire-espèces théorique des modifications. Cet aspect est encore peu étudié (Rollet, 1969).

Il convient d'insister sur le fait que très peu de surfaces relativement importantes ont été inventoriées avec soin. Ashton (1964) a donné un exemple à Brunei (Bornéo) où une première surface de 50 acres (environ 20 ha) en zone collinéenne correspond à 420 espèces d'arbres de diamètre $\geqslant$ 10 cm ; une deuxième surface de 50 acres en plaine donne 472 espèces ; l'ensemble des deux surfaces (100 acres) a 760 espèces, ce qui montre une très grande richesse floristique. Dans son inventaire de 128 ha en Guyane vénézuélienne, Rollet (1969) a certainement un peu sous-estimé le nombre d'espèces d'arbres et de lianes de diamètre $\geqslant$ 10 cm (442 espèces).

Diversité floristique

Plusieurs essais de formulation mathématique ont été tentés au sujet de la relation entre le nombre d'espèces et le nombre de tiges qu'elles représentent. Un des plus anciens et certainement le plus simple est le *Mischungsquotient* de Jentsch (1911), cité par Mildbraed (1933); ce coefficient de mélange est le rapport du nombre de tiges au nombre d'espèces. Ce dernier ne veut rien dire si l'on ne précise pas la surface inventoriée et la limite inférieure de taille des plantes; comme il ne cesse d'augmenter quand la surface augmente, il n'a pas grand intérêt. Mildbraed l'a utilisé dans un inventaire de 1 ha en forêt dense dans l'Isla de Macías Nguema Biyogo (Fernando Po).

Beaucoup plus intéressantes sont les tentatives de Fisher *et al.* (1943), de Preston (1948, 1962), de Williams (1964) et l'utilisation de la théorie de l'information. Pidgeon et Ashby (1942) avaient suggéré que le nombre d'espèces n croissait avec la surface a, selon l'expression $n = m \log a + b$, et avaient proposé d'appeler *floristic variation* le coefficient m. A la suite de travaux théoriques de Fisher *et al.* (1943), Williams (1964) a pensé pouvoir généraliser les résultats obtenus dans de nombreuses populations et selon lesquels le nombre d'espèces avec n indi-

vidus est égal à $\frac{\alpha x^n}{n}$, avec x compris entre 0 et 1. Ainsi, le nombre d'espèces ayant 1, 2, 3 ... individus est égal à αx, $\frac{\alpha x^2}{2}$, $\frac{\alpha x^3}{3}$, etc. Le nombre total d'espèces se présente sous forme d'une série qui par sommation donne $\alpha \log\left(1 + \frac{N}{\alpha}\right)$, où N est le nombre total d'individus, α étant une constante appelée *coefficient de diversité floristique*. N/α étant grand devant 1, le nombre d'espèces est proportionnel au logarithme du nombre d'individus, c'est-à-dire pratiquement proportionnel à la surface inventoriée.

Plusieurs auteurs ont calculé α pour diverses forêts tropicales d'Afrique, au Zaïre, et en Côte-d'Ivoire. En fait, l'hypothèse de Williams sous-estime le nombre d'espèces des communautés forestières tropicales. Il y a d'ailleurs des inconvénients pratiques à l'utilisation de la série mentionnée car il peut manquer certains termes, à cause de données non recueillies sur le terrain. D'autre part, quand la taille de l'échantillon augmente, on ne trouve plus d'espèces représentées par un seul individu. L'hypothèse de Preston (1948) ne présente pas ces inconvénients. Il propose en effet, non pas de compter les espèces avec 1, 2, 3 ... individus, mais le nombre d'espèces représentées dans des classes de tiges ou *octaves* en progression géométrique : 1 et 2 tiges, 2 à 4, 4 à 8, 8 à 16, etc. Le nombre d'espèces ainsi groupées aurait une distribution gaussienne. Le nombre d'espèces n existant dans une octave située à R octave du mode n_0 de la distribution serait $n_0.e^{-(aR)^2}$, a étant une constante. Le découpage de Preston en octaves et surtout les corrections qu'il préconise pour les limites des petites octaves sont assez arbitraires. On peut les éviter en utilisant les nombres cumulés d'espèces ayant $\geqslant 1$ tige, $\geqslant 2$ tiges, $\geqslant 4$ tiges, $\geqslant 8$ tiges, $\geqslant 16$ tiges, etc. ; le modèle en cloche devient alors une sigmoïde. En fait, les sigmoïdes obtenues sont asymétriques avec leur moitié supérieure plus tendue et située en dessous de la sigmoïde théorique, ce qui indique un déficit d'espèces dans le troisième quartile des octaves et un excès dans le quatrième quartile (Rollet, 1969).

Ultérieurement, Preston (1962) a proposé une formule qui permet de prévoir la richesse floristique N_{a+b} de deux régions a et b, connaissant leurs richesses floristiques respectives N_a et N_b

$$(N_{a+b})^{1/z} = (N_a)^{1/z} + (N_b)^{1/z};$$

avec z voisin de 0,27. La formule est additive et si l'on considère un nombre p de surfaces égales dont le nombre d'espèces N_{a1}, N_{a2}, ... N_{ap}, fluctue autour d'une valeur moyenne $N_{\bar{a}}$, on a :

$$(N_{pa})^{1/z} = p(N_{\bar{a}})^{1/z}, \text{ d'où } N_{pa} = p^z.N_{\bar{a}},$$

ce qui veut dire que p surfaces égales ont un nombre d'espèces à peu près proportionnel à une fonction puissance de la surface p.

Pour de grandes surfaces, ce modèle semble surestimer le nombre total d'espèces, en particulier quand on extrapole d'une petite à une très grande surface. Cependant, il est plus satisfaisant que le modèle de Williams car on sous-estime en général les espèces, même dans les inventaires soignés ; par conséquent, les prévisions du modèle de Preston, pourvu qu'on n'extrapole pas à de trop grandes surfaces, sont peut-être assez voisines de la réalité.

Ces deux modèles sont des tentatives d'interprétation des diversités floristiques constatées; les hypothèses sur lesquelles ils reposent n'impliquent aucune considération biologique. Sans faire d'hypothèses, on a essayé de traduire la diversité floristique en appliquant à la biologie la théorie de l'information et le concept de quantité moyenne d'information H par individu qui mesure le degré d'incertitude concernant l'identification d'un individu quelconque. A la suite des interprétations de Brillouin (1959), de nombreux biologistes en ont fait des applications dans des domaines variés : plancton, oiseaux, etc.

Avec la notation de Pielou (1966) : N_1 nombre total d'individus de l'espèce 1, N_s celui de l'espèce s, on calcule la quantité

$$H = \frac{1}{N} \log \frac{N!}{N_1!\, N_2! \ldots N_s!}$$

Pielou propose d'apprécier le désordre relatif de la population par le rapport H/H_{max}, où H_{max} mesure le désordre théorique maximal qui a lieu quand les s espèces sont représentées par un nombre égal d'individus Ns. On a alors $H_{max} = \text{Log } s$. Le rapport H/H_{max} semble à peu près indépendant de la surface considérée, alors que H augmente lentement avec la surface. Dans la seule étude disponible, en Guyane vénézuélienne, sur des surfaces variant de 4 à 128 ha, le désordre relatif H/H_{max} est compris entre 76,3 et 78,6 % pour les espèces d'arbres de diamètre $\geqslant 10$ cm. Une étude plus systématique permettra peut-être de constater que H/H_{max} est un coefficient caractéristique pour les différentes forêts tropicales.

Godron (1971) pense que les indices de diversité de Margalef (1957) et de Pielou (1966) ne constituent qu'une première approche; il propose de calculer plusieurs indices d'hétérogénéité « structurale » qui tiennent compte de la position des masses végétales appartenant aux diverses espèces. L'hétérogénéité générale pour chaque espèce sera exprimée par la quantité d'information apportée par la connaissance du nombre de présences E de l'espèce dans S parcelles, soit $\log_2 \frac{2^S - 1}{C_S^E}$, ce qui est pratiquement le nombre S diminué du logarithme de base 2 du nombre de combinaisons de S parcelles prises E à E. Au moyen de « distances binaires », on détermine les endroits où l'hétérogénéité est maximale. L'auteur complète l'analyse de l'hétérogénéité biologique par l'étude du grégarisme avec les *runs* déjà mentionnés et des liaisons interspécifiques pour déterminer des sous-ensembles écologiques par la détection de groupes d'espèces co-indicatrices ou à exigences écologiques opposées.

En conclusion, la richesse et la diversité floristiques sont deux caractéristiques très importantes des forêts tropicales. Ces deux concepts se prêtent à des développements théoriques féconds, en particulier à propos de la courbe aire-espèces, des différentes formulations de la diversité,

des problèmes de comparaison, de la prévision de la richesse floristique d'une surface à partir d'un échantillon.

Ces études impliquent une connaissance floristique approfondie des forêts. Elles sont par conséquent lentes et coûteuses. Les inventaires doivent être d'une haute qualité. Ils sont extrêmement peu nombreux, surtout pour des diamètres de 10 ou de 5 cm.

Groupements d'espèces

Il a été question précédemment de structures grégaires, globales ou par espèces. Leur effet est de diminuer localement la complexité des mélanges floristiques. Le fait que des espèces se groupent préférentiellement accentue cette diminution et contribue à structurer les peuplements, mais pour diverses causes la hiérarchisation des groupements semble tout à fait prématurée. Lorsqu'on dispose d'inventaires plus importants, il devient matériellement impossible d'interpréter les tableaux floristiques. Bien que le concept d'association ne soit pas à priori mis en doute (il est net dans certaines niches ou biotopes particuliers), il semble beaucoup moins évident en forêt dense, lorsque aucune variation notable de milieu ne crée de différences floristiques marquées.

Devant ces difficultés, on a essayé d'employer divers procédés d'analyse multivariable et de classification. Sans entrer dans le débat ordination-classification et sur les stratégies à préférer, on peut constater qu'un gros travail méthodologique reste à faire : traitement en présence ou en abondance des espèces, expressions de l'abondance, élimination des espèces peu fréquentes, influence de la taille minimale des espèces inventoriées et de la taille des parcelles, utilisation des facteurs du milieu, critères de ressemblance de deux parcelles liens entre architecture forestière et structures floristiques.

Les méthodes de calculs sont variées et peuvent être simples ou très élaborées, depuis l'ordination de Brav et Curtis jusqu'à l'analyse factorielle des correspondances de Benzécri, en passant par l'analyse classique en composantes principales, les diverses variantes de l'*association analysis* développées par Williams, la méthode de *nearest neighbour* de Webb et Tracey (1965), etc. Il semble qu'une coopération étroite soit toujours nécessaire entre mathématiciens et botanistes pour clarifier la question. On peut citer un exemple d'application en Afrique de ces méthodes d'analyse numérique : analyse en composantes principales de forêts tropicales de la République centrafricaine.

Conclusions

Les lois d'organisation des forêts tropicales sont difficiles à percevoir. Ce qui frappe dans ces formations, c'est d'abord la multiplicité des espèces et les morphologies curieuses (contreforts, lianes) ; on a généralement une vague impression d'anarchie et de mélange confus d'espèces. L'appréhension d'un certain ordre nécessite une connaissance approfondie des espèces aussi bien que de la forêt, un grand nombre de mesures et un certain effort d'abstraction.

Comme pour l'architecture, les structures peuvent être considérées globalement sans tenir compte des espèces ou, au contraire, en étudiant les espèces individuellement, ou encore en définissant les niches créées dans l'architecture forestière pour accueillir des individus d'une espèce.

Il y a structure chaque fois qu'un phénomène n'est pas erratique, c'est-à-dire qu'il semble suivre une loi et que, par conséquent, il est prévisible et extrapolable. Les hauteurs totales des arbres d'un peuplement, leurs diamètres, ne sont pas distribués au hasard ; leur arrangement global est le résultat d'une lutte pour l'existence et la lumière ainsi que d'un dynamisme interne qui traduit l'interaction entre les individus et l'écosystème. Il se traduit cependant aussi par un équilibre statistique soit dans les quantités relatives d'arbres dans les différents diamètres, soit dans les proportions des groupes d'essences de différents tempéraments qui permettent d'apprécier le degré d'équilibre des peuplements et l'architecture des unités de régénération. Des conditions écologiques particulières et des facteurs historiques souvent liés aux mécanismes de la régénération modifient localement et sans cesse les structures.

Lorsqu'on s'intéresse aux espèces, apparaissent de nouvelles structures liées au comportement de chaque espèce qui se reflète dans une distribution spatiale spécifique. L'ensemble de ces comportements se traduit par plusieurs caractéristiques synthétiques comme la richesse et la diversité floristiques. On peut essayer de rapporter les distributions spatiales observées à des modèles théoriques et en déduire des propriétés de la forêt tropicale ; les concepts d'homogénéité et de grégarisme sont ainsi précisés.

La notion de structure s'étend aux groupements d'espèces. Bien que les sols exercent une influence décisive sur les compositions floristiques considérées sur de grandes surfaces, le concept d'association est beaucoup plus vague que dans les régions tempérées. Les études phytosociologiques sont encore embryonnaires.

Les applications des structures au sens large sont nombreuses. Les structures globales conduisent naturellement aux notions pratiques de surface terrière, de volumes sur pied et au concept de biomasse. Au niveau des espèces, la constatation de distributions spatiales particulières conduit à leur étude autécologique : phénologie, dissémination, germination, survie, avec toutes leurs conséquences en sylviculture et en aménagement. Ces notions se précisent avec des études complémentaires des architectures selon des méthodes géométriques et graphiques.

D'après Fraenzle (communication personnelle), des considérations d'ordre thermodynamique conduisent à supposer que les sols tropicaux humides climatiques, lessivés, caractérisés par une forte entropie, devraient porter des peuplements de faible entropie, c'est-à-dire d'une grande diversité, afin de conserver à l'ensemble du système une stabilité générale. Les sols assez riches ou très pauvres devraient porter des peuplements moins diversifiés. Une telle hypothèse serait en accord avec les observations faites au Sarawak, en Guyana et en Amazonie brésilienne, et avec le schéma d'Oldeman (1981, fig. 4)

qui représente une mosaïque de succession plus compliquée à mesure que l'environnement abiotique est plus hospitalier, l'hospitalité étant liée de près aux facteurs limitants.

Les structures des forêts denses humides sempervirentes de plaine sont relativement instables sur de petites surfaces et soumises à des modifications incessantes par suite de la chute et de la mort des arbres. Ce sont des microcatastrophes naturelles. Mais quand on considère des surfaces de plus en plus grandes de forêt, ces perturbations locales ont une action modificatrice de plus en plus tamponnée et l'on peut définir des équilibres de structure (Rollet, 1969 ; Oldeman, 1982). Par contre, soumises à l'action destructrice de l'homme et en particulier à ses cultures itinérantes, les forêts denses sont fragiles en ce sens qu'elles sont remplacées brutalement par de nouveaux états qui ne reprennent leur architecture et leurs structures originelles que lentement. Quelquefois cette action destructrice semble irréversible. La résistance de ces forêts à l'action de l'homme varie selon les sols, la topographie et le climat. Les forêts tropicales semblent reculer de plus en plus vite devant la double progression des agricultures itinérante et permanente. Mais si les forêts tropicales sont facilement détruites, elles peuvent être aussi aménagées en vue d'une production.

Conclusion générale : les recherches nécessaires

Depuis cinquante ans la tendance s'affirme de passer d'une approche « naturaliste » peu quantifiée, dont on retrouve des traces chez Schnell (1950*a*, *b*) et Richards (1952), à des analyses quantitatives numériques et géométriques de ces forêts. Le grand développement des inventaires forestiers commerciaux et celui des techniques de télédétection invitent à des approches numériques puisque des données aussi nombreuses ne peuvent être dépouillées qu'à l'aide d'un ordinateur. On peut ainsi caractériser des grandes surfaces forestières par des traits globaux souvent exprimés comme des moyennes ou des distributions statistiques. Les études écologiques explicatives s'appuyent par contre sur le travail, en expansion remarquable, dans les Instituts de recherches forestières, les Universités, le Programme Biologique International, le Programme l'Homme et la Biosphère (Unesco, MAB) et chez certains chercheurs individuels. Ces recherches mènent vers la création d'une série de modèles encaissés, allant de plantes individuelles et de petites surfaces de forêt vers la forêt entière, selon des méthodes quantitatives non stochastiques, parfois simples comme les dessins à l'échelle, parfois plus compliquées comme les modèles éco-physiologiques.

L'approfondissement maintenant nécessaire ne peut être atteint qu'en s'appuyant sur un effort, sérieux et suivi, de synthèse entre ces méthodologies qui chacune mettent en lumière des aspects différents de la forêt comme système vivant. Une phase de réflexion et de conception est actuellement indispensable afin de définir les principes de synthèse, des méthodologies intégrées et des essais expérimentaux pour les mettre à l'épreuve.

Le comportement des espèces tant végétales qu'animales à l'intérieur d'une unité de régénération forestière, les différents types de ces unités en forêt secondaire et primaire, leur cohésion au sein d'une mosaïque de phases de développement et leur fréquence devraient fournir une trame de niveaux d'abstraction croissante sur laquelle, à l'aide de « boîtes noires » informatiques, pourra être tissé l'explication des distributions spatiales globales, des groupements d'espèces et des modes de régénération représentatifs voire fréquents. Ces modèles forestiers devraient d'une part être incorporés dans des modèles plus grands comportant aussi le milieu abiotique (le site), et d'autre part améliorer les notions concernant l'évolution des espèces en fonction de l'évolution des niches. Ces catégories de connaissances sont nécessaires d'une part pour fournir une base plus solide aux classifications de l'utilisation potentielle des terres, d'autre part pour le développement de biotechniques visant la transformation génétique de plantes sauvages utiles en plantes utiles aptes à être cultivées, ce qui n'est pas le cas de la plupart des arbres utiles actuels (Oldeman, 1982).

La simplicité de toute catégorie de modèle devrait être garantie en y attachant le degré optimal d'abstraction, le détail étant englobé à l'intérieur d'une « boîte noire ». Ainsi, le nombre de données nécessaire au modèle peut être réduit : par exemple, au sein d'une région forestière la « forêt secondaire » est une boîte noire qui à l'intérieur comporte une explication inintéressante au niveau de la région elle-même, mais qui intéresse l'utilisateur de cette forêt secondaire, à une échelle moins globale. Il est nécessaire d'évaluer et de minimiser le coût des opérations de recherches : prise de données, perforation et programmation ou dessin à l'échelle comme alternatives, heures de machine ou heures de chercheur, interprétation ou calcul, publication, conservation des données. L'économie de la recherche dépend en grande mesure de la méthodologie choisie, d'un degré d'abstraction définissant très précisément les données indispensables et superflues pour le but recherché et dépendant de la disponibilité de modèles plus détaillés, et des possibilités d'application pratique et scientifique des résultats.

On se rend compte à tous les niveaux de l'importance de l'outil mathématique, géométrique ou numérique, et des possibilités de traduction de données d'un système à l'autre, donc de la coopération entre chercheurs de terrain, utilisateurs, statisticiens, informaticiens et éventuellement des mathématiciens purs. Ainsi, non seulement les recherches pourront devenir plus efficaces, mais aussi deviendra-t-il possible d'extraire de nouvelles conclusions des inventaires forestiers classiques et d'utiliser les infrastructures de projets forestiers d'organismes techniques tels la FAO ou les instances de coopération bilatérale. Ces projets durant souvent plusieurs années, on pourrait trouver des formules de « recherche accompagnante » plus ou moins étroitement liée, d'exploitation commune des données et de publication conjointe.

Il faut concevoir ces recherches, inventaires comme modèles explicatifs, comme la première étape de la planification de la conservation et de l'utilisation prudente et de l'aménagement des forêts naturelles, pour utiliser les termes de deux réunions d'experts FAO/UNEP/Unesco en 1980 et 1982, au sujet des forêts tropicales. L'architecture, la dynamique et le fonctionnement des écosystèmes forestiers tropicaux avec leurs espèces végétales et animales détermineront les aires nécessaires pour conserver intacts suffisamment de blocs forestiers représentatifs qui, seuls, peuvent garantir la survie de cette trésorerie inépuisable de ressources potentielles (voir Oldeman, 1982). Les inventaires statistiques de l'importance relative des espèces en nombre de tiges de diverses dimensions, leur répartition sur le terrain, l'interprétation convenable des inventaires de petites tiges (dits inventaires de régénération, qui prennent leur importance en combinaison avec des modèles concernant leur survie), les conclusions sur les rapports entre le tempérament des diverses essences, l'évolution des trouées et autres unités de régénération, l'accroissement naturel et stimulé, la mortalité et la fréquence et biologie d'autres éléments de la forêt comme les lianes et épiphytes, contribuent à la prise de décision pour la mise en valeur de certaines parties non conservées des forêts naturelles, sélectionnées dans ce but. La connaissance de l'architecture et des structures est donc indispensable à l'aménagement et la conservation de la forêt. Les lacunes qui existent sur le plan de l'information et sur celui de la cohésion des modèles dictent, avec les considérations d'optimalisation de l'économie de la recherche, les études à entreprendre.

Celles-ci doivent être conduites selon les principes exposés, en vue de parvenir à la conservation et l'utilisation prudente et durable de ces écosystèmes forestiers tropicaux, buts qui apparaissent comme de la priorité la plus haute.

Recherches nécessaires [1]

Description

* Conception de règles pour les levés de profil, permettant une comparaison entre auteurs sans bloquer le développement ultérieur de la méthodologie ; ces règles devraient concerner les niveau d'abstraction avec les données propres à chacun (mosaïque successionnel, unité de régénération, arbre, modèle de croissance...), et le protocole de mesures de base (largeur des profils, longueur, hauteurs minimales ; encaissement de volumes pour les arbres, le sous-bois, les herbes et semis comme subdivision du profil entier). Recherche d'un accord international.

Multiplication des monographies soignées de forêts (cf. Torquebiau, 1981) liées à des inventaires de grandes surfaces, pour des régions et sites différents, aujourd'hui en particulier pour les forêts trop peu connues d'altitude, marécageuses ou en zone de mangrove.

[1] Les thèmes prioritaires sont marqués d'un astérisque.

Architecture

* Architecture des unités de régénération, y compris analyse de leur dynamique de croissance expliquée par l'architecture de leurs composantes végétales et animales.

Architecture de la mosaïque de succession lue sur photos aériennes, expliquée par les modèles des unités de régénération, et visant l'automatisation du dépouillement de données et de la cartographie.

Architecture des arbres, des lianes, des épiphytes et des herbres en termes de la différenciation des axes, de patrons de ramification et de réitération ; physionomie des houppiers vue d'en bas et sur images de télédétection en termes de leur architecture.

Architecture et fonctionnement des feuilles en termes de morphologie, dimensions, surfaces, densités, consistance, biomasse, fonctionnement photosynthétique.

* Architecture souterraine, y compris les contreforts et racines-échasses ; systèmes racinaires et leur différenciation et réitération (Kahn, 1977, 1978) ; volumes occupés, biomasse, stratégies racinaires ; fonctionnement et anatomie de racines éphémères.

Structures

Structure de diamètres liée aux facteurs écologiques du site (climat, toposéquences — voir Beaudou *et al.*, 1978). Variabilité, anomalies (accumulation de gros diamètres). Types de structure par espèce. Structures moyennes équilibrées par type forestier, mondiales.

* Biomasse : recherche de paramètres facilement mesurables dans l'architecture des arbres, multiplication d'observations, techniques d'échantillonnage direct, variabilité et erreurs. Méthodes souterraines.

* Distributions spatiales (globale et par espèce), connexion avec les architectures pour rechercher les causes ; méthodes numériques (*runs*, loi de Poisson et distributions contagieuses, théorie de variables régionalisées), pour caractériser des régions.

* Modèles dynamiques en connexion avec les recherches sur l'architecture afin d'établir des paramètres (diamètre, hauteur, hauteur du tronc libre, diamètre couronne) pour déterminer les processus de concurrence, de croissance, de mortalité, de régénération, sur unités de régénération vastes (p. ex. après brûlis) et modestes (p. ex. trouées, chablis, volis).

* Richesse et diversité floristiques et faunistiques, à l'aide de courbes aire/espèce (flore) liées à l'architecture de la mosaïque ; détermination de la taille de l'échantillon pour prévoir la richesse totale (aire structurelle minimale) ; groupements d'espèces.

Méthodologie

Il serait souhaitable d'arriver à un accord international qui garantit la possibilité de comparaison entre divers résultats d'auteurs différents. Le système métrique étant à peu près universellement admis, on devrait s'entendre pour l'adoption de règles simples en vue de mesurer les

dimensions des organismes et des parcelles et assez souples pour permettre tous les regroupements en classes souhaitables. Par exemple, 43 cm de diamètre signifierait un diamètre compris entre 43,0 et 43,9 cm ; de même, une hauteur de 16 m signifierait une hauteur d'entre 16,0 et 16,9 m.

Pour les bandes de profils, on pourrait prendre des largeurs multiples ou sous-multiples de 5 m, ce qui est suffisamment précis pour accommoder des systèmes glissants comme celui d'Oldeman (1972*a*) qui préconise une largeur comprise entre un et deux tiers de la hauteur totale de la forêt, ou de la partie de forêt (sous-bois, herbes) considérée, en vue d'inclure des populations en nombre comparable. Pour des besoins de comparaison, tout système devrait permettre la superposition exacte d'une grille de parcelles égales, petites, carrées ou rectangulaires, avec sous-échantillonnage éventuel.

Il est utile de définir de tels règles de base, mais inutile de détailler les traitements à faire, à cause de l'apparition régulière de nouvelles méthodes de traitement et de la prise de données nouvelles jusqu'alors non prises en considération. Les données des inventaires forestiers commerciaux peuvent très souvent être réétudiées à des fins scientifiques, comme mentionné ci-dessus.

Pour ces traitements, des méthodes simples comme le dessin à l'échelle seraient à développer davantage pour des travaux de reconnaissance ou pour l'interprétation sur place dans des endroits isolés, ou encore pour des recherches à faible budget. Leur traduction en termes numériques serait à mettre au point. L'accès à un centre de calcul international ajoute beaucoup de possibilités, et ceci même si l'on se limite à un traitement numérique minimal : distribution des diamètres à une hauteur de 1,30 m par classes (toutes espèces et par espèce) ; étude des distributions spatiales ; établissement de tableaux floristiques et recherche de groupements d'espèces.

Il est peu probable qu'on consacre beaucoup d'argent à sauver des archives anciennes de valeur très inégale ; certaines données de qualité mériteraient cependant d'être recueillies. Il est rare qu'on imprime les données originales d'inventaires, les formulaires ou carnets de terrain. Pour les meilleures d'entre elles, on devrait envisager certaines mesures conservatoires par microfilm. Le meilleur moyen de consigner les données numériques est la bande magnétique, en cas de données dessinées la bande vidéo ; toute bande devrait être accompagnée d'une notice explicative. On pourrait envisager la centralisation dans une banque de données près d'un centre de traitement ou, plus simplement, la libéralisation des échanges de données et de programmes non publiés entre spécialistes.

Enfin, un grand effort serait nécessaire pour créer des instruments de traduction et de comparaison de données d'un caractère différent, afin de pouvoir travailler dans le sens d'une image totale de la forêt tropicale basée sur des éléments en apparence hétérogènes comme les comptages, les mesures, les dessins, les photographies et les données de télédétection obtenues par réflection radar ou autres intermédiaires non lumineux, à toutes les échelles.

Bibliographie

ADDOR, E. E.; RUSHING, W. N.; GRABAU, W. E. A procedure for describing the geometry of plant assemblage. In: Odum, H. T.; Pigeon, R. F. (eds.). *A tropical rain forest. A study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico*, p. B 151–B 167. Division of Technical Information, U.S. Atomic Energy Commission (USAEC, Oakridge, Tenn.), 1970, 1 678 p.

ANDERSON, J. A. R. *The ecology and forest types of the peat swamp forests of Sarawak and Brunei in relation to their silviculture*. Edinburgh, unpublished Univ. thesis, 1961, 191 p., annexes, 53 fig., 50 plates, 85 ref.

ANDERSON, M. C. Studies of the woodland light climate. 1. The photographic computation of light conditions. *J. Ecology*, 52, 1964, p. 27–41.

ANON. *Inventaires forestiers du bassin de la M'Baere et en Haute Sangha. République Centrafricaine*. Nogent-sur-Marne (France), Archives du Centre technique forestier tropical (CTFT), 1963 (M'Baere), 4 fasc., 14, 14, 15, 79 p. multigr.; 1964 (Haute Sangha), 8 fasc., 15, 29, 16, 15, 16, 16, 16, 87 p. multigr.

——. *Inventaire forestier dans le Lom et Kadei, Cameroun*. Nogent-sur-Marne, Archives CTFT, 1966, 6 fasc., 28, 55, 55, 52, 54, 101 p. multigr.

*ASHTON, P. S. *Ecological studies in the mixed dipterocarp forests of Brunei State*. Oxford Forestry Memoirs, 25, 1964, 110 p.

ASPREY, G. F.; ROBBINS, R. G. The vegetation of Jamaica. *Ecological Monographs*, vol. 23, no. 4, 1953, p. 359–412.

*AUBRÉVILLE, A. La forêt de la Côte d'Ivoire. Essai de géobotanique forestière. *Bull. Comité d'études historiques scientifiques de l'AOF*, vol. 15, n° 2-3, 1932, p. 205–249.

*——. Les brousses secondaires en Afrique équatoriale. Côte d'Ivoire, Cameroun, AEF. *Bois et Forêts des Tropiques* (Nogent-sur-Marne), 2, 1947, p. 24–52.

*——. *Climats, forêts et désertification de l'Afrique tropicale*. Paris, Soc. Éd. géographiques, maritimes et coloniales, 1949, 351 p.

*——. *Étude écologique des principales formations végétales du Brésil et contribution à la connaissance des forêts de l'Amazonie brésilienne*. Nogent-sur-Marne, CTFT, 1961, 268 p.

*——. Classification des formes biologiques des plantes vasculaires en milieu tropical. *Adansonia*, vol. 3, n° 2, 1963, p. 226–231.

*——. Principes d'une systématique des formations végétales tropicales. *Adansonia*, vol. 5, n° 2, 1965, p. 153–196.

——. La forêt primaire des montagnes de Bélinga. *Biologica Gabonica*, fasc. 2, 1967, p. 95–112.

BARNARD, R. C. A manual of Malayan silviculture for inland lowland forest. *Res. Pamph. For. Res. Inst.* (Kepong), 14, 1954, 199 p.

* Référence importante.

*BEARD, J. S. Montane vegetation in the Antilles. *Caribbean Forester*, vol. 3, no. 2, 1942a, p. 61–74.

*——. The use of the term deciduous as applied to forest types in Trinidad (British West Indies). *Empire For. J.*, 21, 1942b, p. 12–17.

——. Los climax de vegetación en la América tropical. *Revista Fac. Nac. de Agronomía de Medellín* (Colombia), vol. 6, n° 23, 1946a, p. 225–293.

——. The *Mora* forest of Trinidad (British West Indies). *J. Ecology*, vol. 33, no. 1, 1946b, p. 173–192.

*——. *The natural vegetation of Trinidad.* Oxford Forestry Memoirs, 20, 1946c, 152 p.

*——. *The natural vegetation of the Windward and Leeward Islands.* Oxford Forestry Memoirs, 21, 1949, 192 p.

BERGEROO-CAMPAGNE, B. Évolution des méthodes d'enrichissement de la forêt dense de la Côte d'Ivoire. *Bois et Forêts des Tropiques* (Nogent-sur-Marne), 1958, 58, p. 17–32; 59, p. 19–35.

BERNHARD-REVERSAT, F.; HUTTEL, C.; LEMÉE, G. Recherches sur l'écosystème de la forêt subéquatoriale de Basse Côte d'Ivoire. *La Terre et la Vie* (Paris), vol. 29, n° 2, 1975, p. 169–264.

BLASCO, F. *Montagnes du sud de l'Inde, forêts, savanes, écologie.* Trav. section scientifique et technique (Institut français de Pondichéry), vol. 10, n° 1, 1971, 436 p., 1 carte, 19 fig., 43 phot. Thèse Université de Toulouse.

BRILLOUIN, L. *La science et la théorie de l'information.* Paris, Masson, 1959, 302 p.

BROOKS, R. L. The regeneration of mixed rain forest in Trinidad. *Caribbean Forester*, vol. 2, no. 4, 1941, p. 164–173.

*BRÜNIG, E. F. Der Heidewald von Sarawak und Brunei. *Mitteilungen Bundesf. für Forst- u. Holzwirtschaft* (Reinbek), no. 68, 2 vol., 1968a, 431 p., 14 fig., 16 tab., 28 phot.

——. Some observations on the status of heath forests in Sarawak and Brunei. In: Misra, R.; Gopal, B. (eds.). *Proc. Symp. Recent Adv. Trop. Ecol.*, 1968b, p. 451–457.

*——. Stand structure physiognomy and environmental factors in some lowland forests in Sarawak. *Tropical Ecology*, vol. 2, no. 1, 1970, p. 26–43.

*BURGESS, P. F. The structure and composition of lowland tropical rain forest in North Borneo. *Malayan Forester*, vol. 24, no. 1, 1961, p. 66–80.

——. Studies on the regeneration of the hill forests of the Malay Peninsula: the phenology of dipterocarps. *Malayan Forester*, vol. 35, no. 2, 1972, p. 103–123.

BURTT DAVY, J. *The classification of tropical woody vegetation types.* Imp. For. Inst. Paper no. 13, 1938, 85 p.

CABALLÉ, M. Caractéristiques de croissance et de multiplication végétative en forêt dense du Gabon de *Lianao tetracera alnifoliawild, Dilleniacea. In*: *Adansonia*, 2, 19 (4), 1980, p. 467-475.

*CAUSSINUS, H.; LAMBERT, E.; ROLLET, B. Sur l'utilisation d'un nouveau modèle mathématique pour l'étude des structures des forêts denses humides sempervirentes de plaine. *C.R. Acad. Sci. Paris*, vol. 269, 1969, p. 2547–2549.

*——; ROLLET, B. Sur l'analyse, au moyen d'un modèle mathématique, des structures par espèces des forêts denses humides sempervirentes de plaine. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 270, 1970, p. 1341–1344.

CHALK, L.; AKPALU, J. P. Possible relation between the anatomy of the wood and buttressing. *Commonwealth Forestry Review*, vol. 42, no. 1, 1963, p. 53–68.

CHARTIER, P.; BECKER, M.; BONHOMME, R.; BONY, J. P. Effets physiologiques et caractérisation du rayonnement solaire dans le cadre d'une méthode d'aménagement sylvicole en forêt dense africaine. *Bois et Forêts des Tropiques* (Nogent-sur-Marne), n° 152, 1973, p. 19–35.

CHIPP, T. F. Buttresses as an assistance to identification. *Kew Bull.*, 1922, p. 265–268.

*CORNER, E. H. J. *Wayside trees of Malaya.* 2nd edition. Singapore, vol. 1, 1952, 772 p.; vol. 2, 228 pl.+5 p., 359 fig.

COSTER, C. Wortelstüdien in de Tropen. *Tectona*, vol. 25, 1932, p. 828–872; vol. 28, 1935, p. 861–878. Réédition en 1957.

*COUSENS, J. E. Some notes on the composition of lowland tropical rain forest in Rengam Forest Reserve, Johore. *Malayan Forester*, vol. 14, no. 3, 1951, p. 131–139.

CREMERS, G. Architecture de quelques lianes d'Afrique tropicales. *In*: *Candollea*, 28, 1973, p. 249-280 et 29, 1974, p. 57-110.

DAGNELIE, P. Quelques méthodes statistiques d'étude de l'homogénéité et de caractérisation de la végétation. In: *Fonctionnement des écosystèmes terrestres au niveau de la production primaire* (Actes du Colloque de Copenhague, 1965), p. 481–486. Paris, Unesco, 1968, 516 p.

*DANSEREAU, P. Description and recording of vegetation upon a structural basis. *Ecology*, 32, 1951, p. 172–229.

*DAVIS, T. A. W.; RICHARDS, P. W. The vegetation of Moraballi Creek, British Guiana. An ecological study of a limited area of tropical rain forest. *J. Ecology*, vol. 21, 1933, p. 350–384; vol. 22, 1934, p. 106–155.

*DAWKINS, H. C. *The management of natural tropical high forest with special reference to Uganda.* Imperial Forestry Institute (Oxford), Institute Paper no. 34, 1958, 155 p.

——. The volume increment of natural tropical high forest and limitations on its improvement. *Empire For. Rev.*, 38, 1959, p. 175–180.

——. Estimating total volume of some Caribbean trees. *Caribbean Forester*, vol. 22, no. 3–4, 1961, p. 62–63.

*——. Crown diameters: their relation to bole diameters in tropical forest trees. *Commonwealth Forestry Review*, vol. 42, no. 114, 1963, p. 318–333.

DESMARAIS, A. P.; VAZQUEZ, A. Upper canopy crown closure at El Verde. In: Odum, H. T.; Pigeon, R. F. (eds.). *A tropical rain forest. A study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico.* Division of Technical Information, U.S. Atomic Energy Commission (USAEC, Oakridge, Tenn.), 1970, 1 678 p.

DICKMAN, M. Some indices of diversity. *Ecology*, vol. 49, no. 6, 1968, p. 1191–1193.

*DILLEWIJN, F. J. van. *Sleutel voor de interpretatie van begroeiingsvormen uit luchtfoto's 1/40 000 van het Noordelijk deel van Suriname.* Paramaribo, 1957, 45 p.

DONIS, C. *Essai d'économie forestière au Mayumbe.* Publ. INEAC (Bruxelles), Sér. sci., n° 37, 1948, 92 p.

*DUVIGNEAUD, P. (éd.). *Productivité des écosystèmes forestiers* (Actes du Colloque de Bruxelles, 1969). Paris, Unesco, 1971, 707 p.

——; SMET, S.; KIWAK, A.; MESOTTEN, G. Écomorphologie de la feuille chez quelques espèces de la 'laurisilve' du Congo méridional. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique*, 84, 1951, p. 91–95.

EGGELING, W. J. Observations on the ecology of the Budongo rain forest, Uganda. *J. Ecology*, 34, 1947, p. 20–87.

EMBERGER, L. Observations phytosociologiques de la forêt dense équatoriale. *Arch. Inst. Grand-ducal Luxemb.*, 19, 1950, p. 119–123.

*——; MANGENOT, G.; MIÈGE, J. Existence d'associations végétales typiques dans la forêt dense équatoriale. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 231, 1950a, p. 640–642.

*——; ——; ——. Caractères analytiques et synthétiques des associations de la forêt équatoriale de Côte d'Ivoire. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 231, 1950b, p. 812–814.

EMLEN, J. T. A rapid method for measuring arboreal canopy cover. *Ecology*, vol. 48, no. 1, 1967, p. 158–160.

ÉVRARD, C. *Recherches écologiques sur le peuplement forestier des sols hydromorphes de la cuvette centrale congolaise.* Publ. INEAC (Bruxelles), Sér. sci., n° 110, 1968, 295 p., 33 phot.

*FANSHAWE, D. B. *The vegetation of British Guiana, a preliminary review.* Imp. For. Inst. (Oxford), Inst. Paper no. 29, 1952, 96 p.

FINOL, H. Berücksichtigung neuer Parameter in der Struckturanalyse von tropischen Urwaldern. *Mededelingen Fakulteit Landbouw-Wetenschappen* (Gent), vol. 36, n° 2, 1971, p. 701–709.

——, *Estudio fitosociológico de las unidades II y III de la reserva forestal de Caparo, estado Barinas, Venezuela.* Univ. de los Andes, Fac. de Ciencias Forestales, 1972, 81 p.

*FISHER, R. A.; CORBET, A. S.; WILLIAMS, C. B. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *J. Animal Ecology*, 12, 1943, p. 42–58.

*FITTKAU, E. J.; KLINGE, H. On biomass and trophic structure of the Central Amazonian rain forest ecosystem. *Biotropica*, vol. 5, no. 1, 1973, p. 2–14.

FLORENCE, J. *Chablis et sylvigenèse dans une forêt dense humide sempervirente du Gabon.* Thèse de spécialisation, Strasbourg, Université Louis Pasteur, 1981, 261 p. (publié en 1982).

FOGGIE, A. Some ecological observations on a tropical forest type in the Gold Coast. *J. Ecology*, 34, 1947, p. 88–106.

FOX, J. E. D. Ultra basic forest North East of Ranau. *Archives Forest Service Sandakan*, 1970, 29 p. multigr.

*FRANCIS, E. C. Crowns, boles and timber volumes from aerial photographs and field surveys. *Commonwealth Forestry Review*, 45, 1966, p. 32–66.

*FRANCKE, A. Zur Gliederung der forstlich wichtigeren Vegetationsformationen des tropischen Afrikas. *Kolonialforstl. Mitteilungen*, 1, 1942, 44 p.

FRANÇOIS, T. La composition théorique normale des futaies jardinées de Savoie. *Rev. Eaux et Forêts*, vol. 76, n° 1–18, 1938, p. 101–115.

GÉRARD, P. *Étude écologique de la forêt de Gilbertiodendron dans l'Uele.* Gembloux, Inst. Agron., thèse de doctorat, 1959, non publié.

*——. *Étude écologique de la forêt dense à Gilbertiodendron dewevrei dans la région de l'Uele.* Publ. INEAC (Bruxelles), Sér. sci., n° 87, 1960, 159 p.

GERMAIN, R.; ÉVRARD, C. Caractères structurels du groupement à *Brachystegia laurentii* (D. Wild) Louis ex Hoyle dans la région de Yangambi (Congo belge). In: *Proc. 8th Int. Bot. Congress*, Sect. 7–8, 1954, p. 148–151.

*——; ——. *Étude écologique et phytosociologique de la forêt à Brachystegia laurentii.* Publ. INEAC (Bruxelles), Sér. sci., n° 67, 1956, 105 p.

*GLORIOD, G.; LANLY, J. P. *Inventaire de 100 000 hectares de forêt dense dans la région de Kango (République gabonaise).* Nogent-sur-Marne, CTFT, 1964, 189 p.

*GODRON, M. Un modèle pour la courbe aire-espèces. *Le naturaliste canadien*, 97, 1970, p. 491–492.

*——. Comparaison d'une courbe aire-espèces et de son modèle. *Oecologia Plantarum*, vol. 6, n° 2, 1971, p. 189–195.

——. Trois problèmes posés par l'extension des observations relatives à la production d'un écosystème forestier. In: *Productivité des écosystèmes forestiers* (Actes du Colloque de Bruxelles, 1969), p. 579–581. Paris, Unesco, 1971, 707 p.

GOLDSTEIN, R. A.; GRIGAL, D. F. Definition of vegetation structure by canonical analysis. *J. Ecology*, vol. 62, no. 2, 1972, p. 277–284.

*GOLLEY, F. B.; MCGINNIS, J. T.; CLEMENTS, R. G.; CHILD, G. Y.; DUEVER, M. J. The structure of tropical forests in Panama and Colombia. *Bio-Science*, vol. 19, no. 8, 1969, p. 693–696.

*GOODALL, D. W. Quantitative aspects of plant distribution. *Biol. Rev.*, 27, 1952, p. 194–245.

*GOUNOT, M. Les méthodes d'inventaire de la végétation. *Bull. Serv. carte phytogéogr.*, Sér. B, vol. 6, n° 1, 1961, p. 7–73.

*GRUBB, P. J.; LLOYD, J. R.; PENNINGTON, T. D.; WHITMORE, T. C. A comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador. I. The forest structure physiognomy and floristics. *J. Ecology*, vol. 51, no. 3, 1963, p. 567–599.

GUÉNEAU, P. Contraintes de croissance. *Cahiers scientifiques n° 3, Bois et Forêts des Tropiques* (Nogent-sur-Marne), 1973, 52 p.

*GUILLAUMET, J. L. *Recherches sur la végétation et la flore de la région du Bas Cavally (Côte d'Ivoire).* Mém. Office de la recherche scientifique et technique outre-mer (ORSTOM), n° 20, 1967, 247 p., 30 phot.

*HALLÉ, N., LE THOMAS, A., GAZEL, M. Trois relevés botaniques dans les forêts de Bélinga. Nord-Est du Gabon. *Biologica Gabonica*, vol. 3, n° 3, 1967, p. 3-16.

*HALLÉ, F., OLDEMAN, R. A. A. *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux.* Paris, Masson, 1970, 178 p.

*——; OLDEMAN, R. A. A.; TOMLINSON, P. B. *Tropical trees and forests. An architectural analysis.* Berlin, New York, Springer Verlag, 1978, 450 p.

HAVEL, J. J. New Guinea forests. Structure, composition and management. *Australian Forestry*, vol. 36, no. 1, 1972, p. 24–37.

*HEALD, E. J. *The production of organic detritus in a south Florida estuary.* Univ. of Miami, Coral Gables, Fla., Ph. D. thesis, 1969, VIII+110 p.

HEGYI, F. *Forest valuation survey on the right bank Takutu River, left bank Mazaruni River.* Arch. Forestry Dpt. Guiana (Georgetown), 1962, 13 p.

——. *Forest valuation survey of the Amakura-Koriabo watershed, south of Wauna Creek, N.W. District.* Forestry Dpt. (Georgetown), 1963a, no. 38–63.

——. *Forest valuation survey of the Waini-Manawarin watershed, N.W. District, Kwabanna Survey Area.* Forestry Dpt. (Georgetown), 1963b, no. 39–63.

HEINSDIJK, D. *Begroeiing en luchtfotografie in Surinam.* Centr. Bur. Luchtkaart. Paramaribo, Publ. 13, 1953.

*——. *Forest inventory in the Amazon Valley.* FAO report no. 601, part 1, Region between Rio Tapajós and Rio Xingú, 1957, 135 p.

*——. The upper story of tropical forests. *Tropical Woods*, no. 107, 1957, p. 66–84; no. 108, 1958, p. 31–45.

*——. *Region between Rio Xingú and Rio Tocantins.* FAO report no. 949, part 2, 1958a, 94 p.

*——. *Region between Rio Tapajós and Rio Madeira.* FAO report no. 969, part 3, 1958b, 83+17 p.

*——. *Region between Rio Tocantins and Rios Guamá and Capim.* FAO report no. 992, part 4, 1958c, 72+17 p.

*——. *Region between Rio Caete and Rio Maracassume.* FAO report no. 1250, part 5, 1960a, 677 p.

HEINSDIJK, D. *Dryland forest on the Tertiary and Quaternary south of the Amazon River.* FAO report no. 1284, 6 parts, 1960b, 2+28+15+16+24+25 p.

*——; MIRANDA BASTOS, A. de. *Forest inventories in the Amazon.* FAO report no. 2080, 1965, 78 p.

*HLADIK, A. Importance des lianes dans la production foliaire de la forêt équatoriale du Nord-Est du Gabon. *C. R. Acad. Sci. Paris*, Série D, 8 avril 1974, p. 1-4.

*HOLMES, C. H. The broad pattern of climate and vegetational distribution in Ceylon. In: *Proc. Kandy Symposium*, p. 99-114. Paris, Unesco, 1958, 226 p.

HOLDRIDGE, L. R., GRENKE, W. C., HATHEWAY, W. H. *et al.* Forest environments in tropical life zones. *In : Pergamen Press*, Oxford (G. B.), 1971, 747 p.

*HOZUMI, K.; YODA, K.; KOKAWA, S.; KIRA, T. Production ecology of tropical rain forest in Southwestern Cambodia. 1. Plant biomass. *Nature and Life in South-East Asia*, 6, 1969, p. 1-51.

HUFFEL, G. *Économie forestière*. Paris, 1919-1926, 3 vol.

HUTTEL, C. *Écologie forestière en Basse Côte d'Ivoire*. ORSTOM, Centre d'Adiopodoumé, 1967, 33 p. multigr., 2 profils, 8 graph.

——. *Rapport d'activité pour l'année 1961*. ORSTOM, Côte d'Ivoire, Centre d'Adiopodoumé, 1969, 37 p. multigr.

*JACK, W. H. The spatial distribution of tree stems in a tropical high forest. *Empire For. Rev.*, 40, 1961, p. 234-241.

*JENÍK, J. Root structure and underground biomass in equatorial forests. In: *Productivity of forest ecosystems* (Proc. Brussels Symposium, 1969), p. 323-331. Paris, Unesco, 1971, 707 p.

*——; MENSAH, K.O.A. Root systems of tropical trees. *Preslia*, 39, 1967, p. 59-65.

JOHNSON, P. L. Hemispherical photographs at El Verde. In: Odum, H. T.; Pigeon, R. F. (eds.). *A tropical rain forest. A study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico*, p. 309-311. Division of Technical Information, U.S. Atomic Energy Commission (USAEC, Oakridge, Tenn.), 1970, 1 678 p.

——; VOGEL, T. C. *Evaluating forest canopies by a photographic method.* US Army Cold Regions Research and Engineering Laboratory, Research Report 253, 1967.

JONES, E. W. The structure and reproduction of the virgin forest of the north temperate zone. *New Phytol.*, 44, 1945, p. 130-148.

*——. Ecological studies in the rain forest of Southern Nigeria. IV. The plateau forest of the Okomu forest Reserve. Part 1. The environment, the vegetation types of the forest and the horizontal distribution of species. *J. Ecology*, 43, 1955, p. 564-594; Part 2. The reproduction and history of the forest. *J. Ecology*, 44, 1956, p. 83-117.

KAHN, F. *La reconstitution de la forêt tropicale après culture traditionnelle (sud-ouest de la Côte-d'Ivoire)*. Thèse de spécialisation, Université de Paris-Sud (Orsay), 1981, 176 p. (sous presse à l'ORSTOM), 24, rue Bayard, 75008. Paris).

KEAY, R. W. J. *An outline of Nigerian vegetation*, 3rd ed. 1959, 46 p.

——. Increment in the Okomu Forest Reserve, Benin. *Nigerian Forestry Information Bulletin (new series)* no. 11, 1961, 33 p.

*KERFOOT, C. The root systems of tropical forest trees. *Commonwealth Forestry Review*, 42, 1963, p. 19-26.

*KIRA, T.; OGAWA, H. Assessment of primary production in tropical and equatorial forests. In: *Productivity of forest ecosystems* (Proc. Brussels Symposium, 1969), p. 309-321. Paris, Unesco, 1971, 707 p.

*KLINGE, H. Struktur und Artenreichtum des zentralamazonischen Regenwaldes. *Amazoniana*, vol. 4, no. 3, 1973a, p. 283-292.

*KLINGE, H.; RODRIGUES, W. A. *Phytomass estimation in a Central Amazonian rain forest.* In: Young, H. E. (ed.), *IUFRO biomass studies*, p. 339-350. Orono, Univ. of Maine, 1974.

KOOP, H. *Vegetatiestructuur en dynamiek van twee natuurlijke bossen : het Neuenburger en Hasbrucher Urwald.* (en néerlandais, résumé anglais), Wageningen, PUDOC, 1981, 112 p.

*KORIBA, K. On the periodicity of tree growth in the tropics, with reference to the mode of branching, the leaf-fall and the formation of the resting bud. *Gardens Bull. Sing.*, vol. 17, no. 1, 1958, p. 11-81.

*KRAJICEK, J. E.; BRINKMAN, K. E.; GINGRICH, S. F. Crown competition. A measure of density. *Forest Science*, vol. 7, no. 1, 1961, p. 35-42.

*LAMPRECHT, H. Über Strukturuntersuchungen im Tropenwald. *Zeitschr. für Weltforstw.*, vol. 17, n° 5, 1954, p. 162-168.

——. Über Profilaufnahmen im Tropenwald. In: *12th Congr. IUFRO* (Oxford), Sect. 23/5, 1956, p. 35-43.

*——. Der Gebirgs-Nebelwald des venezolanischen Anden. *Schweiz. Zeitschr. f. Forstw.*, 2, 1958, p. 1-27.

——. Tropenwälder und tropische Waldwirtschaft. *Soc. For. Suiss.*, Suppl. n° 32, 1961, 110 p.

——. Ensayo sobre unos métodos para el analisis estructural de los bosques tropicales. *Acta Cientlfica Venezolana*, vol. 13, n° 1, 1962, p. 57-65.

*——. Ensayo sobre la estructura florística de la parte sur-oriental del bosque universitario 'El Caimital'. Estado Barinas. *Revista For. Venezolana*, vol. 6, n° 11-12, 1964, p. 77-119.

——. Einige Strukturmerkmale natürlicher Tropenwaldtypen und ihre waldbauliche Bedeutung. *Forstwissenschaftliches Zentralblatt*, vol. 91, no. 4, 1972, p. 270-277.

——; VEILLON, J. P. La Carbonera. *El Farol*, 168, 1957, p. 17-24.

LEBRUN, J. Observations sur la morphologie et l'écologie des contreforts du *Cynometra alexandri* au Congo belge. *Bull. Inst. Roy. Col. belge.* vol. 7, n° 3, 1936, p. 573-584, 1 pl., 1 phot.

——. *La végétation de la plaine alluviale au sud du lac Édouard.* Inst. Parcs Nat. Congo belge, 2 vol., 1947, 800 p., 104 phot., 2 cartes.

*——. A propos des formes biologiques des végétaux en régions tropicales. *Bull. Acad. Roy. Sc. Outre-Mer, Belgique*, 1964, p. 926-937.

*——; GILBERT, G. *Une classification écologique des forêts du Congo.* Publ. INEAC (Bruxelles), Sér. sci., n° 63, 1954, 89 p.

*LE CACHEUX, P. Applications des méthodes statistiques à l'étude des forêts équatoriales. In: *Proc. 4th World For. Congress*, vol. 3, 1954, p. 698-709.

——. Analyse statistique de la forêt tropicale en vue de son utilisation pour la production de la cellulose. *J. Agric. Trop. Bot. Appl.* (Paris), vol. 2, n° 1-2, 1955, p. 1-17.

LEIBUNDGUT, H. Beispiel einer Bestandesanalyse nach neuer Baumklassen. (Empfehlungen für die Baumklassenbildung und Methodik bei Versuchen über die Wirkung von Waldpflegemassnahmen. In: *12th Congr. IUFRO* (Oxford), vol. 2, Sect. 23, 1956, p. 92-103.

LEIBUNDGUT, H. Über Zweck und Methodik der Struktur und Zuwachsanalyse von Urwäldern. *Schweiz Zeitschr. f. Forstwesen*, vol. 110, n° 3, 1959, p. 111-124.

LÉONARD, J. Les divers types de forêts du Congo belge. In: *Symposium Bruxelles* (Association pour l'étude taxonomique de la flore de l'Afrique tropicale, AETFAT), 1950, p. 81-93.

LEROY-DEVAL, J. Les liaisons et anastomoses racinaires. *Bois et Forêts des Tropiques* (Nogent-sur-Marne), n° 152, 1973, p. 37-49, 5 fig., 7 phot.

——. *Structure dynamique de la rhizosphère de l'okoumé dans ses rapports avec la sylviculture.* Nogent-sur-Marne, CTFT, thèse Ingénieur Docteur, 1974, 113 p.

*LETOUZEY, R. *Étude phytogéographique du Cameroun.* Paris, Lechevalier, 1968, 508 p.

*——. *Manuel de botanique forestière.* Nogent-sur-Marne, CTFT, 2 vol. en 3 fasc., 1969, 1970, 1972, 189+461 p.

*LINDEMAN, J. C.; MOOLENAAR, S. P. *Preliminary survey of the vegetation types of northern Surinam.* The vegetation of Surinam, 2. Utrecht, 1959, 45 p.

LIOCOURT, F. de. De l'aménagement des sapinières. *Bull. Soc. For. de Franche-Comté et Belfort* (Besançon), vol. 4, n° 6, 1898, p. 396–409.

*LOETSCH, F; HALLER, E.; HENNING, N. Beitrag zur mathematischen Formulierung abnehmender Stammzahlverteilung. In: *14th Congr. IUFRO* (Munich), Sect. 25, 1967, p. 168–181.

LOUIS, J. Contribution à l'étude des forêts équatoriales congolaises. In: *C.R. Semaine agr. Yangambi*, Publ. INEAC (Bruxelles), hors série, 2, 1947, p. 902–923.

*MACABEO, M. E. Correlation of crown diameter with stump diameter, merchantable length and volume of white Lauan, *Pentacme contorta* (Vid.) Merr et Rolfe in Tagkawayan forests, Quezon Province. *Philip. J. For.*, vol. 13, no. 1–2, 1957, p. 99–117.

*MANGENOT, G. Étude sur les forêts des plaines et plateaux de la Côte d'Ivoire. *Études éburnéennes*, 4, 1955, p. 5–81.

*——. Réflexions sur les types biologiques des plantes vasculaires. *Candollea*, vol. 24, n° 2, 1969, p. 279–294.

*MARSHALL, R. C. *Silviculture of the trees of Trinidad and Tobago.* Oxford Univ. Press, 1939, 247 p.

*MAYO MELENDEZ, E. *Algunas características ecológicas de los bosques inundables de Darien, Panamá.* Turrialba, M. Sci. thesis, 1965, 158 p.

*MCARTHUR, R. H.; HORN, H. S. Foliage profile by vertical measurements. *J. Ecology*, vol. 50, no. 5, 1969, p. 802–804.

*MENSAH, K. O. A.; JENÍK, J. Root system of tropical trees. *Preslia*, 40, 1968, p. 21–27.

MERVART, J. *Frequency curves of the growing stock in the Nigerian high forests.* Federal Department of Forestry (Ibadan), 1971, 12 p.

——. Growth and mortality rates in the natural high forest of Western Nigeria. *Nigeria Forestry Information Bull.* (new series, Ibadan), 22, 1972, 28 p., 14 diagr., 50 tabl.

MEYER, H. A. Eine mathematisch-statistische Untersuchung über den Aufbau des Plenterwaldes. *Schweiz Zeitschr. f. Forstwesen*, 84, 1933, p. 33–46; 88, p. 124–131.

*——. Structure, growth and drain in balanced uneven-aged forests. *J. For.*, vol. 50, no. 2, 1952, p. 85–92.

MEYER, H. A.; STEVENSON, D. D. The structure and growth of virgin Beech-Birch-Maple-Hemlock forests in Northern Pennsylvania. *Journ. Agric. Res.*, vol. 67, no. 12, 1943, p. 465–484.

*MILDBREAD, J. Ein Hektar Regenwald auf Fernando Po. *Notizbl. Bot. Gart. Berlin*, vol. 11, n° 109, 1933, p. 946–949.

*MILDE, R. de; GROOT, D. *Inventory of the Ebini-Itaki area.* Techn. Rep. no. 9, UNDP Forest Industry Development Survey, 1970, 106 p.

*MILLIER, C.; POISSONNET, M.; SERRA, J. Morphologie mathématique et sylviculture. In: *3e Conférence du Groupe consultatif des statisticiens forestiers IUFRO* (1970), p. 287–307. INRA, 1972, 332 p.

MOONEY, J. W. C. Classification of the vegetation of the high forest zone of Ghana. In: *Tropical soils and vegetation*, p. 85–86. Paris, Unesco, 1961, 115 p.

MORALES, U. J. A. *Estudios estructurales en el Rodal 3 del Bosque Universitario San Eusebio. Edo Mérida.* Mérida, ULA, Fac. Ciencias forestales, tesis de grado, 1966, 84 p.

NELSON-SMITH, J. H. Forest associations of British Honduras. *Caribbean Forester*, vol. 6, no. 1–2, 1945, p. 45–61; no. 3, p. 131–147.

*NEYMAN, J. On a new class of 'contagious' distribution applicable in entomology and bacteriology. *Ann. Math. Statis.*, 10, 1939, p. 35–57.

ODUM, H. T. Rain forest structure and mineral cycling homeostasis. In: Odum, H. T.; Pigeon, R. F. (eds.). *A tropical rain forest. A study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico*, p. H 3–H 52. Division of Technical Information, U.S. Atomic Energy Commission (USAEC, Oakridge, Tenn.), 1970, 1 678 p.

*——; COPELAND, B. J.; BROWN, R. Z. Direct and optical assay of leaf mass of the lower montane rain forest of Puerto Rico. *Proc. Nat. Acad. Sci.* (Washington), 49, 1963, p. 429–434.

*OGAWA, H.; YODA, K.; OGINO, K.; KIRA, T. Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation in Thailand. 2. Biomass. *Nature and Life in South-East Asia*, 4, 1965a, p. 49–80.

*——; ——; KIRA, T.; OGINO, K.; SHIDEI, T.; RATANAWONGSE, D.; APASUTAYA, C. Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation in Thailand. 1. Structure and floristic composition. *Nature and Life in South-East Asia*, 4, 1965b, p. 13–48.

OLBERG, A. Über die Kennzeichnung der Bestandesstruktur. *Allgem. Forst- Jagd Zeitung*, vol. 124, no. 8; vol. 125, 1952–1953.

*OLDEMAN, R. A. A. *L'architecture de la forêt guyanaise.* Paris, Mémoire ORSTOM 73, 1974, 204 p.

——. L'architecture de la végétation ripicole forestière des fleuves et criques guyanais. *Adansonia*, Sér. 2, vol. 12, n° 2, 1972b, p. 253–265, 31 fig.

——, Ecotopes des arbres et gradients écologiques verticaux en forêt guyanaise. *Terre et Vie*, 28, 4, 1974, p. 487-520.

——, Architecture and energy exchange of dicotyledonous trees in the forest. *In* TOMLINSON, P. B. and ZIMMERMANN, M. H. (réd.), *Tropical trees as living systems*, Cambridge University Press, 1978, p. 535-560.

——, *Schaal, grootschaligheid en kleinschaligheid in de bosbouw* (*Large and small-scale forestry*). Nederlands Bosbouw Tijdschrift, 53, 3, 1981, p. 71-81 (résumé et légendes en anglais).

——, *Reaping the interest of the genetic forest capital.* Texte présenté à la réunion d'experts FAO/UNEP/UNESCO, janvier 1982 à Rome ; LH-Bosteelt, Wageningen (Pays-Bas), 1982, 10 p.

OVINGTON, J. D.; OLSON, J. S. Biomass and chemical content of El Verde lower montane rain forest plants. In: Odum, H. T.; Pigeon, R. F. (eds.). *A tropical rain forest. A study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico*, p. H 53–H 77. Division of Technical Information, U.S. Atomic Energy Commission (USAEC, Oakridge, Tenn.), 1970, 1 678 p.

*PAIJMANS, K. Een voorbeeld van interpretatie van Luchtfoto's van oerwoud : Het Malilicomplex op Celebes (Interpretation of aerial photographs in a virgin forest complex: Malili, Celebes, Indonesia). *Tectona*, 41, 1951, p. 111–135.

PEREIRA, J. A. *Silvicultura y manejo de bosques tropicales.* Informe técnico 6, PNUD/FAO, 1970, 160 p.

*PEREZ, J. W. Relation of crown diameter to stem diameter in forests of Puerto Rico, Dominica and Thailand. In: Odum, H. T.; Pigeon, R. F. (eds.). *A tropical rain forest. A study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico*, p. B 105–B 122. Division of Technical Information, U.S.

Atomic Energy Commission (USAEC, Oakridge, Tenn.), 1970, 1 678 p.

PIDGEON, I. M.; ASHBY, E. A new quantitative method of analysing of plant communities. *Austr. J. Sci.*, 5, 1942, p. 19–21.

*PIELOU, E. C. The measurement of diversity in different types of biological collections. *J. Theoret. Biol.*, 13, 1966, p. 131–144.

*PIERLOT, R. *Structure et composition des forêts denses d'Afrique centrale, spécialement celles du Kivu.* Bruxelles, Mémoires Acad. Roy. Sci. Outre-Mer, nouvelle série, vol. 16, n° 4, 1966a, 367 p.

——. La relation entre le nombre de tiges à l'hectare et leur diamètre. In: *6e Congrès forestier mondial* (Madrid), 1966b.

——. Une technique d'étude de la forêt dense en vue de son aménagement : la distribution hyperbolique des grosseurs. *Bull. Soc. Roy. For. Belgique*, 2, 1968, p. 122–130.

*POISSONET, P. Relation entre le nombre d'espèces par échantillon et la taille de l'échantillon dans une phytocénose. *Oecologia Plantarum*, vol. 6, n° 3, 1971, p. 289–296.

*PRESTON, F. W. The commonness and rarity of species. *Ecology*, 29, 1948, p. 254–283.

*——. The canonical distribution of commonness and rarity. *Ecology*, vol. 43, no. 2, 1962, p. 183–215; no. 3, p. 410–432.

PRODAN, M. Die theoretische Bestimmung des Gleichgewichtszustandes im Plenterwald. *Schweiz Zeitschr. f. Forstwesen*, 1949, p. 81–99.

*RAUNKIAER, C. *The life forms of plants and statistical plant geography.* Oxford (being the collected papers of Raunkiaer), 1934, 14+632 p.

RAY, R. G. *Six forest inventories in the tropics. Report no. 5. Nigeria. Summary of the final report.* Directorate of Program coordination, Department of Fisheries and Forestry (Ottawa), 1971, 18 p.

REDHEAD, J. F. *Stand tables of Nigerian Forest Reserves.* Department of Forestry, University of Ibadan, 1964 (unpublished).

REFFYE, Ph. de. *Modélisation de l'architecture des arbres par des processus stochastiques.* Thèse ès science, Paris, Université de Paris-Sud, 1979, 194 p.

*RICHARDS, P. W. Ecological observations on the rain forest of Mount Dulit, Sarawak. *J. Ecology*, vol. 24, no. 1, 1936, p. 1–37; p. 340–360.

*——. Ecological studies on the rain forest of Southern Nigeria. The structure and floristic composition of the primary forest. *J. Ecology*, 27, 1939, p. 1–61.

*——. *The tropical rain forest: an ecological study.* Cambridge Univ. Press, 1952, 450 p. 4th reprint with corrections, 1972.

——. The upland forests of Cameroons Mountain. *J. Ecology*, vol. 51, no. 3, 1963, p. 529-554.

*——; TANSLEY, A. G.; WATT, A. S. The recording of structure, life forms and flora of tropical forest communities as a basis for their classification. *J. Ecology*, 28, 1940, p. 224–239.

*ROBBINS, R. G. The use of the profile diagram in rain forest ecology. *The Journal of Biological Sciences*, vol. 2, no. 2, 1959, p. 53–63.

——. The biogeography of tropical rain forest in South-East Asia. In: *Proc. Symposium Recent Adv. Trop. Ecology*, part 2, 1968, p. 521–535.

*ROBBINS, R. G.; WYATT-SMITH, J. Dryland forest formations and forest types in the Malayan Peninsula. *Malayan Forester*, vol. 27, no. 3, 1964, p. 188–216.

*RODRIGUES, W. A. Aspects phytosociologiques des pseudo-caatingas et forêts de várzea du Rio Negro. In: Aubréville, A., 1961, p. 209–265. Cf. plus haut.

*ROLLET, B. *Études sur les forêts claires du Sud indochinois.* Recherches forestières (Saigon), 1952, 250 p.

*ROLLET, B. *Inventaire forestier de l'Est Mékong.* Rapport FAO n° 1500, 1962, 184 p.

*——. *Introduction à l'inventaire forestier du Nord Congo.* Rapport FAO, 2 vol., n° 1782, 1963, 142+111 p.

*——. *Inventario forestal de la Guyana venezolana.* Informe 3. Caracas, Ministerio de Agricultura y Cria, 1967, 352 p.

*——. Étude quantitative de profils structuraux de forêts denses vénézuéliennes. Comparaison avec d'autres profils de forêts denses tropicales de plaine. *Adansonia*, vol. 8, n° 4, 1968, p. 523–549.

——. La régénération naturelle en forêt dense humide sempervirente de plaine de la Guyane vénézuélienne. *Bois et Forêts des Tropiques* (Nogent-sur-Marne), 124, 1969, p. 19–38.

*——. *Études quantitatives d'une forêt dense humide sempervirente de plaine de la Guyane vénézuélienne.* Thèse doctorat, Faculté des Sciences, Toulouse, 1969, 473 p.+annexe (173 p.), 94 fig., 9 pl., 239 tabl.

——. *L'architecture des forêts denses humides sempervirentes de plaine.* Nogent-sur-Marne, CTFT, 1974, 298 p., 8 pl., 155 tabl.+annexes.

*——; CAUSSINUS, H. Sur l'utilisation d'un modèle mathématique pour l'étude des structures des forêts denses humides sempervirentes de plaine. *C.R. Acad. Sci. Paris*, vol. 268, sér. D, 14, 1969, p. 1853–1855.

ROOSMALEN, M. G. M. van. *Habitat preferences, diet, feeding strategy and social organization of the black spider monkey (Ateles paniscus paniscus (linneaus 1758) in Surinam.* RIN-rapport 80/13, Leersum (Pays-Bas), 1980, 175 p.

ROSEVEAR, D. R.; LANCASTER, P. C. Historique et aspect actuel de la sylviculture en Nigéria. *Bois et Forêts des Tropiques* (Nogent-sur-Marne), 28, 1953, p. 3–12.

*SAINT-AUBIN, G. de. Aperçu sur la forêt du Gabon. *Bois et Forêts des Tropiques* (Nogent-sur-Marne), 78, 1961, p. 3–17.

——. *La forêt du Gabon.* Publ. CTFT, 21, 1963, 208 p.

*SALANDY GUEVARA, C. *Inventario sobre los manglares comprendidos en la región oriental de Venezuela. Plan de manejo y aprovechamiento.* Caracas, Ministerio de Agricultura y Cría, 1964, 42 p.

SANDRASEGARAN, K. Height-diameter-age multiple regression models for *Rhizophora apiculata* Bl. (syn. *Rhizophora conjugata* Linn.) in Matang mangroves, Taiping, West Malaysia. *Malayan Forester*, vol. 34, no. 4, 1971, p. 260–275, 8 tabl.

SCHAEFFER, A.; GAZIN, A.; D'ALVERNY. *Sapinières. Le jardinage par contenance.* Paris, Presses universitaires de France, 1930.

SCHNELL, R. Remarques préliminaires sur les groupements végétaux de la forêt dense ouest-africaine. *Bull. IFAN*, vol. 12, n° 2, 1950a, p. 297–314.

——. *La forêt dense.* Paris, Lechevalier, 1950b, 323 p.

SCHULZ, J. P. Ecological studies on rain forest in Northern Suriname. Proc. Kon. Ned. Akad. Wetenschappen, *afd. Natuurk.*, série 253 (1), 1-267, 1960.

SKELLAM, J. G. Studies in statistical ecology. 1. Spatial pattern. *Biometrika*, 39, 1952, p. 346–362.

SMIT, I. G. *Inventario de bosques con fotografías aereas de la región Rio Carare, Rio Opón, Santander, Colombia.* 1964, 48 p.

SMITH, R. F. The vegetation structure of a Puertorican rain forest before and after short-term gamma irradiation. In: Odum, H. T.; Pigeon, R. F. (eds.). *A tropical rain forest. A study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico*, p. D 103–D 140. Division of Technical Information, U.S. Atomic Energy Commission (USAEC, Oakridge, Tenn.), 1970, 1 678 p.

*STEENIS, C. G. G. J. Van. Tropical lowland vegetation: the characteristics of its types and their relation to climate. In:

Proc. 9th Pacific Science Congress (Bangkok, 1957), 20, 1958, p. 25–37.

*——. Rejuvenation as a factor for judging the status of vegetation types: the biological nomad theory. In: *Proc. Kandy Symposium*, p. 212–218. Paris, Unesco, 1958, 226 p.

*Stehlé, H. Les types forestiers des Iles Caraïbes. *Caribbean Forester*, 6, suppl. 1re partie, 1945, p. 273–468.

*——. Les types forestiers des Iles Caraïbes. *Caribbean Forester*, 7, suppl. 2e partie, 1946, p. 337–709.

Stevenson, N. S. Forest associations of British Honduras. *Caribbean Forester*, vol. 3, no. 4, 1942, p. 164–172.

*Takeuchi, M. The structure of the Amazonian vegetation. Tropical rain forest. II. *J. Fac. Sci. Univ. Tokyo*, Sect. 3:8, 1961, p. 1–26.

*——. Idem. IV. High Campina forest of the upper Rio Negro. Sect. 3:8, 1962a, p. 279–288.

*——. Idem. V. Tropical rain forest near Uaupès. Sect. 3:8, 1962b, p. 289–296.

*Tansley, A. G.; Chipp, T. F. *Aims and methods in the study of vegetation*. London, 1926, 383 p.

Taylor, C. J. La régénération de la forêt tropicale dense dans l'Ouest africain. *Bois et Forêts des Tropiques* (Nogent-sur-Marne), 37, 1954, p. 19–26.

*——. *Synecology and silviculture in Ghana*. Univ. College of Ghana, 1960, 417 p.

*Thai-van-Trung, *Écologie et classification de la végétation forestière du Vietnam*. Inst. Bot. Leningrad, 1–41, 1962, 1 carte (en russe).

*Thomas, M. A theory for analysing contagiously distributed populations. *Ecology*, 27, 1946, p. 329–341.

Tixier, P. *Flore et végétation orophile de l'Asie tropicale. Les épiphytes du flanc méridional du massif sud-annamitique*. Paris, SEDES, 1966, 240 p.

Torquebiau, E. *Analyse architecturale de la forêt de Los Tuxtlas (Veracruz, Mexique)*. Thèse de 3e cycle, Université de Montpellier, Ecologie terrestre, 1981, 185 p.

Tregubov, S. S. *Les forêts vierges montagnardes des Alpes dinariques. Massif de Klakovatcha-Guermetch*. Montpellier, thèse, 1941, 118 p.

*Trochain, J. L. Nomenclature et classification des types de végétation en Afrique noire occidentale et centrale. *Ann. Univ. Montpellier, suppl. scientif., sér. Botanique*, 2, 1946, p. 35–41.

——. Nomenclature et classification des types de végétation en Afrique noire française. *Bull. Inst. Étud. Centr.*, nouvelle série, 2, 1951, p. 9–18.

*Turnbull, K. J. *Population dynamics in mixed forest stands. A system of mathematical models of mixed stand growth and structure*. Univ. Washington, Ph. D. thesis, 1963, 196 p.

*Tüxen, R. Bibliographie zum Problem des Minimi-Areals und der Art-Areal Kurve. *Excerpta Botanica*, B, vol. 10, n° 4, 1970, p. 291–314.

*Vareschi, V. Sobre las formas biológicas de la vegetación tropical. *Bol. Soc. Venezolana Ciencias Naturales*, vol. 26, no. 110, 1966, p. 504–518.

*——. Comparación entre selvas neotropicales y paleotropicales en base a su espectro de biotipos. *Acta Botanica Venezuelica*, 3, 1968, p. 239–263.

Vega, L.; Gomez, G. *Muestro lineal de la regeneración natural en el bosque hidrofítico de Carare*. Inst. Invest. Proyectos Forestales y Madereros, Univ. Dist. Francisco J. de Caldas, Bogotá, 1966.

Veillon, J. P. *Coniferas autóctonas de Venezuela. Los Podocarpus*. Universidad de Los Andes (Mérida), 1962, 156 p.

*——. Variación altitudinal de la masa forestal de los bosques primarios en la vertiente nor occidental de la cordillera de los Andes, Venezuela. *Turrialba*, vol. 15, no. 3, 1965, p. 216–224.

*Vincent, A. J. A quantitative analysis of buttress dimensions of *Shorea leprosula* Miq. (*Meranti tembaga*). *Malayan Forester*, 23, 1960, p. 288–313.

Voorhoeve, A. G. Somes notes on the tropical rain forest of the Yoma-Gola national forest near Bomi Hills, Liberia. *Commonwealth Forestry Review*, vol. 43, no. 1, 1964, p. 17–24.

Walker, F. S. Diagnostic sampling in Eastern Nigeria. *Malayan Forester*, 25, 1962, p. 123–139.

——. Volume table for *Triplochiton scleroxylon*, *Chlorophora excelsa*, *Pycnanthus angolense*, *Khaya* spp., *Terminalia Ivorensis* and *Afzelia* sp. *Bulletin of Nigerian Forest Department*, April 1964, p. 9-10, 6 graphs.

*Webb, L. J. A physiognomic classification of Australian rain forest. *J. Ecology*, vol. 47, no. 3, 1959, p. 551–570.

——; Tracey, J. G. Current quantitative floristic studies in Queensland tropical rain forest. In: *Symposium on ecological research in humid tropics vegetation* (Kuching, Sarawak, 1963), p. 257–261. Unesco Science Co-operation Office for South-East Asia, 1965, 376 p.

*White, H. H. Jr. Variation of stand structure correlated with altitude in the Luquillo Mountains. *Caribbean Forester*, vol. 24, no. 1, 1963, p. 46–52.

*Withmore, T. C. The social status of *Agathis*, in a rain forest in Melanesia. *J. Ecology*, vol. 54, no. 2, 1966, p. 285-301.

*Williams, C. B. *Patterns in the balance of nature and related problems in quantitative ecology*. London, N.Y., Academic Press, 1964, 324 p.

*Womersley, J. S. The *Araucaria* forest of New Guinea. A unique vegetation type in Malaysia. In: *Proc. Symposium on humid tropics vegetation* (Tjiawi, Indonesia), p. 252–257. Unesco Science Co-operation Office for South-East Asia, 1958, 312 p.

*Wyatt-Smith, J. *Manual of Malayan silviculture for inland forests. History (part 1). Environmental factors (part 2). Silviculture and forest management (part 3)*. Malayan For. Rec., 23, 1963, 400 p.

*Zöhrer, F. Ausgleich von Häufig keitsverteilungen mit Hilfe der Beta-Funktion. *Forstarchiv.*, vol. 40, n° 3, 1969, p. 37–42, 6 fig.

*——. The Beta-distribution for best fit of stem-diameter distributions. In: *3e Conférence du groupe consultatif des statisticiens forestiers* (IUFRO, 1970), p. 91–106, 4 fig. INRA, 1972, 332 p.

6 Paléogéographie et autécologie animales

Paléogéographie
Faunes tropicales de vertébrés
Oiseaux
Mammifères
Poissons
Invertébrés

Autécologie
Mammifères
Oiseaux
Reptiles et amphibiens
Poissons
Invertébrés

Les recherches nécessaires et les priorités
Étude des espèces
Recherches prioritaires sur les populations de poissons

Bibliographie

Paléogéographie

D'après la théorie de la tectonique des plaques (Dickinson, 1971; Tarling et Tarling, 1971; Bird et Isaacs, 1972; Dewey, 1972), l'enveloppe la plus externe de la lithosphère est divisée en plusieurs plaques séparées par trois principales sortes de frontières : des crêtes centre-océaniques, là où le fond marin est formé par l'injection depuis la couche sous-jacente de magma en fusion; des fosses profondes, là où le plancher océanique plonge sous le manteau; des failles enfin, là où les plaques se déplacent latéralement les unes par rapport aux autres. Toutes ces zones de contact représentent des foyers d'intense activité sismique.

A la fin du Paléozoïque, il y a quelque 225 millions d'années, tous les continents étaient réunis en un supercontinent unique, la Pangée. Celui-ci a commencé à se fissurer à partir du milieu du Trias. La première rupture sépara deux masses continentales, la Laurasie au nord et le Gondwana au sud. Au cours du Crétacé, évolua un élément de faune laurasien, qui incluait probablement d'anciens poissons, des salamandres, des grenouilles primitives, diverses tortues, des lézards, des serpents boidés, quelques protothériens, des marsupiaux et les premiers mammifères placentaires. A la même époque se différenciait par évolution un élément de faune gondwanien qui incluait des poissons, des cécilies (amphibiens apodes), des grenouilles, des lézards, des boidés, des groupes d'oiseaux ancêtres des ratites et des galliformes, des protothériens et des métathériens. Les dinosauriens étaient caractéristiques des deux continents.

A la fin du Crétacé, l'Amérique du Sud et l'Afrique se sont dissociées, mais l'Amérique du Sud resta probablement reliée à l'Antarctique, tandis que Madagascar se trouvait séparée de l'Afrique puis ultérieurement de l'Inde. La Laurasie existait encore, mais l'Atlantique nord s'ouvrit et l'Europe fut, au moins pendant un certain temps, isolée de l'Asie orientale par des mers peu profondes. La partie occidentale de l'Amérique du Nord fut aussi temporairement isolée de la partie orientale par des mers intérieures s'étendant du golfe du Mexique à l'océan Arctique. Ces mouvements de l'écorce terrestre de la fin du Crétacé isolèrent réellement l'Amérique du Sud de l'Afrique, et Madagascar de l'Afrique et de l'Inde.

Au début du Cénozoïque, les continents furent probablement plus isolés qu'à toute autre époque. Les Amériques du Nord et du Sud étaient encore séparées, l'Inde n'avait pas encore rejoint l'Asie, et les relations

entre l'Afrique et l'Europe n'étaient pas encore établies. La collision entre l'Inde et l'Asie se produisit au cours de l'Éocène, et l'Europe et l'Afrique étaient probablement réunies durant un certain temps au Paléocène et de nouveau à l'Oligocène. L'Amérique du Nord fut probablement reliée à l'Asie durant la majeure partie du Cénozoïque et il y eut à cette époque des échanges floristiques et faunistiques importants. La différenciation des flores et des faunes se poursuivit au sud, sur les continents isolés, pendant le début et au milieu du Cénozoïque, quand ces continents avaient probablement des climats tropicaux qui devaient favoriser l'évolution des espèces dans la plupart des taxons.

A la fin du Cénozoïque, l'Amérique centrale méridionale était formée et il y avait pour la première fois des échanges de flore et de faune entre le nord et le sud de l'Amérique. Cette époque a été marquée par l'orogenèse des Himalayas, des Andes et des Rocheuses et il y eut d'intenses refroidissements et de vastes glaciations dans l'hémisphère nord. Il y eut peu d'échanges de poissons le long du corridor d'Amérique centrale, mais il y eut en revanche un déplacement assez important vers le nord des amphibiens et des reptiles, tandis que le déplacement global des oiseaux et des mammifères se fit, semble-t-il, en sens opposé, bien que cela ne soit pas très clair dans le cas des oiseaux.

A l'exception des passereaux oscines et de la plupart des mammifères, la faune sud-américaine provient principalement d'éléments faunistiques de l'ancien continent du Gondwana. En Afrique, il y eut davantage de mélanges entre les éléments du Gondwana et ceux de Laurasie par suite des relations régulières entre l'Afrique et l'Eurasie. Certains éléments dominants de la faune africaine, tels que les scincidés, les élapidés et les vipéridés — parmi les reptiles — ou les passereaux oscines ainsi que les mammifères placentaires, proviennent d'éléments faunistiques laurasiens.

Faunes tropicales de vertébrés

L'histoire géologique des poissons d'eau douce, des amphibiens et des reptiles est bien claire. Les poissons d'eau douce se sont surtout différenciés dans les deux grandes masses continentales de Laurasie et du Gondwana. La faune la plus riche se forma dans le Gondwana, notamment dans les régions tropicales d'Amérique du Sud et d'Afrique. Cet élément gondwanien inclut des ordres et des familles communs à l'Afrique et à l'Amérique du Sud, mais aussi des familles endémiques propres à chaque continent (car ayant probablement évolué après leur séparation) et des familles qui se formèrent, semble-t-il, sur le Gondwana mais que l'on trouve aussi, aujourd'hui, en Laurasie (tableau 1). Les amphibiens et la plupart des reptiles peuvent être eux aussi subdivisés entre ces deux grands groupes faunistiques, le gondwanien et le laurasien (tableaux 2 et 3). Restent cependant plusieurs taxons reptiliens d'origine encore incertaine (tableau 3).

TABLEAU 1. Origine géographique probable des poissons d'eau douce (Cracraft, 1974)

Éléments faunistiques du Gondwana		Éléments faunistiques laurasiens
Dipnoi	Gymnotoidei	Acipenseroidea
Lepidosirenidae	Rhamphichthyidae[4]	Polyodontidae
Ceratodontidae[1]	Apteronotidae[4]	Acipenseridae
Polypterini	Gymnotidae[4]	Holostei
Polypteridae[2]	Electrophoridae[4]	Lepisosteidae
Osteoglossiformes	Siluriformes	Amioidea
Osteoglossidae	25 familles	Amiidae
Notopteridae	Atheriniformes[1]	Cypriniformes
Hiodontidae[3]	Cyprinodontidae	Cyprinoidei
Mormyriformes	Poeciliidae	Catostomidae
Mormyridae[2]	Goodeidae	Cyprinidae
Gymnarchidae[2]	Adrianichthyidae	Cobitidae[6]
Gonorhynchiformes	Perciformes	Homalopteridae[5]
Kneriidae[2]	Cichlidae	Salmoniformes
Phractolaemidae[2]	Nandidae	Umbridae
Cypriniformes	Anabantidae[6]	Esocidae
Characoidei	Luciocephalidae	Salmonidae
Characidae	Mastacembelidae[6]	Percopsiformes
Citharinidae[2]	Chaudhuriidae	Percopsidae[3]
Hemiodontidae[4]	Channiformes	Aphredoderidae[3]
Anostomidae[4]	Channidae[6]	Amblyopsidae[3]
Ctenoluciidae[4]	Clupeiformes	Perciformes
Gasteropelecidae[4]	Denticipitidae[2]	Centrarchidae[3]
		Percidae

1. Attribués de façon hypothétique au Gondwana.
2. Limités à l'Afrique.
3. Limités à l'Amérique du Nord.
4. Limités à l'Amérique du Sud et à l'Amérique centrale.
5. Limités à l'Eurasie.
6. Communs à l'Afrique et à l'Eurasie.

TABLEAU 2. Origine géographique probable des amphibiens (Cracraft, 1974)

Éléments faunistiques du Gondwana	Éléments faunistiques laurasiens
APODA	CAUDATA
Caeciliidae	Hynobiidae
ANURA	Cryptobranchidae
Pipidae	Ambystomidae
Leiopelmatidae	Salamandridae
Microhylidae	Amphiumidae
Hylidae	Plethodontidae
Bufonidae	Proteidae
Myobatrachidae	Sirenidae
Rhinodermatidae	ANURA
Leptodactylidae	Ascaphidae
Dendrobatidae	Rhinophrynidae
Pseudidae	Discoglossidae
Centrolenidae	Pelobatidae
Ranidae (en partie)	Ranidae (en partie)
Sooglossidae	
Hyperoliidae	

Pour les oiseaux, semblable analyse est impossible.

Dans le cas des mammifères, la plupart des familles encore existantes apparurent au Tertiaire; en conséquence leur répartition actuelle n'a pas été fortement influencée par les grands déplacements continentaux. Il existe cependant d'importantes faunes de mammifères placentaires du Gondwana en Amérique du Sud et en Afrique. Les formes sud-américaines comprennent des édentés, des condylarthres, des notongulés et probablement des chauves-souris, des rongeurs caviomorphes et des singes platyrhiniens. Ils ont vraisemblablement une origine septentrionale. Les groupes africains anciens comprennent des cétacés, des proboscidiens, des hyracoïdes, des embrithopodes et, probablement, des insectivores, des primates, des carnivores et des rongeurs. L'origine septentrionale de ces groupes est également vraisemblable. Les primates et les rongeurs, dont l'évolution se produisit en Afrique, se sont probablement répandus en Amérique du Sud quand les deux continents furent au plus près l'un de l'autre.

La région australienne, y compris toutes les îles à l'est de la ligne de Wallace, est faunistiquement très distincte des autres régions tropicales. La transition depuis les flores et les faunes asiennes caractéristiques de Java, de Bornéo et des îles de la Sonde plus occidentales, jusqu'à celles d'Australie n'est pas brutale et la ligne qui sépare ces deux régions pourrait être placée ailleurs depuis la ligne de Wallace elle-même jusque vers la Nouvelle-Guinée selon le taxon considéré (Darlington, 1957).

La région australienne est pauvre en poissons d'eau douce (mais héberge la famille endémique des Dipneustes) et en anoures (Leptodactylidés, Hylidés, Ranidés et Brévicipitidés), mais elle possède en revanche de nombreux reptiles (plusieurs familles de tortues, des crocodiles, des geckos, des agamidés, des scincidés, des varans, des pythons, des colubridés et de nombreux élapidés). Son avifaune est caractéristique, ainsi que sa faune mammalienne, par ailleurs pauvre en espèces.

TABLEAU 3. Origine géographique probable des reptiles (Cracraft, 1974)

Éléments faunistiques du Gondwana	Éléments faunistiques laurasiens	Éléments d'origine inconnue
CHELONIA	CHELONIA	CHELONIA
Chelyidae	Dermatemydidae	Testudinidae
LACERTILIA	Chelydridae	Cheloniidae
IGUANIA	Carettochelyidae	Dermochelyidae
Iguanidae	Trionychidae	Pelomedusidae
Agamidae	LACERTILIA	RHYNCHOCEPHALIA
Chamaeleontidae	SCINCOMORPHA	Sphenodontidae
GEKKOTA	Xantusiidae	LACERTILIA
Gekkonidae	Dibamidae	SCINCOMORPHA
Pygopodidae	Scincidae	Amphisbaenidae
SCINCOMORPHA	ANGUOIDEA	OPHIDIA
Teiidae	Anguidae	TYPHLOPOIDEA
Lacertidae	Anniellidae	Typhlopidae
Gerrhosauridae	Xenosauridae	Leptotyphlopidae
OPHIDIA	VARANOIDEA	COLUBROIDEA
BOIDEA	Helodermatidae	Colubridae
Boidae (en partie)	Varanidae	Hydrophiidae
	Lanthanotidae	CROCODILIA
	OPHIDIA	Crocodylidae
	BOIDEA	
	Boidae (en partie)	
	Aniliidae	
	COLUBROIDEA	
	Elapidae	
	Viperidae	

Oiseaux

Les oiseaux des forêts tropicales du globe sont bien connus. Pour l'Afrique, l'œuvre immense de Chapin fut condensée en quatre volumes parus en 1954. Plus récemment, l'avifaune de l'ensemble du continent africain a été traitée de façon exhaustive par Moreau (1966), puis complétée par Hall et Moreau (1970).

En dépit de sa taille importante et de la stabilité climatique générale qui y régna pendant le Crétacé et le Cénozoïque, l'Afrique n'héberge guère de taxons aviens endémiques de niveau supraspécifique (Moreau, 1966 ; Cracraft, 1974) et même sa richesse spécifique est relativement médiocre (Keast, 1972). Sur des surfaces restreintes de forêt tropicale humide un observateur patient trouvera vraisemblablement au moins deux fois plus d'espèces en Amérique du Sud qu'en Afrique (Amadon, 1973). L'avifaune africaine procède apparemment de deux origines principales. Certains groupes, comme les Struthionidés, les Musophagidés, les Coliidés, les Ptéroclidés, les Columbidés, les Psittacidés et les Eurylaimidés, ont des formes étroitement apparentées en Amérique du Sud et doivent représenter des éléments de l'ancienne avifaune du Gondwana (Cracraft, 1974). L'autre origine correspond à des familles largement répandues en Eurasie tropicale et subtropicale. Certaines d'entre elles ont pu effectuer leur radiation en Afrique, mais on n'a pas de preuves qu'elles soient d'origine africaine et qu'elles se soient ensuite répandues en Asie puis dans le Nouveau Monde.

Mammifères

La répartition des mammifères dans les tropiques de l'Ancien Monde semble facile à interpréter. Toutes les familles récentes paraissent provenir d'une origine laurasienne bien que certaines aient réalisé leur radiation sous les tropiques. Les possibilités de déplacements à l'intérieur des régions tropicales qu'auraient pu avoir les formes issues par radiation d'ancêtres laurasiens ont été surtout affectées par la rupture du continent de Gondwana. Actuellement 13 ordres et environ 52 familles de mammifères vivent dans les tropiques de l'Ancien Monde. Parmi eux, les Insectivores (6 familles), les Dermoptères (1 famille), les Primates (6 familles), les Lagomorphes (1 famille), les Rongeurs (13 familles), les Carnivores (3 familles), les Périssodactyles (3 familles) et les Artiodactyles (6 familles) sont presque universellement considérés par les paléontologistes comme d'origine laurasienne (McKenna, 1969). Les chauves-souris (Chiroptères) ont aujourd'hui une distribution cosmopolite mais elles sont étroitement apparentées à des ordres supposés avoir une origine laurasienne (Insectivores, Dermoptères). Les pangolins (Pholidotes), actuellement confinés à l'Asie et à l'Afrique tropicales, sont connus à l'état fossile d'Amérique du Nord et d'Europe au début du Tertiaire. Si l'oryctérope (Tubulidentés) est étroitement apparenté aux Condylarthres, comme le suggère McKenna (1969), son origine serait aussi laurasienne. Pour la même raison, les éléphants (Proboscidiens) et les damans (Hyracoïdés) ont probablement une origine laurasienne.

Même si la plupart des taxons mammaliens semblent avoir pénétré en Afrique par le nord, nombre d'entre eux ont accompli leur radiation en Afrique puis, de là, ont réenvahi l'Asie et l'Europe. Tel fut le cas des Crocidurinées parmi les Soricidés, des Lorisidés, des Cercopithécidés, des Oréopithécidés, des Pongidés, des Hominidés, des Cricétidés, des Dendromuridés, des Thryonomyidés, des Viverridés, des Hyaenidés, des Félidés, des Rhinocérotidés, des Oryctéropodidés, des Deinothériidés, des Gomphothériidés, des Éléphantidés, des Procaviidés, des Hippopotamidés, des Suidés, des Tragulidés, des Giraffidés et des Bovidés (Cooke, 1968). Certaines de ces familles sont citées principalement parce que les fossiles connus y sont plus anciens en Afrique qu'en Asie, mais les restes fossiles sont en général médiocres et une origine asienne pour les Crocidurinées et les Pongidés n'est pas impossible.

A la différence des oiseaux, les faunes mammaliennes d'Afrique et d'Amérique du Sud ont une richesse très voisine. L'Afrique héberge 51 familles, 240 genres et environ 756 espèces tandis que la zone néo-tropicale abrite 50 familles, 278 genres et quelque 810 espèces (Keast, 1972). La richesse légèrement supérieure des tropiques du Nouveau Monde est imputable aux chauves-souris et aux rongeurs dont les espèces sont plus nombreuses en Amérique du Sud et centrale qu'en Afrique. La plus grande richesse en chauves-souris des régions néo-tropicales caractérise aussi des zones d'étendue limitée : ainsi, par exemple, le Cameroun a 76 espèces de chauves-souris contre 104 en Colombie; 115 espèces sont connues du Zaïre tandis qu'on en dénombre 154 au Mexique. Dans le cas des rongeurs cependant, la plus grande richesse de l'aire néo-tropicale résulte de remplacements géographiques des espèces, puisque, par exemple, le Zaïre et le Brésil hébergent à peu près autant d'espèces, soit respectivement 92 et 95. Les primates de forêt présentent une similitude numérique sur les deux continents, avec 5 familles, 14 genres et 44 espèces en Afrique, et 3 familles, 16 genres et 42 espèces en Amérique tropicale. En Afrique, cependant, 5 espèces de singes se sont adaptées aux savanes, ce qui n'a pas été le cas en Amérique du Sud.

La différence la plus frappante entre les faunes mammaliennes des deux continents est la prééminence des ongulés en Afrique. Vingt-sept espèces sont connues des forêts humides de l'Afrique et 68 de ses formations herbacées, tandis qu'il n'y a en Amérique du Sud que 9 espèces forestières et 6 espèces savanicoles. Néanmoins, des ressemblances écologiques sont aisément discernables, les Cervidés et grands rongeurs caviomorphes d'Amérique du Sud étant les homologues des Tragulidés et des Céphalophinés de l'Afrique occidentale (Dubost, 1968).

Poissons

L'union de l'Amérique du Sud et de l'Afrique au Mésozoïque s'est accompagnée de l'évolution des poissons dulçaquicoles sur l'ensemble des deux continents, après quoi ils se différencièrent séparément dans chacun d'eux (voir Takeuchi *et al.*, 1967, pour un excellent résumé des preuves géologiques). Les affinités entre les groupes de

poissons les plus primitifs des deux continents constituent par ailleurs la preuve biologique.

Bien que le continent africain fût relié à l'Amérique du Sud, sa faune de poissons d'eau douce traduit une histoire différente. En Afrique l'ichtyofaune la plus riche se trouve près de l'équateur, avec par exemple plus de 400 espèces réparties en 24 familles dans le fleuve Zaïre (Congo). Le haut Niger héberge au moins 134 espèces et le Zambèze 155, tandis qu'on en trouve moins d'une centaine au sud du Zambèze dont plus de 50 % sont des Cyprinidés. Selon Roberts (1972), 15 % des espèces du bassin du Congo sont des Characoïdes, 23 % des Siluroïdes et 16 % des Cyprinoïdes, soit un total de 54 % d'Ostariophysaires. A titre comparatif, l'ichtyofaune de l'Amazone comprend 43 % de Characoïdes, 39 % de Siluroïdes et 3 % de Gymnotidés, ce qui correspond au total de 85 % d'Ostariophysaires. L'Afrique a une ichtyofaune beaucoup plus complexe. A côté des groupes communs à l'Amérique du Sud (Ostariophysaires, Lepidosirénidés, Ostéoglossidés, Nandidés, Cichlidés, Cyprinodontidés, Poeciliidés, Galaxiidés et Percichthyidés), beaucoup sont communs à l'Asie (Notoptéridés, Cyprinidés, Mastacembélidés, Anabantidés et Ophiociphalidés ou Channidés). Mais il y a aussi des formes primitives de poissons primaires dulçaquicoles connues seulement de l'Afrique (Polyptéridés, Denticipitidés, Pantodontidés, Phractolaemidés, Knériidés, Mormyridés et Gymnarchidés). Ainsi, la diversité taxinomique est beaucoup plus considérable en Afrique, bien qu'il y ait moins d'espèces au total qu'en Amérique du Sud.

Selon Darlington (1957), la répartition en Afrique se caractérise par une grande richesse et une diversité des phylums anciens qu'on ne retrouve nulle part ailleurs, depuis l'Afrique occidentale tropicale jusqu'au Nil, la richesse étant maximale au Zaïre. L'est est caractérisé par une relative pauvreté, compensée en partie par les Cyprinidés d'origine asiatique. Localement eurent lieu des radiations adaptatives, en particulier chez les Cichlidés des grands lacs. On note un appauvrissement progressif dans le Sahara, bien que quelques poissons y soient encore présents dans des pièces d'eau isolées. Enfin, avec une transition insensible, on trouve à l'extrémité nord-ouest du continent une ichtyofaune très différente, étroitement apparentée à celle d'Europe. Ces types de répartition sont évidemment déterminés par les climats, l'importance des systèmes de drainage et leur histoire.

Une des questions restées jusqu'ici sans réponse concerne la non-prédominance des Characoïdes contrairement à ce qui est le cas en Amérique du Sud, où ils semblent avoir occupé par radiation adaptative un très large éventail de niches écologiques comme le traduit bien la grande diversité des dentitions et des types d'alimentation au sein de ce groupe. On peut faire toutefois certaines hypothèses. Premièrement, l'Afrique a pu avoir dans le passé une faune de Characoïdes aussi diversifiée que celle d'Amérique du Sud, mais beaucoup d'espèces auraient été déplacées puis se seraient éteintes avec l'expansion récente des Cyprinidés. Deuxièmement, les Cyprinidés pourraient être arrivés en Afrique et avoir occupé les niches vacantes avant que les Characoïdes n'aient pu effectuer leur radiation. Troisièmement enfin, la spéciation des Characoïdes pourrait n'avoir jamais été possible en Afrique.

Dans les nombreux lacs d'Afrique centrale et orientale, la radiation adaptative des Cichlidés en fit un groupe de poissons numériquement dominant. L'Amérique du Sud n'a jamais eu un réseau de lacs aussi important. Bien qu'une importante radiation de poissons se soit déroulée sur les deux continents, elle affecta deux groupes différents.

La faune africaine est évidemment un produit des groupes originellement présents. Cependant, la présence de plusieurs groupes primitifs propres à l'Afrique suggère, soit qu'ils existaient déjà mais ne se trouvaient pas en Amérique du Sud, soit qu'ils se développèrent après la rupture de la liaison entre les deux continents. La faune d'Afrique est aussi soumise à une influence asiatique; l'acquisition des Cyprinidés y est probablement d'origine assez récente.

Invertébrés

La connaissance que l'on a de la distribution des ordres, des familles et des espèces d'invertébrés est si faible qu'il n'est pas possible de rassembler des données significatives sur la richesse faunistique des diverses régions tropicales. Quelques groupes d'insectes cependant sont assez bien connus pour permettre quelques comparaisons préliminaires. Les papillons tropicaux sont relativement bien connus et sont très riches en espèces en Amérique du Sud (tableau 4), qui possède une faune lépidoptérologique particulière, la plupart des genres y étant endémiques (tableau 5). Les Termites sont plus riches en Afrique, à la fois en espèces et en genres (tableau 6), tandis que

TABLEAU 4. Les faunes de papillons des diverses régions du monde (données rassemblées à partir de Lewis, 1973)

	Europe	Amérique du Nord	Asie	Indo-Australasie	Afrique	Amérique du Sud
Familles	7	10	10	11	9	13
Genres	113	116	177	350	250	618
Espèces	241	344	409	1 353	1 199	1 912

TABLEAU 5. Pourcentages des genres de papillons endémiques ou communs à d'autres régions tropicales. Puisque les genres qui coexistent aussi dans les régions tempérées adjacentes ne sont pas considérés dans ce tableau, les totaux n'atteignent pas 100 % (données rassemblées à partir de Lewis, 1973)

	Amérique du Sud	Indo-Australasie	Afrique
Endémiques	90,8	66,6	75,8
Amérique du Sud	—	1,5	0,4
Indo-Australasie	0,8	—	17,6
Afrique	0,2	12,5	—
Toutes trois	1,0	1,7	2,5

TABLEAU 6. Les faunes de termites de diverses régions du monde

	Néo-tropicale[1]	Éthiopienne[2]	Orientale[3]
Genres	60	89	38
Espèces	408	570	(525)[4]

1. Araujo, R. L. Termites of the neotropical region. Dans : Krishna, K.; Weesner, F. M. (dir. publ.). *Biology of Termites*, vol. II. New York, Academic Press, 1970, 643 p.
2. Buillon, A. Termites of the Ethiopian region. Dans : Krishna, K.; Weesner, F. M., *op. cit.*
3. Roonwal, M. L. Termites of the Oriental region. Dans : Krishna, K.; Weesner, F. M., *op. cit.*
4. Comprend les espèces et les sous-espèces.

l'Amérique du Sud a plus de genres mais moins d'espèces que la région orientale.

Le rôle des mouvements des continents sur les modalités de la répartition des invertébrés terrestres est mal connu et la synthèse des connaissances actuelles dans ce domaine reste à faire.

Autécologie

L'écologie animale peut concerner l'un ou l'autre des thèmes d'étude suivants, ou plusieurs d'entre eux à la fois : les cycles annuels, les taux de reproduction, l'utilisation des ressources, la sélection du biotope, la dynamique des populations, les relations de concurrence et de prédation. Certains de ces thèmes de recherche demandent des travaux d'assez courte durée, tandis que d'autres exigent beaucoup d'années de travail avec des individus marqués. Les études à long terme sont particulièrement rares dans le cas des animaux forestiers tandis que les informations fournies par les travaux de courte durée restent encore peu nombreuses.

Mammifères

Les forêts tropicales des différents continents sont caractérisées par des densités élevées de primates bien qu'elles soient moins importantes en Amérique du Sud qu'en Afrique ou en Asie. L'importance numérique et la structure des hardes varient énormément chez les primates, mais les espèces forestières montrent cependant une nette tendance à vivre en petits groupes, à mâle unique. Les singes mangeurs de feuilles, en particulier, qui représentent en forêt la fraction la plus importante du peuplement de primates, vivent en petits groupes à des densités élevées (Eisenberg *et al.*, 1972). Toutes les espèces de *Cercopithecus* des pluviisylves d'Afrique vivent en petits groupes, autour d'un mâle unique, tandis que *Mandrillus leucophaeus*, *Cercocebus* spp. et *Miopithecus talapoin* ont des hardes plus importantes, renfermant plusieurs mâles (Gartlan et Struhsaker, 1972). La signification d'une telle différence n'est pas connue. La plupart des primates donnent naissance à un seul jeune à la fois, quel que soit le biotope considéré. Deux fortes pressions sélectives semblent avoir favorisé une telle portée minimale. La première est la plus grande difficulté de mouvement des femelles ayant plus d'un jeune (Goss-Custard, Dunbar et Aldrich-Blake, 1972). Chez les espèces dont les portées sont de deux ou trois les jeunes sont gardés dans un nid la plupart du temps, les femelles ne transportant pas, habituellement, plus d'un jeune à la fois. La longue période de dépendance liée aux variations saisonnières des ressources alimentaires pourrait représenter une seconde pression sélective. Dans nombre de cas les taux de reproduction et de survie des jeunes primates sont liés à ces variations des ressources alimentaires (Goss-Custard, Dunbar et Aldrich-Blake, 1972) mais davantage de travaux sur les relations entre la dynamique des populations et la disponibilité des ressources sont encore nécessaires.

Les premières études sur les primates tropicaux indiquaient une forte ségrégation verticale des espèces forestières (Booth, 1956). Les travaux ultérieurs n'ont pas confirmé l'importance d'une telle ségrégation, les strates de nourrissage des espèces se chevauchant en fait largement, mais les hauteurs moyennes sont tout de même différentes (Gartlan et Struhsaker, 1972 ; Clutton-Brock, 1973). Entre les espèces écologiquement semblables il existe une nette séparation par habitat (Gartlan et Struhsaker, 1972). Il y a aussi des changements avec l'altitude, principalement par disparition des espèces caractéristiques des forêts de plaine. Les ségrégations spatiales les plus marquées semblent se produire entre espèces de même taille paraissant écologiquement équivalentes. Cela suggère que la concurrence serait, en forêt tropicale, un facteur important de l'organisation spatiale des peuplements de primates.

Bien que la plupart des gros mammifères se trouvent dans les régions tropicales sèches de l'Afrique, on rencontre quelques troupeaux d'éléphants (*Loxodonta africana*) et de buffles (*Syncerus caffer*) dans les parties les moins manipulées des forêts tropicales d'Afrique occidentale. Y sont également courantes quelques espèces de duiker, tandis que le bongo (*Boocercus eurycerus*) est rare.

Les forêts d'altitude de l'Afrique orientale possèdent de riches populations de gros mammifères. C'est ainsi que sur les pentes du mont Kenya et des Aberdares on trouve des troupeaux d'éléphants et de buffles qui contribuent au développement des activités touristiques. Le bongo est également présent, mais il devient de plus en plus rare (Price, 1969). A la suite de la mise en culture et de la création de plantations forestières, les éléphants sont confinés aux îlots résiduels de forêts d'altitude, ce qui entraîne dans certaines régions la destruction de la forêt. Des recherches écologiques sont nécessaires pour mieux connaître les rapports entre les éléphants et d'autres gros mammifères et la forêt.

Les forêts sèches sempervirentes de *Baikiaea plurijuga* du sud de la Zambie, de l'Angola, du Botswana et du Zimbabwe ne régénèrent pas si on les brûle car l'espèce *B. plurijuga* est sensible au feu. Si la forêt est protégée du feu, un fourré dense se développe en sous-bois et les germinations de *B. plurijuga* ne peuvent pousser convenablement dans ces conditions. Mitchell (1960) a proposé qu'il y avait dans le passé des troupeaux importants d'éléphants dans les forêts à *Baikiaea* et que ces éléphants mainte-

naient ouvert le fourré de sous-bois par le broutage et le piétinement. En pâturant, les éléphants faisaient disparaître le matériel végétal inflammable et empêchaient ainsi l'extension des feux de saison sèche. Cet auteur a également proposé que les graines de *Baikiaea* se trouvaient ensemencées par le piétinement et les sabots des animaux. Il faut noter que l'espèce *B. plurijuga* n'est pas appétible pour l'éléphant et il est possible que l'établissement de cette forêt remonte à une époque où les populations d'éléphants étaient bien plus grandes qu'à présent. Les essais de régénération de cette forêt dans les conditions actuelles ont jusqu'ici échoués.

Oiseaux

Bien que les travaux purement descriptifs soient encore nécessaires, les connaissances actuelles des aspects fondamentaux de la biologie des oiseaux tropicaux et de leurs adaptations ne devraient pas être sérieusement modifiées par de nouvelles découvertes.

Des études précises de dynamique des populations n'existent que dans quelques cas seulement.

Bien que seules quelques espèces d'oiseaux tropicaux soient connues en détail, on peut présenter quelques traits généraux quant à leurs caractéristiques écologiques les plus significatives.

Saisons de reproduction. Presque tous les oiseaux tropicaux ont des saisons de reproduction bien délimitées, mais dans les régions plus humides celles-ci sont en moyenne plus étendues que pour les espèces des zones tempérées. Sous les tropiques les plus longues saisons de reproduction sont observées chez les espèces de forêt humide tandis que les plus courtes, habituellement associées avec la saison des pluies (bien que quelques grands rapaces et oiseaux aquatiques se reproduisent pendant la saison sèche), se trouvent dans les régions les plus sèches (Moreau, 1950; Lack, 1968; Ricklefs, 1969).

Taille des pontes. Les pontes des oiseaux tropicaux sont nettement plus petites que celles de leurs homologues tempérés. Dans les régions tropicales humides les pontes de deux œufs sont la règle tandis que dans les régions à alternance saisonnière plus marquée les pontes de trois œufs sont les plus fréquentes; les espèces des zones tempérées déposent, quant à elles, en moyenne 4 à 5 œufs. Toutefois, parce que les saisons de reproduction sont en moyenne plus longues sous les tropiques, la production annuelle totale d'œufs pourrait y être à peu près aussi importante qu'en zone tempérée.

Survie. Dans les régions tropicales humides tous les observateurs ont signalé que les taux de prédation au nid étaient très élevés et que la mortalité des jeunes par sous-alimentation était au contraire relativement rare en comparaison de ce qu'on constate en zone tempérée. Les quelques études disponibles indiquent pour les petits oiseaux tropicaux des taux de survie des adultes plus élevés que chez leurs homologues tempérés; de tels taux de survie peuvent d'ailleurs être déduits de leur faible taux de reproduction.

Déplacements. Les oiseaux forestiers tropicaux sont très sédentaires et leurs déplacements sont rapidement arrêtés par des barrières mésologiques même très restreintes. Les espèces de milieux secondaires, d'autre part, sont adaptées à des déplacements plus importants et à coloniser d'autres zones récemment modifiées. Ces différences sont importantes à considérer lors de la mise en œuvre des mesures de protection.

Organisation sociale. Les oiseaux frugivores tropicaux sont bien connus pour leurs comportements de reproduction inhabituels, les parades collectives des mâles étant associées au port de plumages éclatants, souvent hyperdéveloppés. On a de plus en plus la preuve que l'existence de comportements collectifs de reproduction est beaucoup plus courante chez les oiseaux tropicaux que chez les oiseaux des régions tempérées (Fry, 1972), mais la raison en est mal connue. L'importance du comportement territorial est difficile à déterminer parce que les territoires peuvent être occupés toute l'année, de sorte que les voisins se connaissent bien. L'intensité de l'activité territoriale est donc bien moindre que chez les espèces migratrices qui doivent établir des territoires et s'y reproduire pendant une période de temps relativement courte. Pour cette raison, les modalités d'espacement de la plupart des petits oiseaux forestiers tropicaux sont relativement mal connues.

L'habitat. Il est amplement démontré que, dans les forêts tropicales, les oiseaux sont inféodés à des strates de végétation plus strictes que dans les forêts tempérées et que cela va de pair avec la plus grande richesse spécifique des forêts tropicales. De surcroît, de faibles variations des caractéristiques de la végétation produisent, en zone tropicale, des changements plus importants de la composition spécifique des peuplements d'oiseaux qu'en zone tempérée.

Reptiles et amphibiens

Presque tous les taxons d'amphibiens et de reptiles sont plus riches en espèces dans les régions tropicales que dans les régions tempérées. La totalité des quelque 73 espèces d'Apodes sont tropicales. Avec 2 000 espèces environ les Anoures sont présents à presque toutes les latitudes mais la richesse spécifique est beaucoup plus grande sous les tropiques. La faune néo-tropicale d'Anoures est dominée par les familles des Bufonidés, des Leptodactylidés (plus de 300 espèces), des Atélopodidés et des Hylidés. Dans les régions tropicales de l'Ancien Monde les familles dominantes sont celles des Pélobatidés, des Ranidés, des Rhacophoridés et des Brévicipitidés. La région australienne possède elle aussi une riche faune d'Anoures dominée par les familles des Leptodactylidés, des Ranidés et des Brévicipitidés. A l'inverse, les Urodèles sont fondamentalement un groupe de régions tempérées : on ne les rencontre en zone tropicale qu'en Amérique centrale, avec près de 100 espèces surtout caractéristiques des forêts humides de montagne (Wake, 1970).

Les tortues sont abondantes dans toutes les régions tropicales mais les familles dominantes diffèrent selon les continents. Les tortues néo-tropicales appartiennent pour la plupart aux familles des Chélydridés (15 espèces), des Pélomédusidés (7 espèces) et des Chélydidés (13 espèces). En Afrique et en Asie tropicales dominent les familles des Testudinidés (40 espèces) et des Trionychidés (18 espèces).

Les faunes tropicales de lézards sont elles aussi très différentes : dans les tropiques du Nouveau Monde abondent les Iguanidés (300 espèces environ) et les Téiidés (175 espèces) tandis que la faune africaine est dominée par les Chamaeleontidés (80 espèces), les Lacertidés (130 espèces) et les Cordylidés (46 espèces), et celle d'Asie par les Agamidés (250 espèces). En revanche, la plupart des familles de serpents se retrouvent dans toutes les régions tropicales.

L'écologie des reptiles et des amphibiens des tropiques humides a été relativement peu étudiée. Pianka (1973) a fait une bonne synthèse des recherches effectuées. Par leur abondance et la relative simplicité de leurs biotopes, les lézards insulaires des Antilles ont suscité l'intérêt et donné lieu à des études poussées. Quelques-unes de ces études concernent des milieux forestiers, mais l'écologie des îles est sensiblement différente de celle de milieux semblables du continent. Il n'existe pas de travaux à long terme sur les populations d'amphibiens et de reptiles tropicaux.

Toutefois, on est en mesure de caractériser les traits essentiels des peuplements de lézards (Schoener, T. W., communication personnelle). Premièrement, tous les peuplements de reptiles montrent au niveau des espèces des différences marquées dans l'occupation du biotope, et la nature ou la taille des proies consommées. Deuxièmement, la séparation des espèces en fonction des périodes d'activité pendant le jour est courante chez les lézards diurnes et connue pour les tortues, mais n'a pas encore été observée ni chez les lézards nocturnes ni chez les serpents. Troisièmement, la séparation des espèces en fonction de leur saison de reproduction est relativement rare chez les reptiles bien que la plupart des espèces soient, même dans les forêts tropicales humides, des reproducteurs saisonniers. Une telle non-ségrégation des saisons de reproduction est typique d'animaux dont la période de maturation est longue par rapport à la durée du cycle annuel. Quatrièmement, les différences de micromilieu entre les espèces augmentent à mesure que croît le nombre des espèces qui vivent ensemble. Cinquièmement enfin, la distinction en fonction des types de régime alimentaire est plus importante pour les animaux qui se nourrissent de grandes proies (par rapport à leur propre taille) que pour ceux qui consomment des proies relativement petites.

Poissons

La plupart des travaux effectués en Afrique relèvent de la biologie des pêches, l'étude consacrée à la radiation évolutive des espèces de Cichlidés des grands lacs représentant un prolongement intéressant. D'autres espèces commercialement importantes, tel le Cyprinidé *Labeo*, ont aussi été étudiées. Fryer et Iles (1972) ont résumé les connaissances, en biologie et pêcherie, sur les poissons des grands lacs d'Afrique, fournissant en même temps une bibliographie étendue de la question.

Taxinomie. Les connaissances taxinomiques sur les poissons d'eau douce sont bien développées (Boulenger, 1901-1916).

Éthologie. Depuis Baerends et Baerends-Van-Roon (1950), il existe une abondante littérature sur le comportement des Cichlidés. La plupart de ces travaux concernent des espèces africaines et ont été réalisés en laboratoire.

Écologie. L'immense majorité des études écologiques se rapportent aux lacs africains. On ignore comment sont organisés les peuplements de poissons, ce que mangent ces poissons, quels sont leurs effets sur les ressources trophiques, quelle influence ont les saisons sur leur reproduction, et dans quelle mesure ils sont adaptables.

Exploitation des ressources piscicoles. La plupart des travaux ont été réalisés en Afrique. Ils concernent principalement des espèces introduites, comme la truite canadienne *Salvelinus fontinalis*, ou des espèces indigènes — mais aussi plus largement introduites — de *Tilapia*. Dans la plupart des cas les essais d'introduction ont été couronnés de peu de succès; ils aboutirent à l'extermination d'espèces commercialement importantes ou même de formes endémiques (voir Zaret et Paine, 1973), ou bien ils exigèrent des investissements importants pour des gains négligeables. Dans quelques cas, cependant, les résultats ont été excellents (voir Fernando et Indrasena, 1969), mais cela reste imprévisible. Les succès les plus spectaculaires ont été obtenus en Afrique, avec des poissons indigènes.

Invertébrés

Les études de populations d'insectes tropicaux concernent principalement des espèces d'intérêt médical, agricole ou forestier. Parce que l'accent a été placé sur des espèces nuisibles (voir résumés de Clark *et al.*, 1967, et de Boer et Gradwell, 1971) il est probable que les modèles démographiques qu'on peut déduire de telles études n'ont pas de valeur suffisamment générale pour permettre de faire des conclusions ou des prévisions solides applicables à des insectes pris au hasard (Gilbert et Singer, 1973). Sous les tropiques, où les études sont peu nombreuses et la diversité des espèces et des modes de vie considérable, toute prévision est particulièrement difficile.

Il existe peu de travaux satisfaisants sur les insectes tropicaux. De récentes études suivies de marquage-recapture sur certains papillons font apparaître des différences entre populations tropicales et populations tempérées mais aussi, pour les populations tropicales, entre milieux perturbés et milieux intacts. Quant à la courbe des valeurs reproductives, à la taille des œufs, à la biologie larvaire, à la longévité des adultes et à la taille et la stabilité des populations, l'espèce tropicale *Acraea encedon*, dont la larve se nourrit de plantes rudérales (*Commelina*) et qui est présente toute l'année durant, est comparable aux espèces tempérées écologiquement homologues — *Euphydryas*, *Ghlosyne* (Owen, 1971). En revanche, les *Heliconius* de Trinidad, qui se nourrissent de *Passiflora*, en diffèrent énormément (Ehrlich et Gilbert, 1973). Les adultes vivent jusqu'à six mois sans période d'inactivité. La production des œufs s'étale sur la même période et la majeure partie des ressources utilisées par les adultes est consacrée à l'élaboration des œufs. Les *Heliconius* récoltent du pollen dont les acides aminés entreront dans la composition de la

substance des œufs (Gilbert, 1972). Les plantes produisent du pollen à un rythme régulier tout au long de l'année, aussi les populations de *H. ethilla* peuvent-elles se maintenir constantes même pendant la saison sèche. De fait, l'effectif de la population étudiée est resté inchangé après 27 générations au moins. Environ 90 % des œufs sont détruits par des parasites, mais il y a probablement des variations saisonnières de cette mortalité. Deux facteurs, cependant, contribuent à réduire ces variations : l'impact des parasites et des prédateurs (fourmis) des stades juvéniles ultérieurs augmente quand les parasites des œufs diminuent; le pollen nécessaire à la production des œufs est en quantité limitée. Les *Passiflora* possèdent des organes nectarigènes extrafloraux qui attirent et favorisent la persistance à la fois de fourmis et d'Hyménoptères parasites. Il existe aussi un mutualisme très marqué entre les papillons *Heliconius* et la plante productrice de pollen *Anguira* (Gilbert, 1972).

D'autres insectes forestiers tropicaux présentent des profils démographiques et des types semblables de dynamique des populations. Par exemple, les abeilles euglossinées vivent jusqu'à un an (Janzen, 1971), ont des densités relativement constantes et dépendent de plantes dont la production de pollen et de nectar est faible et étalée sur une longue période de temps. Une longue durée de vie des adultes est possible pour les insectes des tropiques humides parce que, toute l'année, les ressources sont disponibles et les températures favorables.

On doit à Jansen (1973) et ses échantillonnages au filet-fauchoir de la faune d'insectes des feuillages en Amérique centrale l'essentiel de nos connaissances sur les types de distribution des insectes tropicaux à travers les divers milieux. Pour les deux principaux groupes d'herbivores que sont les hémiptères suçeurs et les coléoptères broyeurs, on peut dégager les principales caractéristiques suivantes.

Pendant la saison de croissance, les effectifs et les biomasses sont beaucoup plus grands dans les formations secondaires que dans le sous-bois des forêts primaires voisines, mais la richesse spécifique y est moindre. Dans les régions à saison sèche légère, les formations primaires et secondaires ont peu d'espèces de coléoptères et d'hémiptères en commun dans leur sous-bois. Cette fraction commune augmente dans les régions où la saison sèche est plus sévère. Certains groupes, de fourmis particulièrement, ont une vaste répartition avec des espèces présentes dans les divers milieux (Carroll, 1974). Des recouvrements d'habitats plus importants doivent vraisemblablement se rencontrer plus communément dans les groupes largement composés de prédateurs opportunistes et d'espèces détritivores.

La biomasse et la richesse spécifique les plus grandes sont observées dans les échantillons prélevés entre 1 000 et 2 000 m d'altitude. L'hypothèse est que les nuits plus fraîches sont à l'origine d'une production primaire nette supérieure. L'abondance des insectes et leur diversité spécifique diminuent brutalement au-dessus de 3 000 m et les groupes inféodés aux substrats froids et humides, tels que les fourmis à nid endogé et les coléoptères et termites xylophages, sont pratiquement absents des sommets des montagnes tropicales humides.

Dans les régions affectées par une saison sèche sévère, l'abondance des insectes et leur richesse spécifique diminuent fortement pendant les mois secs, et les zones refuges encore humides, telles que les forêts galeries, en hébergent un grand nombre. En saison sèche, quand la température à la surface du sol augmente, les zones de chasse des fourmis sont plus clairsemées (Carroll, 1974). Bien que, chez certaines espèces de macro-lépidoptères, les adultes soient actifs en saison sèche, la plupart sont alors en diapause de reproduction. Dans les forêts caducifoliées d'Amérique centrale la majorité des arbres fleurissent en saison sèche et c'est aussi la principale période d'activité des abeilles pollinisatrices. Dans les forêts claires d'Éthiopie, saisonnièrement plus arides, la floraison est au contraire très réduite en saison sèche (Burger, 1974).

On ne peut certainement comprendre la composition actuelle de la faune sans prendre en considération les processus évolutifs à long terme, mais il existe peu de travaux sur la question. Des événements survenus au Pléistocène semblent avoir influencé la répartition actuelle de certains papillons du bassin de l'Amazone (Turner, J. R. G., communication personnelle) et être en partie responsables de la pauvreté de l'Afrique occidentale en fourmis à nidification arboricole, comparativement à l'Amérique centrale (Carroll, 1974).

Les recherches nécessaires et les priorités

La biologie de la plupart des espèces tropicales est encore très mal connue. Même les ravageurs de récoltes les plus nuisibles sont à peine connus et les espèces importantes sur le plan économique sont difficiles à exploiter ou à maîtriser tant que font défaut les connaissances fondamentales sur leur biologie. Il y a de toute évidence un besoin croissant d'études écologiques portant sur les animaux et les biocénoses, qu'il semble ou non y avoir une application immédiate à de telles connaissances (voir Farnworth et Golley, 1974). Il est en effet impossible de savoir à l'avance quels types d'information seront importants pour des problèmes que l'on ignore encore. Ainsi, la théorie biogéographique sur les équilibres insulaires s'est développée indépendamment de toute considération des problèmes de protection; elle est pourtant maintes fois citée comme fournissant la preuve que les réserves forestières doivent être plus vastes en zone tropicale qu'en zone tempérée et qu'elles doivent disposer, autant que possible, de couloirs servant d'habitats.

La surface des forêts tropicales diminue rapidement, ces formations sont en train de devenir des îles et leur composition faunistique pourrait bien être réglée par les mêmes facteurs que ceux qui agissent sur la composition spécifique des îles océaniques tropicales (voir le chapitre suivant).

Étude des espèces

Les propriétés des écosystèmes dépendent des caractéristiques de leurs espèces constitutives, mais on sait peu de choses sur la biologie de la plupart des animaux des forêts tropicales. Priorité doit donc être donnée aux études comparées de leur morphologie, de leur physiologie et de leurs comportements.

Des études comparées des bilans de temps et d'énergie d'animaux tropicaux, y compris d'espèces de milieux différents, devraient permettre d'élucider les relations existant entre ces animaux et leur environnement et dans quelle mesure ils pourraient être affectés par ses diverses modifications.

Les espèces à étudier ainsi que les mesures à prendre au cours de travaux à long terme très coûteux devront être choisies avec soin. Les critères suivants paraissent utiles à la mise au point d'études sur les populations animales :

Des études intensives d'individus marqués et suivis suffisamment longtemps pour permettre d'estimer l'amplitude de leurs déplacements et leurs taux de survie et de reproduction sont indispensables car elles constituent autant de données de base;

Études de populations dans des milieux variés, dont le passé est connu quant à d'éventuelles perturbations et incluant, si possible, des îlots écologiques de différentes tailles;

Études de groupes taxinomiques représentatifs de différents milieux écologiquement caractéristiques de la forêt primaire et de formations perturbées;

Des manipulations ne devront être envisagées *qu'une fois* les populations naturelles suffisamment étudiées pour permettre de prévoir leurs réponses, constituant ainsi un excellent moyen d'éprouver les hypothèses avancées.

Tandis qu'un besoin urgent d'études d'espèces autochtones d'animaux se fait sentir, l'introduction de plus en plus fréquente d'espèces exotiques rend nécessaire la compréhension de leur influence sur la faune indigène. Pour permettre d'avancer des considérations générales sur les interactions entre espèces indigènes et espèces introduites, il importe d'étudier des espèces appartenant à différents stades des successions.

Les forêts et les cultures tropicales sont particulièrement sensibles aux attaques d'un large éventail d'espèces nuisibles et l'expérience qu'on a de ces problèmes en zone tempérée n'est, pour les régions tropicales, que d'une application très limitée quand elle n'aboutit pas à des résultats inverses. Des informations plus sûres et plus nombreuses sont nécessaires sur l'importance des pertes ainsi infligées à la production agricole et forestière, sur les effets de la monoculture sur ces pertes et sur les possibilités d'utiliser des prédateurs naturels comme moyen de lutte contre les populations de ravageurs plutôt que sur des composés chimiques toxiques. Beaucoup de forêts tropicales sont encore relativement indemnes de biocides et il est donc possible d'y étudier les facteurs responsables de la régulation naturelle des populations des principaux insectes nuisibles. De telles études doivent inclure les prédateurs, les concurrents de ces insectes, la phénologie et les défenses des plantes hôtes, le milieu physique et les cycles de développement des insectes eux-mêmes.

Ensuite pourraient être envisagées des études des principaux agents pathogènes (voir chapitre 17) : il serait alors possible de développer des systèmes complexes de lutte qui ne dépendraient plus simplement de l'emploi de substances chimiques auxquelles les organismes deviennent inévitablement résistants.

Recherches prioritaires sur les populations de poissons

Les eaux douces permanentes et naturelles d'Afrique ont fait l'objet de recherches importantes. Bien qu'il y ait de graves problèmes épidémiologiques, l'évolution de ces systèmes sur de longues périodes de temps a permis le développement de mécanismes de régulation naturelle des populations. Une compréhension satisfaisante de leur exploitation est toutefois nécessaire si l'on veut être assuré d'un ravitaillement soutenu. Dans certaines régions, en effet, la production de poissons diminue; aussi est-il capital d'orienter les recherches non seulement dans le domaine, appliqué, de l'exploitation des ressources, mais aussi dans celui, fondamental, de la compréhension des principes écologiques en cause.

Un autre domaine prioritaire est celui de la pollution et, en particulier, de l'eutrophisation de certains lacs. On devrait mettre au point dès à présent des systèmes d'alarme pour prévenir ces phénomènes avant qu'il ne soit trop tard.

Les mangroves sont des milieux riches en crustacés et l'écologie de ces formations a été présentée par Mac-Nae (1968). Les poissons constituent par ailleurs des ressources importantes dans les mangroves et on a proposé de créer des étangs pour la pisciculture dans les régions de mangrove du delta du Niger et de la Gambie.

Le fonctionnement des écosystèmes de mangrove représente un champ de recherche qui a été négligé en Afrique.

Bibliographie

AMADON, D. Birds of the Congo and Amazon forests : a comparison. In : Meggers, B. J. ; Ayensu, E. S. ; Duckworth, W. D. (eds.). *Tropical forest ecosystems in Africa and South America : a comparative review*, p. 267-277. Washington, D. C., Smithsonian Institution Press, 1973, 350 p.

*ARAUJO, R. L. Termites of the Neotropical region. In: Krishna, K.; Weesner, F. M. (eds.). *Biology of termites*. New York, Academic Press, 1970, vol. II, 643 p.

BAERENDS, G. P.; BAERENDS-VAN-ROON, J. M. *An introduction to the study of the ethology of cichlid fishes*. Leyden, E. J. Brill, 1950, 235 p.

* Référence importante.

BIRD, J. M.; ISAACS, B. (eds.). *Plate tectonics*. Washington, Am. Geophys. Union, 1972, 563 p.

BOER, P. J. den; GRADWELL, G. R. (eds.). *The dynamics of populations*. Proc. Adv. Study Inst. on Dynamics of Numbers in Populations. Oosterbeek, Netherlands, Wageningen, 1971, 611 p.

BOOTH, A. H. The distribution of primates in the Gold Coast. *J. West African Sci. Ass.* (London), 2, 1956, p. 122–133.

BOULENGER, G. A. *Catalogue of the fresh-water fishes of Africa in the British Museum*. London, British Museum, 1909–1916, vol. I–IV.

BURGER, W. C. Flowering periodicity at four altitudinal levels in eastern Ethiopia. *Biotropica* (Pullman, Washington, vol. 6, no. 1, 1974, p. 38–42.

CARROLL, C. R. *The structure of arboreal ant communities*. University of Chicago, Ph. D. thesis, 1974.

CLARK, L. R.; GEIER, P. W.; HUGHES, R. H.; MORRIS, R. F. *The ecology of insect populations in theory and practice*. London, Methuen, 1967, 232 p.

CLUTTON-BROCK, T. H. Feeding levels and feeding sites of Red Colobus (*Colobus badius tephrosedes*) in the Gombe National Park. *Folia Primatologica* (Basel), vol. 19, no. 5, 1973, p. 368–379.

*COOKE, H. B. S. Evolution of mammals on southern continents. II. The fossil mammal fauna of Africa. *Quart. Rev. Biol.* (Baltimore, Md.), vol. 43, no. 3, 1968, p. 234–264.

*CRACRAFT, J. Continental drift and vertebrate distribution. *Ann. Rev. Ecology and Systematics* (Palo Alto, Calif.), 5, 1974, p. 215–261.

*DARLINGTON, P. J. *Zoogeography: the geographical distribution of animals*. New York, Wiley, 1957, 675 p.

——. *Biogeography of the southern end of the world*. Cambridge, Harvard Univ. Press, 1965, 236 p.

DEWEY, J. F. Plate tectonics. *Scientific American* (New York), 226, 1972, p. 56–68.

DICKINSON, W. R. Plate tectonic models of geosynclines. *Earth Planet. Sci. Lett.*, 10, 1971, p. 165–174.

*DOBBEN, W. H. van; LOWE-MCCONNELL, R. H. (eds.). *Unifying concepts in ecology*. Report of the plenary sessions of the first international congress of ecology (The Hague, September 8–14, 1974). The Hague, W. Junk B. V. Publishers; Wageningen, Centre for agricultural publishing and documentation, 1975, 302 p.
Chapters on 'Flow of energy and matter between trophic levels'; 'Comparative productivity in ecosystems'; 'Diversity, stability and maturity in natural ecosystems'; 'Diversity, stability and maturity in ecosystems influenced by human activities'; 'Strategies for management of natural and man-made ecosystems'.

DUBOST, G. Les niches écologiques de forêts tropicales sud-américaines et africaines, sources de convergences remarquables entre Rongeurs et Artiodactyles. *La Terre et la Vie*, (Paris), vol. 22, n° 1, 1968, p. 3–28.

*EHRLICH, P. R.; GILBERT, E. Population structure and dynamics of the tropical butterfly *Heliconius ethilla*. *Biotropica* (Pullman, Wa.), vol. 5, no. 2, 1973, p. 69–82.

EISENBERG, J. F.; MUCKENHIRN, N. A.; RUDRAN, R. The relation between ecology and social structure in primates. *Science* (Washington, D.C.), vol. 176, no. 4037, 1972, p. 863–874.

*FARNWORTH, E. G.; GOLLEY, F. B. (eds.). *Fragile ecosystems. Evaluation of research and applications in the Neotropics*. Berlin and New York, Springer Verlag, 1974, 258 p.

FERNANDO, C. H.; INDRASENA, H. H. A. The freshwater fishes of Ceylon. *Bull. Fish. Res. Stn.* (Ceylon), 20, 1969, p. 101–134.

FRY, C. H. The social organization of bee-eaters (Meropidae) and cooperative breeding in hot climate birds. *Ibis* (London), vol. 114, no. 1, 1972, p. 1–14.

*FRYER, G.; ILES, T. D. *The cichlid fishes of the Great Lakes of Africa*. New Jersey, R.F.H. Pub., 1972, 641 p.

GARTLAN, J. S.; STRUHSAKER, T. T. Polyspecific associations and niche separation of rain forest anthropoids in Cameroon, West Africa. *J. Zool. Soc. Lond.* (London), vol. 168, pt. 2, 1972, p. 221–266.

GILBERT, L. E. Pollen feeding and reproductive biology of *Heliconius* butterflies. *Proc. Nat. Acad. Sci.* (Washington, D.C.), vol. 69, no. 6, 1972, p. 1403–1407.

——; SINGER, M. C. Dispersal and gene flow in a butterfly species. *Amer. Nat.* (Chicago), vol. 107, no. 953, 1973, p. 58–72.

GOSS-CUSTARD, J. D.; DUNBAR, R. I. M.; ALDRICH-BLAKE, F. P. G. Survival, mating, and rearing strategies in the evolution of primate social structure. *Folia Primatologica* (Basel), vol. 17, no. 1, 1972, p. 1–19.

HALL, B. P.; MOREAU, R. E. *An atlas of speciation in African passerine birds*. London, British Museum (Nat. Hist.), 1970.

JANZEN, D. H. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. *Science* (Washington, D.C.), vol. 171, no. 3967, 1971, p. 203–205.

*——. Sweep samples of tropical foliage insects: effects of seasons, vegetation types, elevation, times of day, and insularity. *Ecology* (Durham), vol. 54, no. 3, 1973, p. 687–700.

KEAST, A. Continental drift and the evolution of the biota on southern continents. In: Keast, A.; Erck, F. C.; Glass, B. (eds.). *Evolution, mammals, and southern continents*. Albany, State Univ. N.Y. Press, 1972, 543 p.

*LACK, D. L. *Ecological adaptations for breeding in birds*. London, Methuen, 1968, 409 p.

MACNAE, W. A general account of the Fauna and Flora of mangrove swamps and forests in the Indo-West Pacific Region. *Advances in Marine Biology*, vol. 6, 1968. Academic Press.

MCKENNA, M. C. The origin and early differentiation of therian mammals. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* (New York), vol. 167, art. 1, 1969, p. 217–240.

MITCHELL, B. L. Ecological aspects of game control measures in African wilderness and forested areas. *Kirkia*, vol. 1, 1960.

MOREAU, R. E. The breeding season of African birds. I. Land birds. *Ibis* (London), vol. 92, no. 2, 1950, p. 223–267.

*——. *The bird faunas of Africa and its islands*. New York, Academic Press, 1966, 429 p.

ORIANS, G. H. The number of bird species in some tropical forests. *Ecology* (Durham), vol. 50, no. 5, 1969, p. 783–801.

OWEN, D. F. *Tropical butterflies*. Oxford, Clarendon Press, 1971, 214 p.

*PIANKA, E. R. The structure of lizard communities. *Ann. Rev. Ecol. and System.* (Palo Alto, Calif.), 4, 1973, p. 53–74.

PRICE, M. S. The Bongo of the Cherangani Hills, *Oryx*, vol. X, no. 2, 1969.

RICKLEFS, R. E. The nesting cycle of songbirds in tropical and temperate regions. *Living Bird* (Ithaca, N.Y.), 8, 1969, p. 165–175.

*ROBERTS, T. R. Ecology of fishes in the Amazon and Congo basins. *Bull. Mus. Comp. Zool.* (Cambridge, Mass.), vol. 143, no. 2, 1972, p. 117–142.

ROONWAL, M. L. Termites of the Oriental region. In: Krishna, K.; Weesner, F. M. (eds.). *Biology of termites*, vol. II. New York, Academic Press, 1970, 643 p.

TAKEUCHI, H. S. U.; KANAMORI, H. *Debate about the Earth.* San Francisco, Freeman Cooper, 1967, 281 p.

TARLING, D. H.; TARLING, M. *Continental drift.* Garden City, Doubleday, 1971, 140 p.

WAKE, D. B. The abundance and diversity of tropical salamanders. *Amer. Nat.* (Chicago), vol. 104, no. 936, 1970, p. 211-213.

*ZARET, T. M. ; PAINE, R. T. Species introduction in a tropical lake. *Science* (Washington, D. C.), vol. 182, no. 4111, 1973, p. 449-455.

7 Les populations animales

Introduction

Richesse spécifique
Hypothèse de l'hétérogénéité spatiale
Hypothèse de la prédation
Hypothèses de la stabilité climatique et de la productivité

Dynamique des populations
Densité des populations
Facteurs biotiques et facteurs abiotiques
Sélection-r et sélection-K
Stabilité saisonnière des populations
Facteurs affectant le comportement saisonnier
Temps

Interactions entre espèces
Concurrence
Prédation
Interactions plante-herbivore
Mutualisme
Pollinisation

Les populations animales et l'homme
Stabilité
Les effets des interventions humaines
Effets directs
Effets de type insulaire

Les recherches suggérées

Bibliographie

Introduction

Ce chapitre analyse les publications récentes qui traitent des interactions entre animaux des forêts tropicales ainsi que des problèmes résultant probablement de la manipulation de ces écosystèmes. Les publications citées fournissent d'abondantes références aux travaux antérieurs. Trois ouvrages pour spécialistes, à orientation théorique, et qui font tous largement référence au matériel tropical, paraissent fondamentaux : ce sont ceux de MacArthur et Wilson (1967), de Levins (1968) et de MacArthur (1972). Parmi les ouvrages consacrés aux modèles, méthodes statistiques et autres approches mathématiques, sont particulièrement utiles ceux de Pielou (1969), Poole (1974) et J. M. Smith (1974). Par ailleurs Southwood (1966) et Poole (1974) ont résumé les méthodes utilisées en écologie.

Diverses questions se rapportant au thème de ce chapitre sont traitées dans d'autres parties de l'ouvrage, en particulier dans les chapitres 3, 6, 11, 14 et 17.

Richesse spécifique

Les écosystèmes tropicaux sont caractérisés par une grande richesse spécifique animale et végétale. Ce fait capital n'est pas facile à expliquer.

La terminologie adoptée est la suivante. L'expression *richesse spécifique* s'applique au nombre d'espèces d'un ou de plusieurs taxons présentes dans une aire donnée; une aire sera deux fois plus riche qu'une autre si elle héberge deux fois plus d'espèces des taxons considérés. L'expression *diversité spécifique* est utilisée comme un indice qui prend en compte la contribution de chaque espèce à la biomasse, au flux d'énergie, au recouvrement ou à tout aspect quantifiable de son importance dans le peuplement considéré. Bien que cette dernière expression soit souvent employée avec les deux significations de richesse et de diversité, celles-ci sont suffisamment distinctes pour qu'il soit souhaitable de conserver la précision terminologique.

Indépendamment du type de mesure utilisée, on observe dans les écosystèmes terrestres, des hautes latitudes aux régions équatoriales, un accroissement de la richesse et de la diversité pour la plupart des grands groupes animaux. L'accroissement de richesse spécifique ne présente pas nécessairement un taux constant et les valeurs maximales ne sont pas non plus forcément atteintes dans la zone équatoriale.

Le long du gradient tempéré-tropical d'autres changements faunistiques ont été remarqués. Schoener (1971) a observé chez les oiseaux insectivores une plus grande diversité des longueurs de bec parmi les espèces tropicales. La différence principale concerne l'augmentation dans les peuplements tropicaux du nombre d'espèces ayant un bec long. Schoener et Janzen (1968) ont étudié la taille des insectes dans des échantillons récoltés par fauchage au filet au Massachusetts (États-Unis) et au Costa Rica. Ils ont trouvé que la plupart des échantillons tropicaux renfermaient des insectes nettement plus grands que les échantillons des régions tempérées et ils en ont conclu que la taille des insectes croissait avec la résistance à la dessiccation et qu'elle dépendait probablement de la longueur de la saison de croissance. Lindsey (1966) s'est aussi intéressé à l'effet des gradients latitudinaux sur les types morphologiques chez les vertébrés poïkilothermes. Les amphibiens adultes de grande taille tendent à être proportionnellement plus fréquents parmi les espèces tempérées ; un phénomène analogue mais moins marqué est relevé chez les serpents.

La ou les causes de l'accroissement de la richesse spécifique des peuplements dans les régions tropicales ont été discutées par Dobzhansky (1950), Fischer (1960) et Pianka (1966). Pianka a clarifié les diverses hypothèses qui avaient été proposées en les classant en six catégories générales selon le facteur déterminant considéré : l'histoire géologique, l'hétérogénéité spatiale, la concurrence, la prédation, la stabilité climatique ou la productivité. Il a souligné que ces hypothèses devaient être considérées séparément pour qu'il soit possible d'identifier le ou les facteurs de la régulation de la richesse spécifique. Des exemples concrets de ces diverses hypothèses seront présentés.

Hypothèse de l'hétérogénéité spatiale

MacArthur et MacArthur (1961) ont montré qu'il y avait une relation linéaire positive entre la richesse spécifique des peuplements d'oiseaux des forêts tempérées caducifoliées et la diversité des différentes strates des houppiers où ils vivent. Cette conclusion a été étendue aux tropiques par MacArthur, Recher et Cody (1966), par Karr et Roth (1971) et d'autres auteurs.

La diversité ou richesse totale peut être subdivisée en deux éléments essentiels : la diversité ou richesse à l'intérieur d'un même habitat et la diversité ou richesse entre habitats différents (MacArthur, 1965). La première concerne les espèces « qui coexistent en dépit du recouvrement habituel de leurs lieux d'alimentation, ou qui ont réalisé d'autres ajustements pour coexister ». MacArthur a soutenu que, pour les oiseaux, il y avait une limite supérieure à la richesse spécifique à l'intérieur de l'habitat, de sorte que les habitats étaient vite saturés en espèces. Puisque les niveaux à l'intérieur de l'habitat sont relativement fixés, la richesse spécifique totale devrait augmenter par l'addition de nouveaux habitats. Cette addition, la composante inter-habitat, rendrait compte de la différence entre la richesse totale et la richesse à l'intérieur de l'habitat.

Hypothèse de la prédation

Si un prédateur « éclectique » se nourrit de diverses espèces de proie en proportion de leurs abondances respectives, aucune espèce-proie ne peut prédominer (Paine, 1966). Spight (1967) a montré que la principale façon pour un prédateur d'agir sur la diversité des proies passait par la régulation de la répartition de l'espace utilisable entre les diverses espèces de proie. Janzen (1970*a*, *b*) a soutenu que les herbivores, particulièrement ceux qui consomment des graines ou de jeunes pousses, pouvaient réduire l'importance de la descendance des plantes dont ils se nourrissaient. Leur aptitude à agir ainsi était fonction de la densité des graines ou des jeunes plants, laquelle était, à son tour, fonction de la distance par rapport à l'arbre producteur. La probabilité de parvenir à maturité des plants croît avec leur éloignement par rapport à leurs parents, ce qui permet la coexistence de nombreuses espèces d'arbres.

Hypothèses de la stabilité climatique et de la productivité

Beaucoup d'auteurs ont été impressionnés par la clémence, la prévision et la stabilité apparentes des facteurs abiotiques sous les tropiques. Connell et Orias (1964) ont présenté un modèle liant régulation de la richesse en espèces et production. Quand les facteurs physiques présentent peu de fluctuations brutales, il faut moins d'énergie pour se défendre des contraintes de l'environnement. Il y a donc plus d'énergie disponible pour la croissance et la reproduction, ce qui donne des populations plus nombreuses. Ces populations plus importantes, qui vivent dans une zone relativement riche en énergie, devraient être génétiquement plus variables et moins mobiles, pouvant alors se scinder en populations semi-isolées propices à la spéciation. A l'extrême, une telle spéciation rapide et continue pourrait éventuellement aboutir à la formation d'un grand nombre d'espèces spécialisées, introduisant ainsi de l'instabilité dans le système qui fixe alors une limite supérieure au processus d'accroissement de la richesse spécifique. Ce modèle reste à tester.

La capacité qu'a la végétation tropicale de donner tout au long de l'année une grande variété de produits (fruits, fleurs, etc.), permet aux espèces qui en dépendent de survivre sans migrer. Cela rend compte, par exemple, de la grande diversité des mammifères tropicaux et particulièrement des chauves-souris (Wilson, 1973).

Toute conclusion définitive concernant les causes de la richesse spécifique dans les régions tropicales est prématurée. Sont particulièrement requises des études comparatives, à la fois entre milieux différents et à l'intérieur d'un même milieu, des richesses spécifiques de groupes taxonomiques autres que les spectaculaires vertébrés. De telles études devraient s'efforcer de distinguer la part éventuelle de chacune des hypothèses explicatives résumées par Pianka (1966), mais aussi d'en développer de nouvelles. L'effort principal devra être consacré à l'élucidation des mécanismes qui peuvent rendre compte des distributions observées.

Dynamique des populations

La richesse des groupes tropicaux a certaines implications qui peuvent être valables ou non. Au premier rang viennent les implications relatives à la taille et la stabilité des populations[1] et au rôle respectif des facteurs biotiques et abiotiques dans la dynamique des populations.

Densité des populations

On admet généralement que les populations ont des effectifs moins nombreux en zone tropicale qu'en zone tempérée, certaines études étayent cette hypothèse. Les nombres d'individus par espèce varient : peu d'espèces sont abondantes, quelques-unes sont extrêmement rares, mais la plupart présentent des valeurs intermédiaires (Preston, 1948). De plus, ainsi que Preston (1960) le souligne pour les oiseaux, le nombre total d'individus est plus élevé dans les régions tropicales que dans les régions tempérées. A l'intérieur de leur milieu propre les espèces abondantes doivent jouer des rôles clés : dans l'utilisation, la mise en réserve et le transport de l'énergie et des nutriments entre les niveaux trophiques ; dans l'accaparement de ressources comme l'espace, etc.

Facteurs biotiques et facteurs abiotiques

On a pensé (par exemple, Dobzhansky, 1950) que les facteurs abiotiques, moins variables et plus cléments en zone tropicale qu'en zone tempérée, avaient de ce fait un rôle moins important, dans l'évolution et le maintien des biocénoses tropicales, que les interactions biotiques (mutualisme, concurrence, etc.). Ainsi, les biocénoses tropicales sont-elles souvent considérées comme biologiquement régulées, tandis que les systèmes des hautes latitudes dépendraient de « contrôles » physiques. Sanders (1968, 1969) a proposé l'hypothèse de la « stabilité dans le temps » (*stability-time*) : « Des biocénoses biologiquement ajustées se sont développées là où les contraintes physiologiques sont restées faibles au cours du temps. A mesure que les contraintes physiologiques augmentent, par suite de la variabilité croissante de facteurs physiques ou même simplement de la rigueur accrue des conditions physiques, indépendamment de toutes fluctuations, la nature des biocénoses change graduellement, passant d'un état biologiquement régulé à des états de plus en plus largement contrôlés par les conditions physiques. Finalement, lorsque les conditions deviennent trop contraignantes et dépassent le pouvoir d'adaptation des organismes, l'état abiotique est atteint. Le nombre des espèces présentes diminue régulièrement au long du gradient de contrainte. » MacArthur (1972), après une brève discussion des fluctuations saisonnières des populations animales tropicales, écrit : « Compte tenu des preuves précitées d'une réduction de l'alternance saisonnière marquée sous les tropiques, on peut avancer l'hypothèse que toute fluctuation importante d'une population tropicale est la conséquence d'interactions de concurrence étroites. »

Ces opinions traduisent le point de vue de beaucoup de biologistes. Néanmoins, le rôle des facteurs abiotiques dans la régulation des écosystèmes tropicaux a été négligé.

Sélection r *et sélection* K

Ces points de vue supposent l'absence ou la quasi-absence de relation entre l'environnement abiotique et les organismes tropicaux. Les relations entre populations et milieu physique seront discutées dans cette section, tandis que les sections suivantes traiteront des très importantes interactions plurispécifiques. Si les communautés tropicales sont régulées par les interactions interspécifiques, chaque espèce, afin d'être efficacement compétitive, doit être étroitement ajustée à son milieu abiotique de façon à en extraire toutes les ressources possibles.

Les idées de Dobzhansky sur les types de forces sélectives qui agissent, respectivement, sur les populations des régions tempérées ou tropicales ont été précisées par MacArthur et Wilson (1967) qui développèrent les concepts de sélection *r* et de sélection *K*. Ces deux termes *r* et *K* sont des paramètres de l'équation logistique qui décrit la croissance des populations :

$$\frac{dN}{dt} = rN\frac{K-N}{K},$$

où N est le nombre d'individus, r le taux intrinsèque d'accroissement et K la capacité de charge du milieu.

Dans les populations qui occupent des milieux dont les ressources sont inexploitées, tels que les îles non isolées, les stades précoces des successions, les aires sujettes à des événements abiotiques violents et imprévisibles, etc., sont sélectionnés les génotypes qui produisent un grand nombre de descendants — c'est-à-dire qu'il y a sélection pour un *r* élevé. Les populations qui vivent dans des conditions inverses subissent, comme membres d'écosystèmes complexes en équilibre, une concurrence intraspécifique et interspécifique sévère et ont des effectifs proches du maximum possible (K); dans ces conditions la sélection favorisera les génotypes capables d'exploiter, avec l'efficacité maximale, les ressources limitées. Les espèces qui subissent la sélection *r* tendent à avoir des intervalles de génération courts, une productivité élevée et une grande mobilité. Celles qui sont *K* sélectionnées présenteront une longévité plus grande, auront une progéniture moins abondante et seront plus sédentaires. Aussi, vraisemblablement les espèces *r* sélectionnées et *K* sélectionnées se rencontreront-elles aux hautes et aux basses latitudes respectivement. De même, les premières devraient prédominer dans les stades pionniers d'une succession tandis que les secondes prédomineraient au stade climacique.

1. Le terme population s'applique exclusivement à des populations monospécifiques, le terme de peuplement étant réservé à des ensembles de populations d'espèces différentes.

La biologie de la reproduction de diverses espèces tropicales a été étudiée pour voir si elle se conformait à ces prévisions. Moreau (1944) a montré que les oiseaux tropicaux produisaient moins d'œufs que leurs homologues tempérés. Après avoir discuté le caractère saisonnier marqué de la reproduction des oiseaux sylvicoles de Sarawak à Bornéo, Fogden (1972) met en relief les différences tropical/tempéré dans la disponibilité de la nourriture pour les oiseaux. Ceux des latitudes tempérées produisent des nichées importantes et répétées pendant une saison où l'abondance de la nourriture peut être plusieurs milliers de fois supérieure à celle qu'ils se procurent en dehors de la saison de reproduction. Sous les tropiques l'abondance des insectes varie seulement du simple au double. En conséquence, les jeunes des espèces tropicales sont en nombre limité et doivent recevoir plus de soins de la part des parents. Cody (1966) a élaboré un modèle tridimensionnel qui permet de prévoir l'importance de la ponte des oiseaux pour divers milieux. L'hypothèse sous-jacente à ce modèle est que les ressources des adultes, en temps et en énergie, sont limitées, et qu'elles doivent être réparties de manière à rendre maximale la contribution des parents à la génération suivante. L'énergie est répartie entre la ponte (premier axe), la lutte contre la concurrence (deuxième axe) et la prédation (troisième axe). Dans les environnements où la concurrence et la prédation sont fortes (c'est le cas des tropiques), l'énergie disponible pour la production d'œufs sera faible.

Parmi les études plus concrètes, il faut citer celles concernant les insectes. Landahl et Root (1969) ont comparé les tables de survie de deux lygéides, *Oncopeltus fasciatus*, tempéré, et *O. unifasciatellus*, tropical. Les œufs ont été élevés dans des conditions semblables, excepté pour les photopériodes qui correspondaient à celles des aires d'origine des insectes. Le taux intrinsèque d'accroissement r était de 0,044 pour *O. fasciatus* et de 0,034 pour *O. unifasciatellus*. La première espèce commençait à pondre plus tôt que la seconde, mais la durée et la survie des œufs étaient sensiblement identiques. La maturité était atteinte au même âge chez les deux espèces. *O. fasciatus* a des pontes plus importantes.

Stabilité saisonnière des populations

Les concepts de sélection r et de sélection K sont très importants si les forces sélectives en cause peuvent être aisément déviées par les perturbations de nature anthropique. Celles-ci peuvent soit favoriser des espèces r sélectionnées dans des écosystèmes contrôlés par l'homme, soit transformer des espèces K en espèces r par suite du changement des pressions sélectives. Les études faunistiques sur la réaction de la reproduction aux fluctuations des facteurs biotiques et abiotiques sont très importantes.

Les populations soumises à la sélection K ne devraient pas fluctuer beaucoup. Certaines espèces tropicales d'écosystèmes complexes montrent des fluctuations saisonnières et interannuelles de leurs effectifs, tandis que d'autres paraissent relativement stables numériquement.

Il y a eu peu d'études à long terme de la taille de populations d'espèces de forêts tropicales. Dans la forêt humide sempervirente de Mayanja, en Ouganda, Delany (1971) n'a pas observé de fluctuations à grande échelle des effectifs de rongeurs, bien que les cycles de reproduction de certaines espèces variaient en fonction des saisons.

La plupart des études ont utilisé des méthodes indirectes pour évaluer les effectifs des populations. Une méthode courante a été de suivre l'évolution du cycle de reproduction au long d'une année. Si la fréquence de l'activité de reproduction est semblable en toute saison, on suppose que le niveau de la population est relativement constant.

Chez l'escargot *Limicolaria martensiana*, en Ouganda, Owen (1964) a montré qu'il y avait en toute saison des individus ovigères mais qu'il existait cependant deux pics de reproduction, avec un tiers d'individus ovigères, qui coïncidaient avec les deux saisons sèches annuelles (voir plus loin, discussion d'Owiny, 1974).

A l'opposé, beaucoup d'autres espèces présentent des variations d'effectifs tant saisonnières qu'interannuelles. Ici encore les preuves sont à la fois directes et indirectes. Au Kenya, Struhsaker (1973) a noté un déclin du nombre de singes vervets qu'il attribue à la diminution de la quantité de nourriture disponible. Owen *et al.* (1972) ont récolté des papillons pendant 27 mois dans un jardin en Sierra Leone ; dix des 24 espèces d'Acraeidae étaient assez communes pour indiquer des variations mensuelles d'abondance relative.

Des études consacrées aux variations de la reproduction se dégage très nettement l'indication de variations saisonnières des densités des populations. De nombreuses chauves-souris sont connues pour être des reproducteurs saisonniers, tels *Eidolon helvum*, *Epomops franqueti* et *Micropterus pusillus* au Rio Muni, en Afrique occidentale (Jones, 1972) et *Eidolon helvum* en Ouganda (Mutere, 1967). De nombreuses données sur les cycles saisonniers de reproduction des rongeurs tropicaux ont été apportées par Delany (1964) et Okia (1973) pour l'Ouganda. Le cycle reproducteur de l'éléphant d'Afrique a été étudié par Smith et Buss (1973) en Ouganda et en Zambie. Bien que cette espèce puisse se reproduire toute l'année, on dénombre plus de naissances pendant la saison humide que pendant la saison sèche.

Pour Moreau (1950) les oiseaux d'Afrique tropicale peuvent être répartis, selon leur saison de reproduction, en cinq catégories distinctes : les grands rapaces et charognards, pondent au milieu de la saison sèche (peut-être parce que leurs proies sont plus abondantes en cette période où le couvert végétal est réduit) ; les oiseaux qui nichent à terre le font pendant la saison humide dans les régions où les feux de brousse sont rares, mais en saison sèche ailleurs, après la période où les incendies sont probables ; les oiseaux qui dépendent des hautes herbes pour nidifier ou se nourrir nichent après le début des pluies ; les oiseaux aquatiques se reproduisent quand leur habitat a son extension maximale ; enfin, la plupart des autres oiseaux, qui dépendent

presque tous des insectes, commencent à pondre avec la repousse du feuillage et les sorties d'insectes qui précèdent la saison des pluies.

Les études d'invertébrés terrestres ont montré que beaucoup de groupes présentaient, au cours des saisons, des variations de leurs effectifs et de l'activité de reproduction des espèces. L'escargot terrestre africain *Limicolaria martensiana*, ovovivipare, se reproduit toute l'année sans discontinuer mais avec un maximum bimodal pendant la saison sèche (Owiny, 1974).

Facteurs affectant le comportement saisonnier

La plupart des variations de taille ou de structure des populations sont périodiques et habituellement expliquées par les fluctuations saisonnières de la pluviosité. La coïncidence de la périodicité du cycle de reproduction avec des fluctuations mésologiques parallèles n'est cependant pas la preuve d'une relation causale entre ces deux ordres de phénomènes. Si la relation n'est pas de pure coïncidence, elle peut jouer à l'un ou l'autre des deux niveaux suivants : sur le plan ultime ou sur le plan immédiat. Les facteurs ultimes (*ultimate factors*) agissent sur le phénotype au cours de la sélection naturelle, tandis que les facteurs immédiats ou proximaux (*proximate factors*) interviennent comme déclencheurs physiologiques pour produire une réponse adaptative à un milieu changeant. Les uns et les autres peuvent être biotiques ou abiotiques.

Pour beaucoup d'espèces animales, les facteurs ultimes responsables du caractère saisonnier de leur démographie sont des facteurs biotiques, la quantité de nourriture disponible pour les jeunes en étant l'exemple le plus évident.

Les facteurs biologiques, tels que la disponibilité de fleurs ou de fruits, subissent des forces sélectives propres et les animaux qui dépendent d'un tel caractère saisonnier de la vie des plantes sont souvent liés à celles-ci par une relation de dépendance mutuelle. Par exemple, Janzen (1967*a*) s'est intéressé au synchronisme de la floraison et de la fructification des arbres qui, en Amérique centrale, se produisent pendant la saison sèche. Son hypothèse est que les activités de reproduction des plantes se dérouleraient à cette époque parce que le reste de l'année, c'est-à-dire durant la saison humide, toute l'énergie disponible serait utilisée dans la concurrence intra- et interspécifique (croissance). Pendant la saison sèche, de relative dormance, les réserves d'énergie accumulées au cours de la saison humide pourraient alors être consacrées à la reproduction. De plus, avec la chute des feuilles, les fleurs seraient mieux perçues des pollinisateurs et les fruits des agents de dissémination. Un avantage supplémentaire pour les animaux résiderait dans le fait que le nectar et les fruits seraient des sources complémentaires d'eau pendant une période de faible disponibilité en eau. Ainsi les agents de pollinisation et de propagation deviendraient-ils liés au rythme de floraison des plantes.

La synchronisation des phénotypes sélectionnés et des forces sélectives ultimes doit se faire à travers certains facteurs de l'environnement. Ce mécanisme de couplage implique en effet quelque facteur qui puisse agir comme un signal annonçant le changement à venir dans le statut mésologique de l'animal et déclenchant la réponse physiologique qui l'adaptera aux nouvelles conditions. Ces signaux seraient donc des facteurs proximaux.

Certaines espèces présentent une périodicité pour d'autres phénomènes liés à la reproduction. La chauve-souris *Eidolon helvum*, reproducteur saisonnier en Ouganda, présente une implantation différée (Mutere, 1967). Il y a deux maximums de pluviosité par an, en octobre-novembre et en avril-mai (le plus important); l'accouplement se prosuit en avril-juin, mais l'implantation n'est observée qu'en octobre-novembre; la naissance survient quatre mois après; les jeunes sont sevrés à l'âge d'un mois, au moment où les insectes sont le plus abondants.

Owiny (1974), qui a travaillé lui aussi en Ouganda, a établi que la reproduction de l'escargot terrestre, *Limicolaria martensiana*, était induite par la diminution des précipitations, de sorte qu'il y avait une relation inverse entre celles-ci et l'intensité de la reproduction. L'ovoviviparité serait apparue chez cette espèce, au cours de l'évolution, à la faveur de la rétention *in utero* des œufs ou des jeunes pendant l'estivation en saison sèche. Les jeunes ou les œufs non encore éclos étaient alors déposés au début de la saison humide.

Pour la compréhension de la dynamique des populations, aussi bien des espèces *r* sélectionnées que des espèces *K* sélectionnées, il est très important d'identifier les facteurs ultimes et proximaux et leur effet sur la reproduction. De telles études sont particulièrement nécessaires dans les régions sujettes à l'intervention humaine, où les forces évolutives pourraient être infléchies et où les espèces *r* sélectionnées devraient prédominer. Dans un proche avenir il faudra insister sur l'étude de la régulation des systèmes reproducteurs des espèces tropicales.

Temps

Puisque les fluctuations des populations paraissent liées aux événements météorologiques, il convient de parler de l'effet des variations du temps.

Brookfield et Hart (1966) ont longuement discuté l'usage de divers paramètres statistiques autres que les valeurs moyennes ou modales pour la description des modalités de la pluviosité. Ils soulignent la nécessité de multiplier les stations de mesure sur de longues durées. Ils utilisent non seulement les moyennes et les écarts types, mais aussi des coefficients de variation, l'intensité des précipitations et les périodes de temps sec ou humide. Ce concept de périodes de temps semble devoir être particulièrement utile à l'agronome ou à l'écologiste parce que chacun peut arbitrairement ajuster la définition des périodes sèche ou humide à des niveaux de quelque facteur météorologique, qui sont fonction des besoins propres de telle culture, telle espèce ou tel écosystème étudié. Il est particulièrement important d'établir une relation entre de telles périodes de temps, quelle que soit leur définition, et la durée de génération des espèces considérées.

Interactions entre espèces

Les interactions biotiques sont de trois types fondamentaux : concurrence, prédation ou parasitisme et mutualisme.

Concurrence

Il y a concurrence lorsque, plusieurs espèces utilisant une même ressource, l'accroissement numérique de l'une nuit aux autres. La concurrence est difficile à observer, et la plupart des preuves à son sujet sont indirectes. Une excellente revue de la théorie et de ses conséquences a été présentée par MacArthur (1972).

Les études en laboratoire de la compétition, en milieu uniforme comportant une ressource unique, montrent habituellement l'élimination de toutes les espèces sauf une. Par conséquent, la persistance dans la nature de plusieurs espèces doit être due à l'hétérogénéité de l'environnement. Davantage d'espèces pourraient coexister quand la gamme des ressources est plus grande ou quand les ressources sont plus finement partagées entre les espèces.

Dans un environnement stable il n'y a pas de limite théorique à la similitude d'espèces concurrentes, mais des fluctuations dans la disponibilité des ressources rendent vulnérables à l'exclusion concurrentielle des espèces très semblables.

Les types de distribution des oiseaux peuvent être en grande partie expliqués en termes d'interactions concurrentielles. On explique ainsi certaines ruptures dans la répartition de paires d'espèces étroitement apparentées (Wilson, 1958; Terborgh, 1970; Diamond, 1972; MacArthur, 1972). Les preuves de l'importance des interactions concurrentielles dans la détermination de la structure d'autres peuplements, par exemple de chauves-souris (McNab, 1971), sont plus rares.

Afin d'élucider les effets respectifs des différents facteurs, les écologistes de terrain ont généralement eu recours à la suppression de populations ou à l'étude des modalités du partage des ressources.

Le partage des ressources alimentaires a été le cas le plus fréquemment analysé. Moreau (1948) a étudié en Afrique 172 espèces d'oiseaux sur 7 700 km². Chaque espèce était classée selon le milieu, parmi 31 types définis, où elle recherchait sa nourriture. Mis à part les tisserins, il n'a trouvé dans un même genre que 16 % des cas théoriquement possibles de recouvrement, et dans un tiers de ceux-ci seulement un recouvrement alimentaire; 94 % des espèces congénériques et 98 % des espèces non congénériques avaient un habitat ou un régime distinct, ou les deux. Moreau a conclu que la plupart des cas de superposition de l'habitat n'étaient pas dus à un recouvrement des régimes alimentaires parce que les espèces présentaient des différences de taille du corps ou du bec, ou parce qu'elles recherchaient leur nourriture de façon différente ou à des niveaux différents. Ensuite d'autres chercheurs soulignèrent l'importance de la structure du milieu dans la détermination du nombre des espèces d'oiseaux présentes dans celui-ci.

Schoener (1974) a analysé les modalités du partage des ressources, à l'intérieur de groupes d'espèces concurrentes, dans le cas de travaux où les différences écologiques avaient été identifiées. Il a conclu que l'habitat était un facteur de séparation plus important que le type de nourriture, et que tous deux jouaient un rôle plus important que le temps; les prédateurs étaient plus souvent actifs à des moments différents que les membres d'autres groupes trophiques; les poïkilothermes terrestres se répartissent les ressources alimentaires par ségrégation temporelle; les vertébrés sont moins saisonniers que les invertébrés et, enfin, la subdivision des ressources alimentaires est plus importante pour les animaux se nourrissant de grandes proies que pour ceux qui se nourrissent de proies plus petites.

En dépit des nombreuses preuves relatives au fait que les concurrents potentiels se répartissent les ressources grâce à des mécanismes variés, le degré de recouvrement peut changer en même temps que la disponibilité des ressources. Moreau (1948) a trouvé que les espèces de tisserins montraient beaucoup plus de recouvrement dans leur régime alimentaire que les autres groupes d'oiseaux étudiés. Les tisserins se nourrissent de grains lorsque ceux-ci sont très abondants, puis, comme les réserves s'épuisent, migrent vers d'autres sources de nourriture. De l'observation d'un grand nombre d'espèces d'oiseaux qui consomment les baies d'une même espèce végétale, Willis (1966*c*) a déduit que « les fluctuations biotiques ou physiques créent des niches qui peuvent être temporairement exploitées par plus d'une espèce, parce qu'il existe toujours un délai entre l'apparition de la niche et sa pleine exploitation ». A partir d'observations semblables Terborgh et Diamond (1970) concluaient que l'importance du recouvrement des niches d'espèces différentes était souvent réduite par l'agression interspécifique et par l'exploitation de strates alimentaires différentes.

Pour analyser les biocénoses complexes des pluviisylves de Malaisie et d'Australie, Harrison (1962) imagina une classification simplifiée des niches alimentaires des mammifères et des oiseaux en fonction de la structure générale des forêts. Ces subdivisions étaient les suivantes :

Le peuplement aérien : les oiseaux et chauves-souris chassant au-dessus de la canopée; la plupart sont insectivores, mais il y a une grande proportion de carnivores;

Le peuplement de la canopée : oiseaux, chauves-souris et autres mammifères confinés à cette strate; la plupart des espèces se nourrissent de feuilles, de fruits ou de nectar, mais il y a quelques insectivores et des espèces à régime mixte;

Les animaux volants de la strate moyenne : oiseaux et chauves-souris insectivores; si la plupart des espèces sont insectivores on trouve cependant quelques carnivores;

Les animaux grimpeurs de la strate moyenne : mammifères, qui grimpent et descendent le long des troncs d'arbres et qui vont à la fois dans la canopée et à terre; ces animaux sont principalement des espèces à régime mixte, outre quelques carnivores;

Les grands animaux terrestres : en majorité des mammifères, surtout herbivores (certains, comme l'éléphant, peuvent atteindre la canopée et s'en nourrir);

Les petits animaux terrestres : oiseaux et mammifères qui peuvent, de temps à autre, grimper sur les arbres jusqu'à faible hauteur, et qui ont essentiellement un régime insectivore ou mixte, hormis quelques herbivores et quelques carnivores.

L'établissement d'une telle classification est la première étape pour comprendre l'organisation et le fonctionnement de systèmes complexes. De tels schémas permettent au chercheur d'apprécier l'importance relative des divers groupes d'animaux dans les flux d'énergie et de nutriments à travers la biocénose tout entière (Eisenberg et Thorington, 1973).

Colwell (1973) a étudié la dynamique des relations interspécifiques entre quatre plantes à fleurs (*Centropogon valerii*, *C. talamancensis*, *Macleania glabra* et *Cavendishia smithii*), quatre espèces d'oiseaux butineurs (trois oiseaux-mouches d'une part, dont deux, *Colibri thalassinus* et *Eugenes fulgens*, sont des nomades saisonniers, le dernier, *Panterpe insignis*, étant sédentaire, et d'autre part un perceur de fleurs, *Diglossa plumbea*, lui aussi sédentaire) et deux espèces d'acariens nectarivores (*Rhinoseius colwelli* et *R. richardsoni*) qui vivent dans les fleurs et sont transportées de l'une à l'autre par les oiseaux-mouches. *Panterpe insignis* est un opportuniste. *Colibri thalassinus* est un spécialiste séquentiel qui ne dépend que d'un nombre limité de ressources en même temps et qui peut passer de l'une à l'autre en fonction des variations de disponibilité ou émigrer. *Eugenes fulgens* et *Diglossa plumbea* sont tous deux des espèces « interstitielles » en ce sens qu'elles dépendent de plantes présentant une faible densité mais très largement distribuées. De surcroît, *D. plumbea* fréquente les couverts denses, où les attaques par les oiseaux-mouches sont moins à craindre.

Les acariens sont prélevés quand les oiseaux-mouches viennent se nourrir, car ils sont alors transportés à l'intérieur des cavités nasales. Ils sont limités à certaines espèces de fleurs : *Rhinoseius richardsoni* aux Éricacées, *Cavendishia smithii* et *Macleania glabra*, et *Rhinoseius colwelli* aux Lobéliacées, *Centropogon valerii* et *C. talamancensis*. La répartition des acariens est essentiellement contrôlée par le choix des plantes qu'effectuent les oiseaux-mouches pour se nourrir, et non par les mortalités interspécifiques. Colwell pense que les espèces interstitielles, séquentielles, spécialistes et hypercontingentes sont favorisées par des milieux très stables et dont les conditions sont tout à fait prévisibles.

Prédation

Le résultat des interactions prédateur-proie est différent selon que le prédateur ne parvient pas à satisfaire ses exigences métaboliques, au-dessous d'un certain seuil de densité de proies, ou bien qu'il est capable d'exterminer la population de celles-ci. Dans ce dernier cas, les variations de l'abondance du prédateur et de sa proie tendent à s'amplifier, et le système prédateur-proie est alors caractérisé par des phénomènes d'extinction locale et d'émigration (Huffaker, 1970). Dans le premier cas, les fluctuations tendent à être amorties. L'importance des effets de la distribution spatiale des jeunes pousses d'arbres tropicaux sur les taux de prédation qu'ils subissent a été démontrée par Connell (1970).

En général, les variations inhérentes aux systèmes prédateur-proie sont amorties quand le prédateur ne peut plus exploiter la proie au-dessous d'un certain seuil supérieur; le prédateur possède des caractéristiques, telles que la territorialité, qui l'empêchent de constituer des populations trop denses et qui, lorsque le milieu est hétérogène, rendent les proies plus difficiles à trouver et à exploiter.

Les connaissances sur les interactions prédateur-proie en forêt tropicale sont maigres, et concernent principalement les relations plante-herbivore du fait de leur importance économique. Quant aux relations entre les parasites et leurs hôtes, elles seront traitées dans le chapitre 14.

Interactions plante-herbivore

La nature des mécanismes de défense des plantes contre les herbivores est en partie connue, et dans quelques cas l'action sélective des herbivores a même été réellement mesurée (Jones, 1962, 1966; Feeny, 1973; Cates, 1975). Les arbustes tropicaux tendent à avoir d'importantes défenses chimiques et ils représentent au demeurant la source de la plupart des épices utilisées dans le monde (Baker, 1964). Les espèces tropicales des premiers stades des successions écologiques présentent moins de défenses que les espèces des stades ultérieurs ou du climax. Les monocultures, typiques de l'agriculture moderne, de ces espèces des stades successionnels précoces, sont donc particulièrement vulnérables à la décimation par les herbivores (Janzen, 1973*b*; Tahvanainen et Root, 1972).

On admet généralement que les insectes herbivores tropicaux sont plus spécifiques de leurs hôtes que ceux de zone tempérée, bien que les preuves en soient rares. La raison en serait dans l'hétérogénéité plus grande des communautés végétales tropicales et dans la meilleure prévision des ressources essentielles (Janzen, 1970*b*). Il est cependant difficile d'en dégager des relations de cause à effet et de savoir si la spécificité stricte des herbivores a engendré la grande diversité des plantes tropicales ou bien si elle en est au contraire le résultat. Janzen (1970*a*) estime que le broutage densité-dépendant par les herbivores prévient dans une large mesure la prédominance dans les forêts tropicales des espèces d'arbres qui sont des concurrents plus vigoureux. Pour expliquer les nombres d'espèces d'arbres observés en forêt tropicale, Janzen (1970*a*) a proposé un modèle probabiliste basé d'une part sur la distribution autour de l'arbre-parent (porte-graines) des chutes de diaspores et d'autre part sur la réaction des consommateurs de graines. Dans le cas des punaises lygéidées qui se nourrissent de graines de figuier et des bruches qui se nourrissent de graines de légumineuses, la presque totalité des graines peut être détruite (Slater, 1972 ; Janzen, 1971*a*).

Le nombre d'insectes herbivores trouvés sur un même arbre (individu) semble trop petit pour qu'il puisse y avoir concurrence, mais il se peut que la ressource essentielle de chaque espèce soit beaucoup plus faible qu'on ne l'imagine généralement. Il pourrait y avoir une concurrence importante entre les cérambycides et les chenilles de cossides qui se nourrissent aux dépens des extrémités de rameaux. Les interactions de concurrence doivent être envisagées dans le contexte de la petite fraction de la plante qui est réellement utilisée. Ainsi, les consommateurs des parties apicales de rameaux doivent réduire les ressources disponibles pour la repousse des feuilles, ce qui peut alors influer sur les teneurs en glucides utilisables par les racines.

L'augmentation de l'espacement des arbres conspécifiques dans les forêts tropicales, par comparaison aux forêts tempérées, réduit sans aucun doute la fréquence des pullulations d'insectes nuisibles, mais de telles pullulations se produisent néanmoins. Si la sélection n'a pas rendu les arbres tropicaux capables de survivre à une défoliation importante, les rares pullulations d'insectes pourraient avoir de graves conséquences sur l'abondance et la répartition des arbres-hôtes.

Janzen (1973*a*) a souligné que la réponse évolutive d'une plante à la pression sélective d'une espèce d'herbivore devait réduire considérablement la valeur de la plante pour d'autres espèces d'herbivores. Par conséquent, les interactions densité-dépendantes de niveau supérieur entre les prédateurs ou les parasites devraient influencer le choix des plantes-hôtes. Avec le temps, des prédateurs et parasites étroitement spécifiques d'un hôte pourraient, en abaissant suffisamment la densité d'une population d'herbivores qui se nourrissent d'une plante donnée, accroître les chances de succès de nouveaux herbivores qui exploiteraient cette même plante. Le complexe de prédateurs et de parasites attirés par la plante hôte serait un des mécanismes de défense de cette plante et pourrait influencer l'allocation d'énergie consacrée par la plante à sa défense. Les organes nectarigènes extra-floraux (Bentley, 1975*a*) et, dans certains cas, l'association de la plante avec des homoptères qui sécrètent des substances sucrées, sont des mécanismes de défense répandus, qui fonctionnent en attirant au voisinage de la plante des prédateurs, tels que des fourmis par exemple, ou des hyperparasites comme des tachinides et de petites guêpes. Les lianes, qui présentent souvent plus de glandes nectarigènes extra-florales que les autres types biologiques de plantes (Bentley, 1975*b*), sont très fréquentées par les fourmis arboricoles. A la suite d'une étude des lianes et des plantes herbacées, Berlin et Henry (1973) ont montré que les lianes présentaient souvent des fissures épidermiques qui traduiraient l'existence de tissus sécréteurs, où proliféraient des levures ; les lianes devraient se prêter à la sélection d'organes nectarigènes extra-floraux complexes.

Mutualisme

Les activités de mutualisme incluent le transport du pollen, la dispersion des graines et la défense des tissus végétatifs; la plupart des exemples terrestres impliquent des plantes et des animaux.

Les interactions de mutualisme sont sans doute plus répandues sous les tropiques. Par exemple, il n'y a pas de mutualismes obligatoires fourmis-plantes ou abeilles-orchidées au-delà de 24° de latitude N et aucune chauve-souris frugivore ou nectarivore au nord de 33° N. Ces interactions mutuelles prédominent davantage dans les forêts sempervirentes chaudes et humides que dans les formations à climat plus frais et plus saisonnier. Cette différence serait due à l'effet des insectes herbivores sur les plantes, plus élevé toute l'année dans le premier cas que dans le second, ce qui accroîtrait la pression sélective responsable de l'évolution chez les plantes de procédés anti-herbivores. Les réactions à l'action des herbivores sont théoriquement plus rapides pour les plantes à fécondation croisée que pour celles à autofécondation (Ehrlich et Raven, 1965; Gilbert, 1972). Si des pollinisateurs potentiels existent, la pollinisation animale devrait être favorisée aux dépens de la pollinisation par le vent, parce que la spécificité plus étroite de l'animal à l'égard de la plante assure une plus grande efficacité de transport du pollen.

Pollinisation

La biologie de la pollinisation est très complexe (Van der Pilj et Dodson, 1966; Faegri et Van der Pilj, 1971; Proctor et Yeo, 1973). L'association entre la plante et son pollinisateur peut être très spécialisée. Les *Ficus* ont pour pollinisateurs obligatoires des petites guêpes de la famille des Agaenidés (Ramirez, 1969). Entre *F. sycomorus*, espèce monoïque et la guêpe *Ceratosolen arabicus*, le mutualisme est de type symbiotique. La femelle de *C. arabicus* pénètre dans le syconium et dépose un œuf unique à l'intérieur d'ovaires à style court. Ces ovaires gonflent et se transforment progressivement en galles. Les guêpes mâles et femelles qui s'y développent s'accouplent dans le syconium fermé. Lorsque les mâles se fraient un chemin au-dehors, les anthères sont rabattues dans la cavité où elles éclatent. Le pollen adhère aux guêpes femelles qui s'échappent par les orifices ménagés par les mâles (Galil et Eisikowitch, 1968).

Les observations de Baker *et al.* (1971) vont dans le sens opposé : « Mais très peu de plantes n'ont qu'une seule catégorie de visiteurs capables de réaliser une pollinisation effective (les espèces de *Yucca* et de *Ficus* sont des exceptions probables) et pratiquement aucune n'est visitée par un seul type d'animal capable de tirer profit des organes floraux nectarifères. » Ces auteurs classent les visiteurs des fleurs de *Ceiba acuminata* en quatre catégories : les pollinisateurs principaux, comme la chauve-souris *Leptonycteris sanborni*; les pollinisateurs mineurs, tels que les oiseaux-mouches; les espèces « neutres », qui visitent les fleurs intactes sans intervenir vraisemblablement dans la pollinisation, tels que bourdons (*Bombus*), abeilles charpentières (*Xylocopa*), abeilles mellifères (*Apis mellifera*), guêpes et papillons; les espèces qui détruisent les fleurs intactes ou tombées.

La différence la plus évidente entre la pollinisation par les insectes en zones tropicales et en zones tempérées est la plus grande complexité des modes de floraison sous les

tropiques. Gentry (1974) suggère que la plus grande part de ces modalités (au moins chez les Bignoniacées) est le résultat de la concurrence vis-à-vis des pollinisateurs au sein d'une faune d'abeilles relativement appauvrie à la suite du développement d'une longue période de floraison. En forêt caducifoliée la floraison maximale survient pendant la saison sèche (Janzen, 1967*a*). A mesure que la saison sèche devient de plus en plus sévère le maximum de floraison peut se déplacer vers la saison des pluies (Burger, 1974), tandis que dans les régions à saison sèche très douce les vagues de floraison sont peu distinctes et réparties tout au long de l'année.

Il est possible de distinguer plusieurs types de phénologies dans la pollinisation par les insectes (Janzen, 1967*a*, 1971*c*; Gentry, 1974). Les fleurs qui s'épanouissent la nuit sont souvent pollinisées par des sphingidés, particulièrement celles qui sont pâles et présentent de longues corolles tubulaires. Plusieurs genres d'arbres (*Tabebuia*, par exemple) présentent en saison sèche des floraisons massives rigoureusement synchronisées. Un autre type, que montrent par exemple les lianes du genre *Arrabidaea*, est la production d'un grand nombre de fleurs sur une période étendue. Les différentes espèces d'*Arrabidaea* ont des maximums de floraison largement non recouvrants et tendent à se partager la plupart des hyménoptères pollinisateurs, particulièrement les espèces d'*Eulaema* et d'*Euglossa* (Gentry, 1974). En allongeant la saison de vol de beaucoup d'espèces d'abeilles, de telles plantes créent un ensemble de pollinisateurs plus largement divisible dans le temps. Pendant la saison humide dans les forêts caducifoliées ou durant toute l'année dans les forêts sempervirentes, on constate couramment (Janzen, 1971*c*; Gentry, 1974) que des plantes produisent chaque jour, pendant toute la longue période de floraison, un petit nombre de fleurs de haute qualité. Il est probable que cela rend maximale la reproduction croisée à longue distance. Dans ce cas les pollinisateurs peuvent parcourir plusieurs kilomètres à la recherche de ces fleurs (Janzen, 1971*c*). C'est une des nombreuses raisons pour lesquelles les réserves de milieux naturels tropicaux doivent être vastes. De plus, la soustraction d'une seule plante ou même la cueillette de quelques fleurs pendant plusieurs jours pourraient se révéler désastreuses pour le pollinisateur et affecter grandement l'adaptation des autres plantes du territoire.

Les relations énergétiques entre fleurs et pollinisateurs ont été examinées par Heinrich et Raven (1972) : « Il doit exister un équilibre entre l'énergie dépensée par les pollinisateurs et la quantité de calories concédée par les fleurs pour que la pollinisation croisée soit maximale. Une fleur doit 'récompenser' suffisamment les visiteurs pour qu'ils soient attirés, mais elle doit aussi limiter cette récompense afin que ceux-ci visitent d'autres plantes de la même espèce. » Pour les plaines tropicales humides où les arbres de la même espèce peuvent être largement espacés, les mêmes auteurs prévoient que les fleurs devraient accorder davantage d'énergie aux plus grands pollinisateurs nécessaires pour assurer une pollinisation croisée.

Heithaus *et al.* (1974) ont examiné la relation entre *Bauhinia pauletia* et deux chauves-souris pollinisatrices, une grande espèce (*Phyllostomus discolor*) qui visite les fleurs en groupe et une espèce plus petite (*Glossophaga soricina*) qui le fait en solitaire. Les deux espèces assurent, par leurs activités, une pollinisation croisée. *Phyllostomus discolor* consomme le nectar probablement jusqu'à la dernière goutte de sorte que les visites doivent être suffisamment espacées dans le temps pour permettre son renouvellement. Le comportement social de déplacement d'une zone à une autre de cette espèce devrait évidemment favoriser la pollinisation croisée. La plus petite espèce vole probablement de fleur en fleur (Janzen, 1971*c*), butinant le nectar sans l'épuiser, de sorte que des visites peu espacées demeurent énergétiquement satisfaisantes.

Les populations animales et l'homme

Dans les trois sections précédentes l'organisation et le fonctionnement des populations animales dans les écosystèmes forestiers tropicaux ont été envisagés comme si l'homme n'intervenait pas. Les relations entre l'homme et les forêts tropicales sont pourtant anciennes, et les civilisations les plus anciennes ont exercé une influence importante sur les animaux forestiers, qui est encore évidente.

De nos jours, l'exploitation de la forêt est assez différente des utilisations plus anciennes (Watters, 1971). Auparavant, avec l'agriculture itinérante, l'usage des parcelles suivait un roulement régulier dans le temps et restait relativement limité dans l'espace, maintenant ainsi une série de stades successionnels qui préservaient la richesse spécifique et constituaient des sources d'espèces colonisatrices. Les pratiques actuelles transforment au contraire radicalement les écosystèmes tropicaux en types nouveaux qui diffèrent par leurs caractères biotiques et abiotiques ainsi que par leur stade terminal. De si sévères transformations impliquent l'extinction de nombreuses espèces et associations d'espèces, l'érosion, la diminution de la fertilité des sols et l'augmentation des parasites des hommes et des ravageurs des cultures.

Parmi les besoins les plus pressants en matière de recherches à développer, il y a la nécessité d'explorer les effets pratiques et théoriques, à la fois dans l'espace et dans le temps, de ces nouveaux modes d'utilisation des terres. Seront particulièrement utiles des études orientées vers l'élaboration de quelque concept relatif à l'équilibre qui serait nécessaire entre aires boisées et aires déboisées pour minimiser les désastres écologiques et économiques.

La plupart des travaux zoologiques ayant trait à ces préoccupations ont été accomplis par des scientifiques intéressés par les problèmes de santé et de ravageurs (voir chapitres 14 et 17). L'absence relative de recherches de la part des autres spécialistes de zoologie souligne l'ampleur de l'effort nécessaire pour comprendre l'écologie des écosystèmes tropicaux modifiés.

Stabilité

Le concept selon lequel les forêts tropicales évoluées représentent des écosystèmes stables se modifie rapidement, et

nombre de recherches futures consacrées aux écosystèmes tropicaux devraient s'orienter vers la détermination des mécanismes par lesquels de tels écosystèmes reviennent à leur état de biocénoses évoluées après une modification unique ou des perturbations multiples.

Les aspects zoologiques des successions qui se déroulent après une perturbation sont beaucoup moins connus que les aspects botaniques. Une récente étude d'Opler, Baker et Frankie (1976) sur les successions de végétation secondaire peut être utilisée comme modèle instructif autant par son *modus operandi* que par ses résultats. Ils ont étudié au Costa Rica la reconstitution de la végétation sur trois parcelles de forêt humide et sur une parcelle de forêt sèche. Les changements dans la structure générale, la richesse spécifique, les types de dissémination, les modalités de reproduction, etc., ont été mesurés. Les résultats indiquent que, au départ, la succession peut être assez rapide et que les forêts acquièrent bientôt une ressemblance superficielle avec leur physionomie initiale. Les facteurs qui influent sur cette vitesse de remontée biologique comprennent la persistance, dans l'aire qui a été perturbée, des plantes ou de leurs graines, l'ampleur de l'aire perturbée, la distance de cette aire par rapport aux autres sources d'espèces recolonisatrices (pionnières). On peut conclure que d'une manière générale les premiers stades de la succession secondaire sont résistants aux perturbations et peuvent se caractériser par une restauration rapide. Les auteurs n'étendent toutefois pas cette conclusion au cas des biocénoses évoluées.

May (1975) a considéré la question de la stabilité des forêts tropicales humides évoluées; les êtres appartenant à des écosystèmes complexes et vivant dans des milieux aux propriétés prévisibles sont moins aptes à résister à des changements mésologiques importants par suite de leur engagement évolutif passé dans certains types de stratégies reproductive et trophique (par exemple espèces *K* sélectionnées, mise en réserve de nutriments dans des tissus ligneux, etc.).

Il paraît bien y avoir dans les écosystèmes tropicaux évolués un renouvellement des espèces, et plus encore, d'ensembles d'espèces, plus important qu'on ne le pensait jusqu'ici.

Futuyma (1973) suppose que dans les groupements d'espèces étroitement associées devraient apparaître, entre les espèces, des démarcations variables de place en place. Des variations mésologiques doivent entraîner des changements dans la composition et l'existence de plusieurs lots d'espèces, particulièrement si les espèces moins adaptables sont éliminées à cause de la dépendance mutuelle des espèces associées. Il devrait donc y avoir d'importantes variations temporelles dans les groupements d'espèces de milieux non manipulés par l'homme. Les perturbations d'origine anthropique devraient augmenter l'élimination des groupes d'espèces, en sélectionnant probablement les espèces moins spécialisées, mieux adaptées aux biocénoses secondaires.

Les effets des interventions humaines

On a vu qu'il pouvait y avoir une restauration rapide durant les premiers stades de la succession secondaire, mais les compositions spécifiques des stades terminaux impliquent que les diverses espèces ou ensembles d'espèces soient hautement substituables. Aussi, l'effacement de la perturbation, c'est-à-dire la restauration, peut bien dépendre de la composition spécifique initiale de l'aire perturbée. Cette propriété de substitution a des conséquences importantes dans deux domaines.

Effets directs

Les espèces qui sont encore présentes dans l'aire perturbée immédiatement après la perturbation sont évidemment fonction de la composition originelle de la biocénose. Souvent, la richesse spécifique et la densité déclinent toutes deux brutalement après l'intervention humaine. Dans une forêt du Nigéria, Lasebikan (1975) a étudié la variation de la composition spécifique et de la densité des microarthropodes du sol sur une courte période. Une parcelle était restée non perturbée, tandis que les buissons du sous-bois et les arbres de taille petite et moyenne avaient été retirés d'une autre. Les dix centimètres supérieurs du sol ont donné lieu à des prélèvements au début, puis 3, 8 et 10 mois après le traitement. Il n'y avait aucune différence au départ entre les deux parcelles, mais la richesse spécifique et la densité de peuplement déclinèrent dans l'aire défrichée.

Cette diminution de la diversité spécifique est importante sur le plan de l'aménagement économique, en particulier dans le cas de l'agriculture et du tourisme. L'utilisation d'espèces autochtones pour la régulation des populations de ravageurs des cultures en est un exemple capital. Strong (1974) a observé que dans les plantations de cacaoyer (*Theobroma cacao*) le nombre d'insectes nuisibles augmentait rapidement jusqu'à une valeur asymptotique qui était fonction de la superficie cultivée ou de la production annuelle. La plupart de ces ravageurs avaient une origine locale.

Effets de type insulaire

L'effet à long terme du défrichement est de créer une mosaïque de zones boisées et de zones ouvertes. Aussi, les régions forestières qui subsistent peuvent bien être considérées comme des îles (Simberloff, 1974). MacArthur et Wilson (1967) ont proposé un modèle utile et apprécié des peuplements insulaires qui pourrait jouer un grand rôle dans la compréhension du fonctionnement des « îlots terrestres ». Dans leur modèle le nombre d'espèces présentes dépend de l'interaction entre la vitesse de colonisation de l'île par de nouvelles espèces et la vitesse de disparition des espèces qui s'y trouvent. Ces vitesses sont affectées par d'autres facteurs tels que la superficie de l'île, la distance par rapport aux sources d'espèces recolonisatrices (pionnières) et l'hétérogénéité topographique.

Diamond (1973) a étudié l'avifaune de la Nouvelle-Guinée et de ses îles périphériques et a fait quelques remarques qui sont directement applicables aux étendues de terres boisées insulaires. Beaucoup des îles étudiées avaient plus d'espèces que prévu, mais il s'agissait toujours d'îles dont la superficie avait été modifiée récemment par des événements variés (éruptions volcaniques, élévation du

niveau de la mer, etc.). Diamond écrit : « Sur de telles îles, en raison du déséquilibre temporaire entre immigration et extinction, S, le nombre d'espèces d'oiseaux, doit revenir progressivement à un nouvel équilibre; ce processus peut être appelé relaxation. » Quand les surfaces sont réduites, il y aura une diminution de la richesse spécifique jusqu'à ce que celle-ci soit conforme aux intensités d'immigration et d'extinction propres aux îles de la taille en question.

Les recherches suggérées

Les effets des perturbations brièvement évoquées ci-dessus permettent de suggérer plusieurs orientations quant aux recherches nécessaires pour comprendre l'aménagement des écosystèmes forestiers tropicaux.

Les ensembles d'espèces : il existe peu d'informations concrètes sur la réalité des groupements d'espèces interagissantes dans les écosystèmes évolués. Il y a encore moins d'informations disponibles sur les propriétés de substitution au niveau de tels groupements. Les investigations les concernant devraient fournir des renseignements sur la composition probable des faunes dérivées dans les écosystèmes dégradés.

L'étude de la direction et de la vitesse de restauration des écosystèmes forestiers perturbés fournira les renseignements nécessaires à l'évaluation des conséquences du déboisement si largement répandu. Les données recueillies à tous les stades de la succession devraient porter sur la composition spécifique et la démographie, ainsi que les propriétés chorologiques et trophiques des différentes espèces. De telles études ne doivent pas seulement concerner des manipulations uniques des écosystèmes mais aussi des traitements exécutés avec une périodicité variable. Ces études devraient reproduire les dégradations périodiques que l'homme inflige aux forêts. Les traitements eux-mêmes devraient être variés et comprendre des défrichements sélectifs et des coupes rases, des incendies, le surpâturage, la chasse, l'exploration minière, l'introduction de parasites, le ramassage, les activités récréatives et la lutte chimique contre des animaux et des végétaux.

Enfin, les effets de l'étendue de la forêt sur le maintien de la diversité doivent être étudiés de manière approfondie. Diamond (1973) a souligné que, pour rendre maximale la richesse spécifique, les réserves forestières devaient être aussi vastes que possible. Qu'il faille distinguer entre surface apparente et surface réelle biologique ne semble pas avoir été pris en considération. La première serait la superficie mesurée en hectares et la seconde l'aire qui, dans cette étendue physique, est réellement utilisée par une espèce ou un groupement d'espèces particuliers. Par exemple, les réserves forestières de grands vertébrés peuvent représenter réellement, pour les animaux, des étendues plus petites que ne l'indiquent les limites de la réserve par suite des incursions de l'homme. Ainsi, la chasse, l'élevage de bétail, de porcs, etc., ou d'autres activités humaines comparables, réduisent sérieusement l'étendue de la réserve et éliminent certaines espèces protégées (voir chapitre 21).

Bibliographie

BAKER, H. G. *Plants and civilization*. Belmont, California, Woodsworth Pub. Co., 1964.

——; BAKER, I.; CRUDEN, R. W. Minor parasitism in pollination biology and its community function: the case of *Ceiba acuminata*. *Bio-Science* (Washington, D.C.), vol. 21, no. 22, 15 November 1971, p. 1127–1129.

BENTLEY, B. The protective function of ants visiting the extrafloral nectaries of *Bixa orellana* L. (Bixaceae). Submitted to *J. Ecol.*, 1975a.

——. Extrafloral nectaries and plant life form. *J. Ecol.*, 1975b.

BERLIN, J. M.; HENRY, P. Répartition des levures à la surface de la tige de vigne. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 277, 1973, p. 1885–1887.

BROOKFIELD, H. C.; HART, D. *Rainfall in the tropical southwest Pacific*. Canberra, The Australian National University, Research School of Pacific Studies, Department of Geography, Publication G/3, 1966.

BURGER, W. C. Flowering periodicity at four altitudinal levels in eastern Ethiopia. *Biotropica*, 6, 1974, p. 38–42.

CATES, R. G. The interface between slugs and wild ginger: some evolutionary aspects. *Ecology*, 1975.

CODY, M. L. A general theory of clutch size. *Evolution* (Lawrence), vol. 20, no. 2, June 1966, p. 174–184.

*COLWELL, Robert, K. Competition and coexistence in a simple tropical community. *American Naturalist* (Chicago), 107, November-December 1973, p. 737–760.

CONNELL, J. H. A predator-prey system in the marine intertidal region. I. *Balanus glandula* and several predatory species of *Thais*. *Ecol. Monogr.*, 40, 1970, p. 49–78.

——; ORIAS, Eduardo. The ecological regulation of species diversity. *American Naturalist* (Chicago), vol. XCVIII, no. 903, November-December 1964, p. 399–414.

DELANY, M. J. A study of the ecology and breeding of small mammals in Uganda. *Journal of Zoology, Proceedings of the Zoological Society of London* (London), vol. 142, part 2, March 1964, p. 347–370.

——. The biology of small rodents in Mayanja Forest, Uganda. *Journal of Zoology, Proceedings of the Zoological Society of London* (London), vol. 165, part 2, September 1971, p. 85–129.

*DIAMOND, J. M. Comparison of faunal equilibrium turnover rates on a tropical island and a temperate island. *Proc. Nat. Acad. Sci.* (USA), 68, 1972, p. 2742–2745.

* Référence importante.

*DIAMOND, J. M. Distributional ecology of New Guinea birds. *Science* (Washington, D. C.), vol. 179, no. 4075, 23 February 1973, p. 759-769.

*DOBBEN, W. H. van; LOWE-MCCONNELL, R. H. (eds.). *Unifying concepts in ecology*. Report of the plenary sessions of the first international congress of ecology (The Hague, September 8–14, 1974). The Hague, W. Junk B.V. Publishers; Wageningen, Centre for agricultural publishing and documentation, 1975, 302 p.
Chapters on 'Flow of energy and matter between trophic levels'; 'Comparative productivity in ecosystems'; 'Diversity, stability and maturity in natural ecosystems'; 'Diversity, stability and maturity in ecosystems influenced by human activities'; 'Strategies for management of natural and man-made ecosystems'.

*DOBZHANSKY, T. Evolution in the tropics. *American Scientist* (USA), 38, April 1950, p. 209–221.

*EHRLICH, P. R.; RAVEN, P. H. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*, 18, 1965, p. 586–608.

EISENBERG, John, F. ; THORINGTON, Richard, W. Jr. A preliminary analysis of a neotropical mammal fauna. *Biotropica* (Pullman, Wash.), vol. 5, no. 3, December 1973, p. 150-161.

*FAEGRI, Knut; PILJ, L. van der. In: *The principles of pollination ecology*, p. 1–29. Second edition. Oxford, Pergamon Press, 1971, 248 p.

FEENY, P. Biochemical coevolution between plants and their insect herbivores. In: Gilbert, L. E.; Raven, P. H. (eds.). *Coevolution of animals and plants* (Symposium at First Int. Congr. Syst. and Evol. Biol., 1973, Boulder, Colorado). Austin, University of Texas Press.

FISCHER, A. G. Latitudinal variations in organic diversity. *Evolution* (Lancaster), vol. 14, no. 1, March 1960, p. 64–81.

*FOGDEN, M. P. L. The seasonality and population dynamics of equatorial forest birds in Sarawak. *Ibis* (London), vol. 114, no. 3, 1972, p. 307–343.

FUTUYMA, Douglas, J. Community structure and stability in constant environments. *American Naturalist* (Chicago), vol. 107, no. 955, May–June 1973, p. 443–446.

GALIL, J.; EISIKOWITCH, D. On the pollination ecology of *Ficus sycomorus* in East Africa. *Ecology* (Durham), vol. 49, no. 2, 1968, p. 259–269.

GENTRY, A. H. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica*, vol. 6, 1974, p. 64–68.

GILBERT, L. E. Pollen feeding and reproductive biology of *Heliconius* butterflies. *Proc. Nat. Acad. Sci.* (USA), 69, 1972, p. 1403–1407.

*HARRISON, J. L. The distribution of feeding habits among animals in a tropical rain forest. *Journal of Animal Ecology* (Oxford), vol. 31, no. 1, February 1962, p. 53–63.

*HEINRICH, Bernd; RAVEN, Peter, H. Energetics and pollination ecology. *Science* (Washington, D.C.), vol. 176, no. 4035, 12 May 1972, p. 597–602.

HEITHAUS, E., Raymond; OPLER, Paul, A.; BAKER, Herbert, G. Bat activity and pollination of *Bauhinia pauletia*: plant-pollinator coevolution. *Ecology* (Durham), vol. 55, no. 2, 1974, p. 412–419.

HUFFAKER, C. B. (ed.). *Biological control*. Proc. Amer. Assoc. Adv. Sci. Symp. Biol. Control. New York, Plenum Press, 1970, 511 p.

*JANZEN, Daniel, H. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* (Lawrence), vol. 21, no. 3, 27 September 1967a, p. 620–637.

*JANZEN, Daniel. Herbivores and the number of tree species in tropical forests : *American Naturalist* (Chicago), vol. 104, no. 940, November-December 1970a, p. 501-528.

——. Comments on host-specificity of tropical herbivores and its relevance to species richness. In: Heywood, V. H. (ed.). *Taxonomy and ecology*. London, Academic Press, 1970b.

——, Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. *Science* (Washington, D.C.), vol. 171, no. 3967, 15 January 1971c, p. 203-205.

——. Host plants as islands. II. Competition in evolutionary and contemporary time. *American Naturalist* (Chicago), 107, 1973a, p. 786–788.

*——. Tropical agroecosystems. *Science*, 182, 1973b, p. 1212–1219.

JONES, Clyde. Comparative ecology of three pteropid bats in Rio Muni, West Africa. *Journal of Zoology, Proceedings of the Zoological Society of London* (London), vol. 167, part 3, July 1972, p. 353–370.

KARR, James, R.; ROTH, Roland, R. Vegetation structure and avian diversity in several New World areas. *American Naturalist* (Chicago), vol. 105, no. 495, September–October 1971, p. 423–435.

LANDAHL, John, T.; ROOT, Richard, B. Differences in the life tables of tropical and temperate milkweed bugs, genus *Oncopeltus* (Hemiptera: Lygaeidae). *Ecology* (Durham), vol. 50, no. 4, 1969, p. 734–737.

LASEBIKAN, B. A. The effect of clearing on the soil arthropods of a Nigerian rain forest. *Biotropica*, 7, 1975, p. 84–89.

*LEVINS, Richard. *Evolution in changing environments; some theoretical explorations*. Princeton, Princeton University Press, 1968, 120 p.

LINDSEY, C. C. Body sizes of poikilotherm vertebrates at different latitudes. *Evolution* (Lawrence), vol. 20, no. 4, December 1966, p. 456–465.

MACARTHUR, Robert, H. Patterns of species diversity. *Biological Reviews* (USA), 40, 1965, p. 510–533.

*——. *Geographical Ecology*. New York, Harper and Row, 1972, 269 p.

*——; MACARTHUR, J. W. On bird species diversity. *Ecology* (Durham), vol. 42, no. 3, July 1961, p. 594–598.

——; RECHER, H.; CODY, M. On the relation between habitat selection and species diversity. *American Naturalist* (Chicago), vol. 100, no. 913, July–August 1966, p. 319–332.

*——; WILSON, Edward, O. *The theory of island biogeography*. Princeton, Princeton University Press, 1967, 203 p.

*MAY, Robert, M. *Diversity, stability and maturity in natural ecosystems, with particular reference to the tropical moist forests*. Rome, FAO, 1975, 9 p. multigr.

MOREAU, R. E. Clutch size: a comparative study, with special reference to African birds. *Ibis* (London), 86, 1944, p. 286–347.

——. Ecological isolation in a rich tropical avifauna. *Journal of Animal Ecology* (Cambridge), 17, 1948, p. 113–126.

*——. The breeding season of African birds. I. Land birds. *Ibis* (London), 92, 1950, p. 223–267.

MUTERE, Festo, A. The breeding biology of equatorial vertebrates: reproduction in the fruit bat, *Eidolon helvum* at latitude 0°20′N. *Journal of Zoology, Proceedings of the Zoological Society of London* (London), vol. 153, part 2, October 1967, p. 153–161.

MYERS, C. W.; RAND, A. S. Checklist of amphibians and reptiles of Barro Colorado Island, Panama, with comments on faunal change and sampling. *Smithsonian Contributions to Zoology* (Washington, D.C.), no. 10, 1969, p. 1–11.

OKIA, N. O. The breeding pattern of the soft-furred rat, *Praomys morio* in an evergreen forest in southern Uganda. *Journal of Zoology, Proceedings of the Zoological Society of London* (London), vol. 170, part 4, August 1973, p. 501–504.

*OPLER, Paul, A.; BAKER, Herbert, G.; FRANKIE, Gordon, W. *Recovery of tropical lowland forest ecosystems*. Blacksburg, Virginia, USA Center for Environmental Studies, 1976.

OWEN, D. F. Bimodal occurrence of breeding in an equatorial land snail. *Ecology* (Durham), vol. 45, no. 4, 1964, p. 862.

——; OWEN, J.; CHANTER, D. O. Seasonal changes in relative abundance and estimates of species in a family of tropical butterflies. *Oikos* (Copenhagen), vol. 23, no. 2, 1972, p. 200–205.

OWINY, A. M. Some aspects of the breeding biology of the equatorial land snail, *Limicolaria martensiana* (Achatinidae: Pulmonata). *Journal of Zoology, Proceedings of the Zoological Society of London* (London), vol. 172, part 2, February 1974, p. 191–206.

*PAINE, Robert, T. Food web complexity and species diversity. *American Naturalist* (Chicago), vol. 100, no. 910, January–February 1966, p. 65–75.

*PIANKA, Eric, R. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *American Naturalist* (Chicago), vol. 100, no. 910, January–February 1966, p. 33–46.

PIELOU, E. C. *An introduction to mathematical ecology*. New York, Wiley-Interscience, 1969, 286 p.

POOLE, Robert, W. *An introduction to quantitative ecology*. New York, McGraw-Hill, 1974, 532 p.

*PRESTON, F. W. The commonness, and rarity of species. *Ecology* (Durham), vol. 29, no. 3, July 1948, p. 254–283.

——. Time and space and the variation of species. *Ecology* (Durham), vol. 41, no. 4, October 1960, p. 611–627.

PROCTOR, Michael, C.; YEO, Peter. *The pollination of flowers*. New York, Taplinger Publishing Co., 1973, 418 p.

RAMIREZ, William, B. Fig wasps: mechanism of pollen transfer. *Science* (Washington, D.C.), vol. 163, no. 867, 7 February 1969, p. 580–581.

SANDERS, H. L. Marine benthic diversity: a comparative study. *American Naturalist* (Chicago), vol. 102, no. 125, May–June 1968, p. 243–282.

——. Benthic marine diversity and the stability-time hypothesis. In: *Diversity and stability in ecological systems*, p. 71–81. Report of a symposium held May 26–28 1969, Upton, N.Y., Biol. Dept., Brookhaven National Laboratory. Brookhaven Symposia in Biology, no. 22.

SCHOENER, Thomas, W. Large-billed insectivorous birds : a precipitous diversity gradient. *The Condor* (Lawrence), vol. 73, no. 2, 1971, p. 154-161.

*——. Resource partitioning in ecological communities. *Science* (Washington, D.C.), vol. 185, no. 4145, 5 July 1974, p. 27–39.

*——; JANZEN, Daniel, H. Notes on environmental determinants of tropical versus temperate insect size patterns. *American Naturalist* (Chicago), vol. 102, no. 295, May–June 1968, p. 207–224.

*SIMBERLOFF, Daniel, S. Equilibrium theory of island biogeography and ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* (Palo Alto, California), 1974, p. 161–182.

SLATER, J. Lygaeid bugs (Hemiptera: Lygaeidae) as seed predators of figs. *Biotropica*, 4, 1972, p. 145–151.

SMITH, J. Maynard. *Models in ecology*. Cambridge, Cambridge University Press, 1974, 146 p.

SMITH, Norman, S.; BUSS, Irven, O. Reproductive ecology of the female African elephant. *Journal of Wildlife Management* (Washington, D.C.), vol. 37, no. 4, October 1973, p. 524–534.

SOUTHWOOD, T. R. E. *Ecological methods*. London, Methuen, 1966, 391 p.

SPIGHT, Tom, M. Species diversity: a comment on the role of the predator. *American Naturalist* (Chicago), vol. 101, no. 992, November–December 1967, p. 467–474.

STRONG, Donald, R., Jr. Rapid asymptotic species accumulation in phytophagous insect communities: the pests of cacao. *Science* (Washington, D.C.), vol. 185, no. 4156, 20 September 1974, p. 1064–1066.

STRUHSAKER, Thomas, T. A recensus of vervet monkeys in the Masai-Amboseli Game Reserve, Kenya. *Ecology* (Durham), vol. 54, no. 4, 1973, p. 930–932.

TAHVANAINEN, Jorma, O.; ROOT, Richard, B. The influence of vegetational diversity on the population ecology of a specialized herbivore, *Phyllotreta cruciferae* (Coleoptera; Chrysomelidae). *Oecologia* (Berlin), vol. 10, no. 4, 1972, p. 321–346.

*TERBORGH, John. Distribution on environmental gradients: theory and a preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of the Cordillera Vilacabamba, Peru. *Ecology* (Durham), vol. 52, no. 1, 1970, p. 23–40.

*——; DIAMOND, J. M. Niche overlap in feeding assemblages of New Guinea birds. *The Wilson Bulletin* (USA), vol. 82, no. 1, March 1970, p. 29–52.

*VAN DER PILJ, L.; DODSON, C. H. *Orchid flowers, their pollination and evolution*. Coral Gables, Florida, Univ. of Miami Press, 1966.

WATTERS, R. F. *Shifting cultivation in Latin America*. Rome, FAO, 1971, 305 p.

WILLIS, Edwin, O. Competitive exclusion and birds at fruiting trees in western Colombia. *Auk* (Lawrence), 83, 1966c, p. 479-480.

WILSON, D. E. Bat faunas: a trophic comparison. *Systematic Zoology* (Lawrence), 22, 1973, p. 14–29.

*WILSON, Edward, O. Patchy distributions of ant species in New Guinea rain forests. *Psyche* (USA), 65, March 1958, p. 26–38.

8 La forêt naturelle : biologie, régénération et croissance des arbres

Introduction
- Délimitation du thème; rapports avec la mise en valeur
- Les changements dans les forêts tropicales

Le milieu vivant

Biologie et régénération des forêts de type équatorial
- Phase adulte (stade évolué)
  - Caractéristiques de la canopée
  - Phénologie
  - Biologie de la pollinisation
  - Biologie de la fructification
  - Chorologie
  - Dormance
  - Germination et implantation
  - Physiologie de la régénération
  - Diversité spécifique
  - Variations altitudinales
  - Forêts exposées aux vents
- Phases d'ouverture et de reconstitution
  - Petites clairières
  - Grandes clairières
  - Catastrophes occasionnelles
  - Galeries forestières
  - Variations édaphiques
  - Variations altitudinales
  - Diversité spécifique

Biologie et régénération des forêts de climat contrasté
- Types et délimitations
  - Le feu
- Phase adulte (stade évolué)
  - Caractéristiques structurales de la canopée
  - Phénologie
    - Feuillage
    - Floraison
  - Biologie de la floraison
  - Fructification
  - Chorologie
  - Dormance
  - Germination et implantation
  - Diversité spécifique
  - Variations altitudinales
- Phase d'ouverture

Mangroves

Croissance des arbres
- Introduction
- Cernes de croissance
- Précision des mesures de croissance
- Taux de croissance absolus
- Effets de l'hydratation et de la déshydratation
- Fluctuations brèves
- Fluctuations saisonnières
- Corrélations de croissance
- Conclusions

Résumé et conclusions
- Forêts des climats tropicaux contrastés

Les recherches nécessaires et les priorités
- Méthodes
- Recherches recommandées
  - Synécologie
  - Autécologie
  - Collecte et diffusion des données
- Application des recherches
  - Sylviculture
  - Exploitation des ressources génétiques
  - Aménagement et conservation

Bibliographie
- Publications importantes
- Autres publications
- Publications relatives à la croissance des arbres

Introduction

Délimitation du thème ;
rapports avec la mise en valeur

Ce chapitre résume l'état des connaissances sur les processus de changement et d'évolution au sein des pluviisylves, à la fois dans le temps et dans l'espace. Il s'agit des changements saisonniers (feuillaison et chute des feuilles, floraison, fructification et variations interannuelles de ces phénomènes), des modifications de composition spécifique résultant des cycles de développement des arbres et de la concurrence, ainsi que des perturbations causées par des catastrophes naturelles comme les typhons et les éruptions volcaniques ; il s'agit également des modifications spatiales de la composition spécifique, en rapport avec l'évolution et la signification fonctionnelle de la diversité spécifique, qui distinguent la pluviisylve de tous les autres écosystèmes.

L'aménagement des forêts doit être fondé sur la compréhension de leur dynamique interne. Dans plusieurs pays d'Afrique, la croissance des essences de bois d'œuvre a déjà été étudiée dans les conditions naturelles ou en plantations ; on y a même étudié des forêts entières, en équilibre dynamique et après extraction des grumes. Ces études avaient pour but de calculer la période de rotation de manière à évaluer les productions futures en bois commercialisable ou bien les effets de certains traitements sylvicoles. On n'est pas encore capable d'assurer une bonne régénération naturelle après les coupes ; il faudrait pour cela connaître en détail la phénologie de la floraison et de la fructification, les processus et conditions de la germination et d'implantation des semis ainsi que les phénomènes de concurrence et les modalités de croissance des espèces intéressantes. Des problèmes de conservation des éléments nutritifs, de prolifération de ravageurs et d'amélioration des espèces ligneuses se révèleront évidents à l'avenir, lorsque les forêts régénérées et améliorées atteindront leur maturité ; on ne pourra les résoudre qu'en connaissant la dynamique de ces forêts.

Les intérêts de l'exploitation commerciale sont incompatibles avec la préservation de toutes les propriétés de la pluviisylve tropicale primaire, car les techniques sylvicoles visant à accroître la production grumière conduisent inévitablement à l'appauvrissement et à la disparition de la flore non productive et à des modifications importantes de la densité des populations animales. Comme on réalise de plus en plus que la diversité de ces pluviisylves représente en fait une source de richesse pour l'avenir de l'agriculture et de la sylviculture, la diversification des peuplements ligneux dans les tropiques humides ainsi que l'étude de la reproduction, de la phénologie, de l'autécologie et de la physiologie des arbres de ces forêts ont pris une nouvelle importance. Il devient également clair que les régions d'altitude moyenne des tropiques humides (surtout en zone équatoriale) ne peuvent en général pas se prêter à des cultures herbacées permanentes et intensives. Il faut cependant reconnaître qu'à ces altitudes, les systèmes agricoles traditionnels ont parfaitement réussi pendant des siècles, mais ils font toujours intervenir des périodes de jachère permettant de reconstituer la fertilité du sol (voir chapitre 9). Les espèces de la jachère proviennent des clairières qui se forment au cours du cycle de reconstitution de la forêt primaire et il est essentiel de comprendre leur biologie ainsi que la dynamique du peuplement pour mener à bien les recherches dans cet important domaine. Non seulement dans le cas des forêts manipulées et des plantations qui sont exploitées pour la production de bois d'œuvre, mais aussi dans celui des forêts primaires intactes qui sont des réservoirs de gènes, on conçoit maintenant qu'un aménagement rationnel et une politique de protection sont essentiels pour la survie même de l'homme dans les hautes terres tropicales et qu'ils font par conséquent partie intégrante de la politique d'utilisation des terres. Il est indispensable pour cela de connaître la dynamique interne de ces forêts et plus particulièrement leur structure démographique et leurs modes de reproduction.

Les changements dans les forêts tropicales

La pluviisylve est généralement si grande et si complexe qu'elle paraît invariable et statique. Mais il s'agit là d'une apparence trompeuse, car la pluviisylve se modifie constamment au point que ses éléments constitutifs meurent et se renouvellent au bout d'un intervalle de temps compris entre 40 et 100 ans.

Les modalités de ce changement et de cette évolution sont extrêmement complexes car elles dépendent de divers processus agissant à des échelles différentes ; certains affectent des individus, d'autres des populations et cela à des échelles variables selon les espèces ; d'autres enfin peuvent concerner la totalité ou une partie de la forêt ou encore les forêts d'une région entière. Au bas de l'échelle de temps, les changements concernent la phénologie, c'est-à-dire les modifications saisonnières ou périodiques de la feuillaison, de la floraison et de la fructification, propres à chaque espèce. Ainsi, l'époque et le mode de production et de dissémination des semences influeront sur la répartition et la composition des stades de régénération et donc de la future forêt. Cela sera également fonction en partie des propriétés compétitives héréditaires des espèces, y compris leurs caractéristiques intrinsèques d'évolution et de variation concernant leur feuillage, leur comportement et leur phénologie depuis le semis jusqu'au stade adulte (ontogenèse) ; cela sera fonction enfin des facilités d'installation créées par la mort fortuite

d'un arbre émergent. A plus long terme, la sélection naturelle interférera avec ces processus pour déterminer l'évolution future. En fait, la forêt entière se modifie progressivement par le jeu des relations réciproques liant l'écosystème vivant à son environnement. Ce qu'on observe à présent est le résultat d'une série continue et souvent ancienne d'événements, fortuits ou prédéterminés, dont dépendront en grande partie la composition et les modalités de changement dans un proche et lointain avenir. La répartition des espèces et des forêts variera aussi dans l'espace et dans le temps en fonction des limites imposées par les facteurs mésologiques.

Bien que l'aménagement et la transformation des pluviisylves tropicales aient pour but de maîtriser les processus dynamiques à l'échelle d'une vie humaine, ils doivent tenir compte des dangers de régression à long terme ou envisager la possibilité d'une catastrophe finale. Celle-ci s'est déjà produite dans un nombre croissant de régions. La possibilité de prévoir et d'interpréter la réaction de la forêt à diverses alternatives dépend de notre capacité à définir et à interpréter l'éventail actuel des variations. Mais la difficulté réside dans la détermination de l'importance relative des divers facteurs en jeu.

Le chapitre 9 traite des changements induits par l'homme, alors que celui-ci passe en revue les connaissances concernant l'évolution de la structure et de la composition spécifique de la pluviisylve tropicale, d'abord dans les conditions naturelles des tropiques humides, puis dans celles où les facteurs édaphiques ou climatiques sont plus limitants ou imprévisibles; le cas des forêts de climat contrasté est également envisagé.

Le milieu vivant

La dynamique forestière doit être analysée en considérant la canopée comme une entité qui change en permanence. Au-dessus de la canopée, le climat varie au cours de la journée ; si les variations saisonnières de température sont relativement faibles, celles de pluviosité peuvent être marquées ou non.

La structure et la densité de la canopée varient en fonction de l'âge et de l'architecture des individus qui la composent; ainsi, la réflexion, l'absorption et la conversion en chaleur du rayonnement solaire incident varieront en fonction de la nébulosité et du déplacement des taches d'ombre et de lumière pendant la journée. Le trajet de la lumière, son intensité et sa composition spectrale varieront également selon la structure de la canopée, et cela à travers le sous-bois et au sol (voir chapitre 2). La disposition des feuilles sous la canopée dépendra en grande partie de la lumière disponible et de la répartition des arbres du sous-bois; celle-ci est elle-même fonction des conditions d'éclairement et de la concurrence au niveau des racines depuis le moment de l'installation des plantes; en définitive, tout dépend des arbres de la canopée.

Il faut d'abord définir les entités au niveau desquelles on souhaite suivre les variations à l'intérieur de la canopée. On pourrait évidemment se placer au niveau de l'espèce, mais, dans l'état actuel des connaissances, il semble trop ambitieux et irréaliste de suivre et d'interpréter les variations spatiales d'un élément aussi fortement déterminé. Un changement cyclique naturel dû à l'apparition d'une trouée s'accompagne d'une succession d'espèces qui, à chaque stade, partagent une certaine gamme de caractéristiques biologiques. La plupart des écologistes qui ont étudié ce problème, ont intuitivement regroupé les espèces selon ces caractéristiques. Cette classification a tout simplement suivi la dichotomie empirique séparant les espèces sciaphiles des espèces héliophiles (Jones, 1950, 1955, 1956). D'autres auteurs se sont basés sur la longévité, les vitesses de croissance, la densité du bois, les mécanismes de dissémination, la régularité de la fructification, la production de semences et leur pouvoir germinatif ainsi que sur la fréquence d'apparition des espèces au cours des divers stades de la succession (Richards, 1952 ; Ross, 1954).

Les modalités de la phénologie, de l'élongation des rameaux et donc l'architecture permettent souvent de distinguer les espèces à chaque stade et sont évidemment importantes pour comprendre les processus biologiques qui sous-tendent les changements cycliques naturels; à cet égard, il faut signaler les études remarquables de certains morphologistes (voir Corner, 1949; Scaronne, 1957; Koriba, 1958; Roux, 1964/65; Prévost, 1966; et la synthèse complète de Hallé et Oldeman, 1970), mais on n'a pas encore pu pleinement apprécier leur signification écologique. Lié à la taille et à la disposition des feuilles, l'indice de surface foliaire (LAI) est l'un des principaux facteurs de la production et il varie à chaque stade du cycle forestier; il faudrait étendre aux tropiques le travail de Horn (1972) portant sur des forêts de feuillus en zone tempérée.

A tout moment, n'importe quel endroit est susceptible d'être occupé par l'une quelconque d'un certain nombre d'espèces pionnières, ou typiques d'une succession ou caractéristiques du stade adulte. Les variations spatiales intrinsèques seront étudiées en fonction du degré d'ouverture de la canopée; on suivra en cela Whitmore (1975), car il s'agit là d'un caractère essentiel de la canopée adulte. On passera d'abord en revue les caractéristiques de la phase adulte de la canopée et de ses constituants, on abordera ensuite le problème de la succession à l'intérieur de clairières de plus en plus grandes. Whitmore a défini trois phases successives dans les forêts tropicales à canopée fermée : la clairière apparaissant à la suite d'une brèche dans la canopée (suivant la terminologie forestière, cette phase dure tant que les régénérations n'atteignent pas 2,7 m de hauteur); la phase de reconstitution pendant laquelle les arbres croissent de façon logarithmique, la relation étant presque linéaire entre les augmentations de hauteur et de circonférence, c'est-à-dire lorsque les plus grands arbres ont une circonférence comprise entre 0,3 et 0,9 m (GBH) ; la phase adulte durant laquelle l'élongation diminue jusqu'à ce que soit atteinte la hauteur maximale alors que la croissance en épaisseur se poursuit, mais à une intensité plus faible.

Du fait de sa durée importante, la phase adulte occupe la majeure partie de la surface forestière. Poore (1968)

considère, par exemple, que les clairières n'occupent que 10 % de la superficie de la réserve forestière de Jengka en Malaisie. La taille et la surface totale des clairières dépendent entre autres du degré de développement de la canopée, de sa structure et de son profil aérodynamique et de la sensibilité de la forêt aux vents et aux tornades (Jones, 1956). Dans les forêts qui ne sont pas soumises à des catastrophes périodiques, la canopée adulte impose, au niveau de la structure, un certain ordre, une relative uniformité et souvent une nette stratification qui a été parfois contestée (voir chapitre 5).

La phénologie, en particulier celle de la canopée, joue un rôle important dans la dynamique forestière, surtout dans les régions à alternance saisonnière; la chute des feuilles et leur repousse modifient le climat du sous-bois, la floraison détermine les modalités de la reproduction et la fructification conditionne la dissémination des diaspores (et donc de la reproduction) ainsi que la germination et l'implantation des plantules.

Dans les trois grandes zones tropicales, l'hétérogénéité intrinsèque de la canopée varie en fonction du climat et des conditions édaphiques. Le concept de la pluviisylve monolithique et climatiquement uniforme est une simplification excessive qui entrave la compréhension profonde des facteurs de la dynamique forestière.

La diversité spécifique est si grande, surtout sous les climats sans saisons nettes, que beaucoup d'espèces semblent spatialement complémentaires à l'intérieur d'une phase du cycle forestier. Ce renouvellement des espèces et les mécanismes qui maintiennent des effectifs de population faibles, mais apparemment stables, constituent un aspect de la dynamique qui sera analysé séparément.

Biologie et régénération des forêts de type équatorial

Phase adulte (stade évolué)

Caractéristiques de la canopée

Les caractéristiques décrites ci-dessous correspondent à des forêts poussant sur des sols bien approvisionnés en eau, bien drainés, de fertilité moyenne (voir aussi chapitre 5).

La structure est hétérogène. Le houppier hémisphérique des arbres émergents à ramification sympodiale (cas des Légumineuses partout en zone tropicale) est plus ou moins dégagé et se dresse au-dessus de la canopée principale, pas très bien délimitée. La hauteur et la densité de celle-ci sont variables ; elle est surtout composée d'arbres à houppier plus ou moins étroit, d'architecture variée mais généralement sympodiale. Les lianes et les épiphytes ne sont pas très abondantes. Ainsi, l'irrégularité de la voûte de la canopée peut accroître la turbulence locale de l'air et abaisser la température des feuilles en augmentant la transpiration. D'autre part, les houppiers des arbres émergents, surtout en forme de dôme, font de l'ombre sur la canopée principale ; à tout moment de la journée, ils sont eux-mêmes en partie au soleil, en partie à l'ombre ; cela devrait réduire la transpiration vers le milieu de la journée et l'accroître, le matin et le soir, en augmentant aussi la durée de la photosynthèse, dans les houppiers des émergents (Brünig, 1970, 1971).

Les classes de taille des feuilles ont été présentées au chapitre 5. Il semble établi que la sensibilité des stomates des feuilles des arbres émergents est généralement faible lorsque celles-ci ont terminé leur développement; les arbres transpirent alors comme de gigantesques mèches (Kenworthy, 1971). Elles possèdent cependant des adaptations permettant de réduire leur transpiration. La plupart sont sclérophylles, avec d'épaisses cuticules et des stomates surtout répartis à la face inférieure. Elles ont également un fort schérenchyme et leurs faisceaux cribro-vasculaires sont souvent encadrés de cellules « pierreuses » (sclérites); cela rend les feuilles rigides et fragmente la mésophylle. La face supérieure de la plupart des feuilles est brillante et cireuse, ce qui leur confère un grand pouvoir réflecteur; à la face inférieure, des écailles et des poils de couleur claire permettent de réduire les phénomènes de diffusion dans l'air. Les feuilles s'orientent généralement par rapport à la direction moyenne du rayonnement incident de façon à réduire la quantité d'énergie reçue par unité de surface (Brünig, 1970). De ce fait, l'ensemble de la canopée possède un grand pouvoir de réflexion (albedo); elle laisse néanmoins passer une grande partie de la lumière et ces forêts sont souvent très structurées et ont une densité foliaire élevée (surface foliaire moyenne par unité de volume) sous la canopée.

De même que le houppier de chaque individu, la canopée permet une pénétration modérée de la lumière et l'on constate une répartition équilibrée des taches d'ombre et de lumière à la surface du sol pendant les quatre heures autour de Midi.

Sur des sols bien arrosés, mais non marécageux, la densité des émergents s'accroît. On trouve également un plus grand nombre d'épiphytes et de lianes dans la canopée. Il semble que cela soit lié à l'augmentation de l'indice de surface foliaire de la canopée et à une nette diminution de l'intensité lumineuse et des taches de lumière dans le sous-bois ; celui-ci est moins dense, nettement plus riche en macrophylles et son indice de surface foliaire est plus faible. Le houppier des émergents est dense, il peut absorber plus d'énergie et, par suite, avoir durant la journée une température et une intensité de transpiration plus élevées que dans le cas des forêts du type précédent.

Lorsque les sols sont peu fertiles, notamment les sols pauvres et peu profonds et les sols siliceux trop drainés, on observe une diminution de la hauteur et de la densité des émergents ; ceux-ci disparaissent souvent et l'on a alors affaire à une canopée uniforme, aérodynamiquement lisse. Mais les conifères sont souvent présents, les grands individus restant monopodiques et émergeant de la canopée de façon souvent proéminente (Brünig, 1970). Sur ces sols pauvres, la taille des feuilles des arbres diminue et on constate une majorité de notophylles et un net accroissement des microphylles ; on observe également un fort accroissement de la sclérophyllie, de l'albedo et des indu-

menta épidermiques de différents types. Ces particularités de la canopée et des feuilles sont accompagnées d'une très nette augmentation de l'intensité lumineuse et de la densité des plages ensoleillées à la surface du sol de la forêt, surtout vers midi ; la densité et l'indice de surface foliaire des sous-bois augmentent aussi beaucoup. Les épiphytes d'ombre et les myrmécophytes peuvent devenir courants. Les caractéristiques foliaires tendent également à réduire l'intensité de la transpiration, encore que la structure uniforme de la canopée puisse se comporter comme un piège d'air humide au sein du sous-bois. Ces caractères retentissent certainement sur la dynamique de la canopée et du sous-bois.

Phénologie

Les espèces typiques du stade évolué (phase adulte), les Diptérocarpacées par exemple, ne commencent généralement à fleurir que lorsqu'elles atteignent la canopée; en culture, beaucoup fleuriront cependant avant cinq ans mais ne fructifieront que rarement (Ng, 1966).

Les seules observations systématiques faites dans une pluviisylve évoluée, l'ont été sur des espèces de la canopée dans des stations mésophiles. Beaucoup d'informations de ce type restent confinées dans des archives forestières et méritent d'être rassemblées et publiées. Styles (1972) a fait des observations sur la phénologie et la biologie florale des Méliacées. On ne peut accorder foi aux observations faites auparavant sur des espèces élevées en plantation et ayant atteint leur maturité, probablement à cause des diverses conditions microclimatiques régnantes. Bien que les variations du feuillage et les phases reproductives de l'ensemble de la forêt ne soient souvent qu'à peine saisonnières, elles se conforment à plusieurs types différents et la plupart des individus d'une population fleurissent ensemble. Rares sont les espèces de la canopée qui fleurissent fréquemment à contre-phase (Ashton, 1969). Les espèces de la canopée ne perdent ni ne produisent des feuilles de façon continue. L'abscission des feuilles est généralement liée à un dessèchement (Wycherlay, 1973) ; elle est cependant en rapport avec la longueur du jour chez les cacaoyers de sous-bois (Alvim, 1964 ; Greenwood et Posnette, 1969) et l'on a mis en évidence expérimentalement que le débourrage des bourgeons dépendait des mêmes facteurs chez des espèces de régions tropicales à alternance saisonnière (Longman et Jeník, 1974). Les jeunes pousses apparaissent généralement plus ou moins en même temps ou avant la chute des feuilles. Il n'existe qu'un pourcentage relativement faible d'espèces caducifoliées, même pour un temps court. Beaucoup d'espèces ont plusieurs pousses par an et seulement très peu les ont branche après branche (Koriba, 1958). Les jeunes feuilles sont souvent pendantes, d'un rouge brillant (anthocyanes) et nettement plus chaudes que les feuilles adultes situées en plein soleil (Smith, 1909). On ne connaît pas le rôle de la coloration et l'on ne sait donc pas si celle-ci est responsable de l'élévation de température des feuilles ou si l'on doit attribuer cette dernière à une plus grande sensibilité stomatique. La vie de la plupart des feuilles de la canopée est probablement inférieure à 18 mois.

La floraison de l'ensemble de la canopée est plutôt régulière qu'apériodique, mais son intensité présente de fortes variations interannuelles. Sous la canopée, un certain nombre d'espèces, faible mais notable, croissent et donnent des pousses de façon continue ; aucune n'est caducifoliée. Quelques genres du sous-bois semblent fleurir de façon plus ou moins continue. On comprend encore mal l'étiologie de l'initiation florale, l'influence des mécanismes endogènes (horloges biologiques) et exogènes variant probablement selon les espèces et les milieux. On a identifié par ailleurs certains facteurs exogènes : une sécheresse suivie d'une pluie légère chez les Diptérocarpacées par exemple, mais on n'a pu mettre en évidence de corrélation avec certaines sécheresses exceptionnelles (Whitehead, 1969) (Wycherley, 1973) a montré que les années de floraison semblaient très probablement liées à un seul facteur exogène, une forte insolation associée à des périodes de grande amplitude thermique diurne jouant un rôle secondaire mais généralement corrélé.

Il n'existe pas d'observations phénologiques comparées et détaillées pour des forêts poussant sur des sols différents. Contrairement aux prévisions initiales, il y a une nette augmentation du nombre des espèces caducifoliées dans les stations fertiles et bien arrosées *Firmiana*, *Pterocymbium*, *Alstonia scholaris*, *Octomeles* spp., essences caducifoliées pendant un temps court, sont liées à ces stations sous les climats hyperhumides de Malaisie. Certains faits suggèrent que la longévité des feuilles est plus courte dans les stations mésophiles ; on n'y connaît pas de différences phénologiques quant à la floraison.

Biologie de la pollinisation

Les recherches dans cet important domaine sont récentes dans le cas des forêts naturelles des tropiques humides. Ashton (1969) a proposé pour la phase adulte les caractéristiques suivantes.

Les émergents ont une floraison abondante; leurs fleurs sont généralement petites et discrètes, mais odorantes et portent souvent des nectaires saillants. Elles sont en général hermaphrodites et moins de 10 % possèdent des adaptations morphologiques favorisant l'allogamie. Étant donné le caractère synchrone de cette abondante floraison, irrégulière ou périodique, les organismes pollinisateurs (rarement identifiés pour les espèces de la phase terminale véritable) sont surtout de petits insectes non spécialisés : mouches, thrips, coléoptères et abeilles. L'autogamie semble être de règle chez les émergents. C'est contraire à l'opinion de Faegri et Van der Pilj (1971) qui estimaient que les fleurs des émergents étaient spécialisées, souvent apparentes, et attiraient les pollinisateurs; il s'agissait en fait d'espèces appartenant pour la plupart aux forêts secondaires, aux forêts-galeries et aux régions tropicales à alternance saisonnière. Cependant, *Bertholletia excelsa*, espèce émergente typique des forêts d'Amérique du Sud, est pollinisée par de grands insectes comme les *Bombus* qui sont assez puissants pour soulever l'androphore qui recouvre les stigmates

des fleurs hermaphrodites. Comme la plupart des autres arbres de la canopée, cette essence ne fleurit qu'à un certain moment de l'année; ses pollinisateurs ne doivent donc pas être spécialisés et, pour se nourrir, dépendent des autres espèces quand *B. excelsa* n'est pas en fleur. La disparition de certaines espèces animales ou végétales affecte par conséquent la vie des autres espèces et peut perturber le fonctionnement de l'écosystème naturel. On pourrait ainsi citer bien d'autres exemples montrant à cet égard la complexité des forêts tropicales mélangées. Chez la plupart des espèces, les pétales tombent aussitôt après l'anthèse.

Dans le sous-bois, plus de 40 % des espèces sont dioïques ou bien possèdent d'autres adaptations morphologiques favorisant l'allogamie; à cet égard, les principales espèces de la canopée ont un comportement intermédiaire, tandis que d'autres ressemblent aux émergents. La morphologie et la taille des fleurs sont plus variables : beaucoup de familles possèdent de grandes fleurs, souvent peu ou très peu nombreuses, parfois fortement colorées (surtout de rouge et de blanc) ou encore violacées, brunâtres ou verdâtres, ayant une odeur d'abats ou de fruit pourrissant. Il devrait en résulter une plus grande diversité des pollinisateurs et, du fait du nombre relativement important d'espèces fleurissant à de rapides intervalles ou de façon continue, une plus grande spécialisation des agents vecteurs (des lépidoptères, des coléoptères, des diptères et d'autres insectes ont été surtout identifiés) ainsi qu'une panmixie assez générale.

Si la biologie florale des lianes ligneuses se conforme à celle des arbres émergents, celle des épiphytes et des parasites des houppiers en diffère notablement. Leurs grandes fleurs aux couleurs brillantes, de formes très variées et produites de façon plus ou moins continue, devraient faire appel à des vecteurs très spécialisés.

On n'a pu observer de variations liées au sol. Quelques espèces caducifoliées de la canopée, poussant sur des sols de régime thermique tempéré[1], portent de brillantes fleurs tubulaires qui apparaissent lors de la chute des feuilles et qui sont souvent pollinisées par des oiseaux (*Firmiana*, par exemple) et des abeilles (*Wightia*, par exemple); les conifères et les Casuarinacées, surtout anémochores, sont souvent grégaires et cantonnés aux sols de plaine squelettiques et podzolisés.

Biologie de la fructification

Bien que les émergents puissent produire de grandes quantités de fruits de temps à autre, ceux-ci ne proviennent que d'une infime proportion des fleurs d'origine. On a attribué cela à un défaut de fécondation, à des précipitations au cours de la floraison, à des phénomènes physiologiques endogènes et à la prédation. Les espèces du sous-bois produisent souvent des fruits peu nombreux, mais de grande taille. Très peu de genres d'arbres ou de lianes de la canopée ou émergents ont des fruits ou des diaspores légères et ailées (comme *Koompassia* et *Engelhardtia* en Asie du Sud-Est, à comparer aux forêts à alternance saisonnière d'Afrique occidentale). On ne sait pas comment ces diaspores sont réellement disséminées dans un milieu où il n'y a généralement pas de vent, ni comment leurs plantules peuvent se développer dans un milieu aux ressources nutritives si faibles.

On ne connaît pas l'importance de l'agamospermie chez les arbres de la pluviisylve bien que les graines de certaines Diptérocarpacées et d'*Eugenia* renferment plusieurs embryons. Les théories de la spéciation doivent en tenir compte.

Dans l'ensemble de la forêt, on observe chaque année une fructification plus ou moins importante et régulière, mais certaines années donnent lieu à une grosse fructification occasionnelle qui concerne beaucoup de genres et espèces fructifiant généralement à des intervalles plus longs. C'est ainsi que des Diptérocarpacées à floraison échelonnée dans le temps formaient leurs fruits à des vitesses différentielles de façon à aboutir à un certain synchronisme (Holmes, 1942; Wood, 1956; McClure, 1966; Ashton, 1969; Medway, 1972). Une telle périodicité ne doit entretenir qu'un petit nombre de prédateurs de fruits, communs toutefois, et accroître ainsi la proportion de semences qui survivent. Au niveau génétique, une spécialisation biochimique pourrait maintenir une grande spécificité proie-prédateur et, par suite, une prédation générale plus faible (Janzen, 1974).

Les études menées en Afrique sur la fructification sont très éparses. On trouvera des renseignements dans les travaux floristiques de Capon (1947) pour le Zaïre, et surtout de De la Mensbruge (1966) pour la Côte-d'Ivoire. Les connaissances acquises concernent le rythme de fructification : 2 fois par an, 1 fois par an, 1 fois tous les 3 ou 4 ans ; la période de fructification maximale se situe au cours de la grande saison sèche, soit de décembre à mars (Côte-d'Ivoire). Les périodes de fructification de près de 350 espèces ont été relevées pour la Côte-d'Ivoire (De la Mensbruge 1966). Les essences à fructifications nombreuses et abondantes sont en principe favorisées. Les espèces à gros fruits, makoré par exemple, en donnent peu ; leur multiplication est donc plus réduite. La dissémination des graines est assurée par des agents externes ou non et les animaux ont une action néfaste, s'ils se nourrissent des graines, ou favorable, s'ils aident à la dissémination et accélèrent la germination.

Chorologie

Beaucoup d'espèces caractéristiques du stade évolué (phase adulte) de la forêt ne possèdent aucun moyen connu de dissémination, leurs fruits tombant sous le houppier ou dans un proche rayon de celui-ci. Cela provoque des rassemblements de plantules et une répétition possible de la

1. Il s'agit du terme *mesic* qui désigne, dans la nomenclature américaine, des sols dont la température moyenne annuelle est comprise entre 8 et 15 °C et où, à 50 cm, la différence entre les températures estivale et hivernale est supérieure à 5 °C. Voir : *Soil taxonomy: basic system of soil classification for making and interpreting soil surveys.* Washington, D. C., USDA, Soil Conservation Service, Agricultural Handbook n° 436, 1975, 754 p.

composition floristique dans le temps ; en favorisant une endogamie temporaire chez quelques individus partageant une parenté commune, cela peut aussi conduire à une rapide diversification d'écotypes (Ashton, 1969). Cependant, pour quelques espèces, on a noté qu'une prédation spécifique, en dispersant au loin les diaspores, favorisait la survie des plantules (Janzen, 1970).

Beaucoup de diaspores sont zoochores : disséminées surtout par des singes ou d'autres mammifères arboricoles et des oiseaux. Les fruits sont généralement très colorés à maturité, souvent rouges mais aussi noirs, blancs, jaunes ou bleus. Ils possèdent souvent un péricarpe, un mésocarpe, un endocarpe charnus ou bien des arilles ou arillodes qui, après déhiscence de l'enveloppe protectrice sèche, laissent voir une partie interne colorée et juteuse (Corner, 1949, 1952, 1956). Les graines elles-mêmes sont souvent toxiques et elles sont rejetées ou bien ingérées sans dommages par l'organisme vecteur (Ridley, 1930). Ce mode de dissémination plus large peut être associé à des taux de spéciation plus faibles (Ashton, 1969) et à des variations locales de la composition floristique d'un type de forêt (Rollet, 1974). Cela n'implique pas une alternance régulière d'associations répétitives comme le pensait Aubréville (1938), car on n'en a pas la preuve nette dans les forêts naturelles non perturbées.

Dormance

En général, les graines des essences caractéristiques du stade évolué (phase adulte) n'ont pas de période de dormance bien que Koopman et Verhoef (1938) aient trouvé que les graines de *Eusideroxylon zwageri* conservaient un bon pouvoir germinatif au bout d'un an. Quelques petites graines anémochores de *Koompassia malaccensis* et de *Dyera costulata* ont respectivement germé 56 et 130 jours après leur semis (Wyatt-Smith, 1963) ; au contraire, la dormance des graines de Diptérocarpacées n'a pu être allongée que de quatre semaines par la seule dessiccation ou en combinant dessiccation et refroidissement (Tang, 1971 ; Tang et Tamari, 1973). Les graines des essences africaines *Terminalia ivorensis* et *Triplochiton scleroxylon* ne sont plus viables après un quelconque stockage ; la période de dormance des graines de 350 espèces ligneuses provenant de divers milieux de la Côte-d'Ivoire varie entre moins de deux semaines et trois ans (De La Mensbruge, 1966).

Germination et implantation

C'est entre la floraison et l'implantation des semis que la mortalité est la plus forte et il est capital de l'évaluer correctement si l'on veut mettre en place des méthodes satisfaisantes de régénération naturelle des forêts exploitées (Wyatt-Smith, 1963). On ne sait cependant pas dans quelle mesure la mortalité est davantage fonction du hasard que de facteurs sélectifs particuliers. Les conditions de germination et d'installation des essences du stock évolué de la forêt sont presque toujours très étroites et c'est ce qui gêne surtout leur réinstallation après l'abattage de la forêt (Gómez-Pompa *et al.*, 1972). L'humidité nécessaire à la réussite de la germination est souvent très variable d'une espèce à l'autre; cela peut expliquer les variations spatiales intra- et interspécifiques de la composition floristique de la forêt. Brunck (*in* De La Mensbruge, 1966) a constaté que les graines d'okoumé ouest-africain (*Aucoumea klaineana*) ne germaient plus si l'humidité relative variait de plus de 8 %; il est cependant possible de les conserver plusieurs années en abaissant à la fois la température et l'humidité (se reporter aux forêts des régions à alternance saisonnière). Burgess (non publié) a pu montrer que les graines de *Shorea curtisii*, espèce émergente des forêts malaises de crête, avaient besoin pour germer d'une humidité plus forte que celles de *S. leprosula* et *S. parvifolia* sur les collines. Après son installation, *Shorea curtisii* était plus tolérante à de faibles intensités lumineuses et pouvait donc bien se régénérer sous l'épaisse couverture produite par *Eugeissona tristis*, palmier sans stipe, qui abonde dans les mêmes stations et qui crée des conditions d'humidité et d'éclairement telles que seule cette espèce de *Shorea* est capable de survivre et de se développer. Pour s'installer avec succès sur des sols de régime thermique quasi tempéré, les essences du stade évolué ont besoin d'une humidité constante; un faible éclairement n'est pas un facteur limitant et il est certain que les jeunes plants ont en général besoin d'ombre pour ne pas se dessécher.

La prédation est un facteur de sélection important. Dans les forêts de Budongo en Ouganda, Synnott (1973) a étudié la régénération d'*Entandrophragma utile* sous un couvert forestier évolué de *Cynometra alexandri*, *Entandrophragma* spp. et *Khaya* spp. Lors d'expériences de chute de graines simulées, environ 40 % d'entre elles étaient mangées par les rongeurs avant ou juste après la germination, et près de 30 % des jeunes plants étaient broutés par les antilopes dans les deux années suivantes. La pourriture des graines, les dégradations causées par les champignons et les insectes étaient responsables, avec la dessiccation, d'autres pertes. Au bout de deux ans, le taux de survie était de 2 %. Chan (non publié) a observé que 83 % des fleurs ne formaient pas de graines chez *Shorea ovalis* Korth., probablement à la suite d'une pollinisation défectueuse; plus de 90 % des graines néanmoins formées étaient attaquées sur place par un seul insecte prédateur et trois autres insectes détérioraient 16 % de celles qui parvenaient au sol. Il a également observé que la prédation diminuait à mesure qu'on s'éloignait du pied mère. Ces prédateurs ne montrent pas une spécificité à l'égard de l'hôte, mais c'est le cas dans d'autres situations et l'on examinera plus loin leur importance comme agents du maintien de la diversité.

On ne possède pas de données comparées sur la germination et l'installation des plantules dans différents types de forêt. On n'a pas trouvé de différences notables quant à la biologie de la fructification entre diverses forêts croissant dans des stations fertiles moyennement et bien arrosées. Dans les stations aux sols pauvres et surtout xériques (crêtes et podzols), on note une augmentation des espèces aux diaspores sèches, déhiscentes, à petites graines et anémochores, comme celles appartenant aux genres *Cra-*

toxylon, *Austrobuxus*, *Ctenolophon*, *Allantospermum*, *Axinandra*, *Agathis* et *Casuarina* en Asie du Sud-Est. Cette situation est prévisible dans les milieux plus ventilés et dont les conditions d'éclairement au sol permettent un départ rapide de la photosynthèse.

La microflore de la rhizosphère est un autre aspect important et mal étudié. On sait très bien maintenant (Edmiston in Odum et Pigeon, 1970) que beaucoup de familles de la pluviisylve sont associées à des mycorhizes (des Diptérocarpacées par exemple, certaines Tiliacées, des Sterculiacées aux mycorhizes ectotrophes et des Myrtacées aux mycorhizes vésiculaires et arbusculaires). Comme dans la zone tempérée, les mycorhizes sont plus répandues et jouent un rôle physiologique plus important dans les sols pauvres. Elles pourraient être un facteur déterminant de la composition spécifique, au moment de l'installation des plantules.

La production, la dissémination, la dormance des graines et les problèmes d'installation des semis semblent être comparables pour les lianes et les arbres, mais ils sont nettement différents pour les épiphytes qui produisent généralement de petites graines avec peu de réserves, disséminées aussi bien par les mouvements de l'air que par les animaux.

L'intérêt de la blastogénie (étude de la germination) dans les études de systématique végétale amène à une meilleure compréhension des espèces, des genres et de leur phylogénie. Dans l'étude des Cynometreae et Amherstieae (Caesalpinioideae) africaines, Léonard constate qu'il y a une nette corrélation entre les caractères morphologiques et les caractères blastogéniques. Cette très importante donnée mérite d'être soulignée.

Physiologie de la régénération

Du fait de l'abondance de leurs graines et de leur forte production périodique de fruits, les pluviisylves sont caractérisées par une forte densité de semis et de jeunes plants dont la répartition est irrégulière et souvent groupée. Cette caractéristique importante en sylviculture a été observée pour les forêts mélangées à Diptérocarpacées de la Malaisie occidentale (De Leeuw, 1936 ; Soepono et Ardiwinata, 1957 ; Wyatt-Smith, 1963), dans les forêts mélangées de plaine de l'Irian (Loekito et Hardjono, 1965), au Venezuela (Rollet, 1974), au Suriname (Schulz, 1960), à Trinidad (Beard, 1946), dans les forêts mélangées marécageuses de Sumatra (Rakoen, 1955), dans les forêts à *Araucaria* de Nouvelle-Guinée (Gray, 1975) et dans les *heath forests* de Kalimantan (Soebidja, 1955). Les exemples africains manquent. Toutes les espèces n'obéissent cependant pas à cette règle, surtout dans les forêts édaphiques subclimatiques dominées par une seule espèce comme, par exemple, *Hopea mengarawan* Miq. à Sumatra (Thorenaer, 1924) et *Shorea albida* Sym. à Sarawak (Anderson, 1961). Le système uniforme de régénération des forêts à Diptérocarpacées de basse altitude de Malaisie (*Malayan uniform system*) repose sur cette hypothèse. Néanmoins, l'immense majorité des plantules meurt dans les premières années qui suivent la chute des fruits. Les survivants peuvent être en partie ceux qui, par chance ou à cause de leur génotype, sont capables de résister à la concurrence au niveau des systèmes radicaux. On sait qu'une augmentation de l'éclairement à la suite d'une ouverture partielle de la canopée provoque une rapide élongation des plantules ; beaucoup d'entre elles peuvent cependant jaunir et ne plus croître en cas d'abattage du couvert forestier. Wadsworth et Lawton (1968) ont étudié les effets de l'intensité d'éclairement sur la croissance des plantules de certaines essences forestières tropicales ; ils ont conclu que la seule espèce susceptible d'avoir une croissance valable sous un éclairement égal à 1 % seulement du rayonnement diurne était *Khaya grandifolia* et que *Pinus caribaea* était l'espèce la moins adaptée à l'ombre. Sunderland (non publié) a comparé les intensités photosynthétique et respiratoire de *Shorea maxwelliana*, espèce sciaphile à croissance lente de Malaisie, à celles de *Shorea leprosula*, espèce héliophile à croissance rapide typique du stade évolué. Il a montré que :

Aucune d'elles n'était capable d'assimiler plus qu'elle ne respirait en l'absence d'un bon éclairement;

La réaction stomatique des deux était immédiate, les stomates restant fermés à l'ombre et s'ouvrant en quelques secondes sous l'effet d'un rayon de soleil;

L'espèce sciaphile avait un point de compensation inférieur mais elle n'avait pas une intensité photosynthétique aussi élevée que celle de l'espèce héliophile placée en plein soleil.

Certains auteurs (Brown et Matthews, 1914; Richards, 1952) interprètent le stade relativement jeune de certaines espèces des Philippines comme une période de « dormance » permettant à des espèces héliophiles de survivre à l'ombre, sans croissance notable, jusqu'à l'apparition d'une trouée. Cette période de « dormance » ne semble pas exister en Amazonie; il est probable que les données obtenues ailleurs soient mal interprétées du fait de la confusion d'observations faites dans des forêts évoluées ou dans des coupes et sur des espèces héliophiles ou sciaphiles.

L'architecture du houppier, la disposition et l'anatomie des feuilles des arbres et des jeunes plants du sous-bois sont conformes aux résultats obtenus par Sunderland. Le houppier est diffus, plus haut que large, et possède donc un indice de surface foliaire élevé. Les feuilles sont en général horizontales, minces, plus grandes que celles de la canopée; elles ont un acumen et un pétiole longs et étroits. Le renouvellement des feuilles est progressif et celles-ci semblent vivre plus longtemps que dans la canopée; l'élongation continue des rameaux n'est pas courante, mais cependant plus fréquente que dans la canopée.

Quand ils ont dépassé le stade de jeune plant, les arbres cessent parfois de répondre aux variations existant dans la canopée, au-dessus et autour de leur houppier; cela a été à la fois observé en Afrique occidentale (Lowe, 1968) et aux îles Salomon (Whitmore, 1974), et explique pourquoi les systèmes de coupe sélective et d'éclaircies d'amélioration n'ont jamais pu réussir.

Diversité spécifique

Le tableau 1 rappelle les définitions et les généralisations concernant la diversité spécifique et génétique (voir aussi les chapitres 4 et 5).

La diversité spécifique intrinsèque, celle des arbres en particulier, gêne l'interprétation de la sélection naturelle dans les forêts tropicales et partant celle de leur dynamique et de leur génétique. Janzen (1970, 1971) a insisté sur la diversité biochimique (phytotoxines) des arbres des synusies de la pluviisylve ; il l'a interprétée comme la conséquence de pressions de prédation (s'exerçant surtout sur les graines, les plantules et les jeunes plants) déterminant la coévolution des prédateurs et de leurs hôtes de façon très spécifique (voir aussi Connell, 1970 ; Wilson et Janzen, 1972 ; Center et Johnson, 1974). Cela engendre un mécanisme d'ajustement des densités qui pourrait expliquer la complémentarité écologique dans l'espace des espèces arborées de la pluviisylve et représenter un phénomène de sélection naturelle qui n'apparaît pas dans les distributions spatiales et les associations récurrentes. L'époque de l'attaque du prédateur ou du ravageur et son comportement alimentaire peuvent cependant modifier la répartition des survivants et, par conséquent, les modalités de variation des peuplements ligneux et, à long terme, leur génécologie. Les travaux de Janzen et d'autres chercheurs ont surtout porté sur des arbres appartenant à des genres différents dans les régions tropicales à alternance saisonnière ; il ne semble pas qu'il y ait de différences biochimiques et de spécificité au niveau de l'hôte entre espèces sympatriques appartenant à des genres importants ; c'est ainsi que cette spécificité nexiste pas chez les coléoptères prédateurs des fruits de Diptérocarpacées (Daljeet Singh, 1974). D'où l'hypothèse que le processus de spéciation chez les arbres est généralement, peut-être toujours (Ashton, 1969), allopatrique en réponse à des pressions de sélection plus classiques, mais que les différences biochimiques au niveau des genres et des familles maintiennent la diversité floristique de ces forêts. Cette hypothèse repose cependant sur des preuves indirectes provenant du comportement d'espèces particulières poussant en monoculture (Harper, 1969 ; Janzen, 1971) ou dans des zones protégées de leurs prédateurs naturels Janzen (1974) a aussi observé qu'on trouvait plus de phytotoxines dans les sols pauvres et lorsque la forêt avait atteint le stade évolué. La diversité spécifique est cependant maximale sur les sols de qualité moyenne ou médiocre (Ashton, non publié). L'instabilité écologique de la dominance monospécifique qu'on peut trouver sur les sols déficients est démontrée par l'augmentation de la fréquence des épidémies causées par un défoliateur s'attaquant aux peuplements purs de *Shorea albida* (Diptérocarpacées) des tourbières marécageuses de Bornéo (Anderson, 1961). *Hevea brasiliensis* est un des exemples sur lesquels on possède le plus de renseignements ; il en existe de bonnes plantations monospécifiques en Malaisie, mais dans son pays d'origine, le Brésil, des épidémies de ravageurs autorisent seulement des plantations mixtes (Purseglove, 1968 ; Harper, 1969). De même, au Queensland, la monoculture de certaines espèces de la pluviisylve n'a pu réussir à cause des dommages causés aux plantules par les rats, les insectes et les maladies fongiques (Webb, 1968).

Webb *et al.* (1967) ont fait des recherches sur l'échec de la monoculture de *Grevillea robusta*, espèce de pluviisylve, dans l'est de l'Australie; ils ont montré que les radicelles actives inhibaient la croissance de leurs propres plantules. Certains exsudats foliaires produisaient aussi le même résultat. Au Brésil, les plantations de *Dinizzia excelsa* donnaient naissance en dix ans à un humus très noir et très acide qui autorise dans le sous-bois la croissance d'espèces très spécialisées. De même, *Simaruba amara* et *Bertholettia excelsa* qui semblent avoir une régénération très difficile ou nulle sous leur propre couvert, pourraient produire une litière contenant des autotoxines. En Afrique occidentale, Mangenot (1958) a noté aussi l'absence de régénération sous *Scaphopetalum amoenum*. D'autres espèces de la pluviisylve, dites non grégaires, ont un comportement analogue, aussi bien en plantation monospécifique qu'en conditions naturelles. Si l'on trouvait dans la nature une confirmation générale de ces résultats, cela apporterait la preuve de changements cycliques à long terme en accord avec la théorie d'Aubréville (1938).

Ashton (1964) a noté à Brunei une dégradation probable à longue échéance de la forêt primaire; il a observé

TABLEAU 1. Diversités spécifique et génétique

Definition

Diversité spécifique : nombre d'espèces par unité de surface.
Diversité génétique : nombre d'allèles par locus pour une population donnée.

Généralisations

1. La diversité spécifique et la diversité génétique sont toutes deux élevées dans des zones variées du point de vue géologique.
2. Lorsque la latitude augmente, la diversité spécifique décroît et la diversité génétique croît.
3. L'hétérogénéité spatiale favorise une sélection par à-coups et donc la spéciation; les diversités spécifique et génétique sont grandes.
4. Les diversités spécifique et génétique augmentent lorsqu'on se rapproche des écotones et des interfaces dans le milieu physique.
5. Les espèces terrestres ont tendance à présenter une diversité génétique plus élevée que les espèces insulaires.
6. Théorie du temps géologique : plus une région est ancienne sur le plan géologique, plus la diversité spécifique y est grande.
7. Théorie du temps écologique : après une perturbation du milieu, la diversité spécifique augmente avec le temps.
8. Lors des successions, la diversité spécifique augmente d'abord, puis décroît à mesure qu'on se rapproche du climax.

l'existence de manchons de sol décoloré autour des racines principales de *Dryobalanops aromatica* (Diptérocarpacées), dont les feuilles sont riches en phénols. De tels changements à long terme sont peut-être universels sur les terrains stables des tropiques hyperhumides, mais ne se prêtent pas à des recherches approfondies.

Variations altitudinales

L'évolution des forêts de montagne a été peu étudiée et il n'en existe que peu d'analyses comparées. Bien qu'Ashton ait observé une diminution de la croissance avec l'altitude on prétend généralement que l'inverse est vrai d'après les travaux faits en Afrique ; dans ce cas, cependant, l'augmentation de la croissance avec l'altitude correspondrait en partie à une élévation de l'humidité et à un caractère saisonnier moins marqué de la pluviosité dans les montagnes des régions tropicales à alternance saisonnière (voir chapitre 4).

Dans la zone des nuages et dans des conditions de très forte humidité, les arbres rabougris se couvrent d'hépatiques et d'autres épiphytes. Ces hépatiques forment une masse spongieuse au pied des grands arbres, s'élargissant et s'unissant jusqu'à ce que sol et strate arborée se distinguent mal l'un de l'autre. Des animaux terrestres entretiennent des rigoles, surtout le long des crêtes, dans lesquelles la litière s'accumule et empêche le développement des mousses. L'installation des jeunes plants peut donc se faire sur deux substrats totalement différents qui n'offrent pas les mêmes chances de survie aux différentes espèces.

Aucun arbre de la pluviisylve ne résiste au gel lorsqu'il est jeune. Aux altitudes où les gelées deviennent fréquentes, la forêt cède le pas aux prairies altimontaines dans lesquelles des espèces ligneuses pachycaules, non forestières et très spécialisées, forment des populations diffuses (*Cyathea* en Nouvelle-Guinée, *Rhododendron zeylanicum* à Sri Lanka, des Broméliacées dans les Andes, des Composées et des lobélies en Afrique et en Amérique du Sud, etc.). La lisière forêt-prairie est nette et souvent accentuée par les feux. A l'altitude limite de la forêt, la canopée est uniforme mais dense et semble protéger du gel le sous-bois.

Forêts exposées aux vents

Dans certaines régions, le climat hyperhumide est modifié par les alizés porteurs de pluie qui soufflent pendant plusieurs mois de l'année ; ils sont caractérisés par leur constance et sont souvent assez violents. A ce climat correspond une forêt dense basse et schérophylle, où les émergents, s'ils sont présents, se dressent à peine au-dessus de la canopée. Les houppiers sont en général de petite taille et laissent entre eux de larges espaces dus aux vents. Ces forêts ne doivent pas être confondues avec les forêts des zones soumises aux tornades et ouragans.

Phases d'ouverture et de reconstitution

En dehors de la mort totale ou partielle de certains individus de la canopée, la forêt ne possède pas de mécanisme intrinsèque capable d'engendrer autre chose qu'une variation phénologique. La canopée aurait alors un recouvrement total et seules les plantules sciaphiles pourraient croître au-dessous. Une situation aussi statique n'apparaît évidemment jamais, car la continuité de la canopée est toujours interrompue par deux sortes de perturbations. L'une concerne l'environnement immédiat d'un individu et provient de la chute d'une branche maîtresse ou d'un arbre sénescent miné par la vieillesse ou la maladie. L'autre résulte de certains phénomènes naturels, comme les tempêtes ou les glissements de terrain, ou même de l'action de grands mammifères. La rupture consécutive de la canopée est alors l'occasion d'un changement. La canopée adulte possède une hétérogénéité intrinsèque et les clairières sont plus ou moins indéterminées ; mais, dans les forêts dominées par une seule espèce, il est possible d'apprécier l'étendue totale de ces clairières.

On possède peu de données quantitatives sur la régénération naturelle dans les clairières et l'on s'accorde donc mal sur les facteurs qui influent sur le résultat du processus Van Steenis (1958) pense que le hasard joue un grand rôle dans la plupart des cas et que les agrégats monospécifiques ne résultent que de la présence d'un pied mère à proximité d'une clairière nouvellement créée dans la canopée. Poore (1968) a suggéré que, dans ces trouées, la régénération reposait d'abord sur des semis et des jeunes plants déjà installés au moment de la formation de la trouée ; la présence de semis et de jeunes plants déterminés dépend évidemment de plusieurs facteurs comme la proximité des parents, l'efficacité du mode de dissémination, la dormance, la périodicité de la floraison et de la fructification et du degré de sciaphilie. Webb *et al.* (1972) ont conclu que beaucoup de facteurs affectaient la composition finale de la clairière et que ce résultat était surtout aléatoire. De nombreuses études complémentaires sont nécessaires pour comparer l'importance des divers facteurs susceptibles d'affecter la composition spécifique finale des clairières.

La taille de ces clairières ou trouées varie de quelques mètres carrés à plusieurs hectares. Elle conditionne le type de régénération, l'intensité et le sens du changement entraîné par cette perturbation.

Petites clairières

Ce sont les plus fréquentes dans les forêts peu exposées aux vents violents, aux glissements de terrain ou à d'autres catastrophes naturelles non prévisibles. Deux phénomènes en sont principalement la cause :

1. Mort naturelle d'arbres émergents ou appartenant à la canopée. En règle générale, le houppier meurt par suite du pourrissement interne du tronc, puis tombe en créant une trouée plus ou moins étroite à travers la canopée.

2. La foudre. Ce sont généralement les émergents qui sont frappés et qui meurent immédiatement. Les jeunes plants et les individus du sous-bois sont aussi tués et quelques arbres de la canopée peuvent l'être en partie ou totalement dans un rayon de 20 m autour de la base du tronc atteint; on pense que cela résulterait de la transmission du

choc par les racines. Ils tombent généralement de la même manière que les autres arbres morts. La foudre produit donc des dégâts plus graves que le premier phénomène, mais les trouées sont du même ordre de grandeur.

Le mode de régénération est assez différent dans les deux cas :

1. Les jeunes plants ne sont pas tués et réagissent rapidement à l'augmentation de l'éclairement par une élongation. La dominance apicale se conserve jusqu'à ce que l'individu dominant émerge de la canopée principale; il adopte alors une ramification sympodiale, généralement accompagnée de l'épanouissement des fleurs (voir cependant Hallé et Oldeman, 1970), qui aboutit à la forme définitive du houppier. Pendant ce temps, la concurrence réduit le nombre de pieds poussant dans la trouée. Bien que des essences strictement caractéristiques du stade évolué occupent ces petites clairières, les espèces à croissance rapide (comme *Shorea leprosula*) sont avantagées et les essences sciaphiles, à croissance lente, se frayent un passage vers la canopée principale à l'ombre de celle-ci. Il est donc peu probable que ces petites clairières entraînent des modifications immédiates dans la composition floristique globale de la canopée. Cependant, en l'absence de données démontrant qu'un individu de la canopée est remplacé par un autre de la même espèce, il est probable que la régénération dans ces petites clairières entraînera une modification de la répartition horizontale des espèces de la canopée. Sur une longue période, la régénération y produit une canopée composée par un flux d'espèces appartenant au stade évolué. Cette régénération continue d'espèces sciaphiles dans les petites clairières a été décrite par Van Steenis (1958) et qualifiée de diffuse.

2. En tombant, la foudre élimine toute régénération existante. Les clairières ainsi constituées demeurent souvent vides pendant de longues périodes, et peuvent même devenir semi-permanentes dans les stations qui sont, pour des raisons physiographiques, fréquemment frappées par la foudre. Généralement, les trouées sont d'abord colonisées par des plantes herbacées, y compris *Pandanus* spp., des graminées forestières et des fougères, puis par les germinations et les plantules des espèces plus héliophiles du stade évolué, accompagnées parfois de quelques espèces ligneuses pionnières, généralement transitoires.

Grandes clairières

Elles peuvent être provoquées par un certain nombre de facteurs naturels comme les coups de vent localisés, les glissements de terrain, les éruptions volcaniques et les typhons (pour les deux derniers, voir plus loin le paragraphe sur les catastrophes occasionnelles). Le premier et le dernier phénomène diffèrent des autres en ce qu'ils n'éliminent pas la régénération. Les grandes clairières se distinguent fondamentalement des petites trouées par leur durée et par la quantité de lumière qu'elles laissent pénétrer dans les strates inférieures. Elles ne peuvent se combler que par des individus appartenant à une strate inférieure et il est possible qu'une plantule puisse se développer jusqu'à atteindre la canopée, avec un houppier recevant en permanence la lumière incidente. Les forestiers y reconnaissent les conditions optimales de croissance des plantules et des jeunes plants et tâchent alors de les reproduire. En ouvrant la canopée d'une pluviisylve en Ouganda, Philip (1968) a pu augmenter la régénération des espèces héliophiles, y compris les essences intéressantes appartenant à la famille des Méliacées, alors que dans la forêt intacte les plantules appartenaient surtout à des espèces très sciaphiles. Le fait que la régénération des Méliacées ait lieu dans de jeunes communautés mélangées à la lisière forestière confirme l'opinion de Eggeling (1947) et celle de beaucoup de chercheurs en Afrique occidentale, qui pensent que les forêts riches en acajous sont secondaires. Comme le sous-bois n'est pas détruit, le sol est rapidement recouvert et les plantules survivantes appartenant au stade évolué sont souvent dépassées par des arbres et des lianes ligneuses à croissance rapide se rattachant à un élément floristique forestier distinct, souvent appelés pionniers ou « nomades biologiques » (Van Steenis, 1958). Ces derniers constituent le premier stade des successions à l'intérieur de la forêt et dominent les successions précoces quand le sol a été gratté.

D'après les expériences faites par Keay (1960) au Nigéria, les graines de beaucoup d'espèces pionnières seraient photosensibles et resteraient dormantes dans le sol, à l'ombre, pendant de longues périodes. Cette expérience simple mais importante, doit être répétée et étendue, car les résultats, s'ils sont corrects, permettent de mieux prédire la composition spécifique des premiers stades de reconstitution.

Les espèces pionnières sont caractérisées par les propriétés suivantes :

Graines légères ($<$ 1 mg, par exemple, chez *Musanga cecropioides* et *Anthocephalus chinensis*), possédant peu de réserves et bien disséminées par le vent et les oiseaux;

Graines dormantes; cela demande à être mieux connu, quoique certainement exact pour *Anthocephalus chinensis* et *Albizia falcataria*;

Germination provoquée par la lumière et/ou la température, ce qui doit être encore précisé par des expériences complémentaires (voir Olatoye, 1968);

Photosynthèse apparaissant aussitôt après la germination;

Rapide départ d'une phase de croissance logarithmique et sa poursuite jusqu'à une mort plus ou moins brutale;

Croissance impliquant la formation de nombreux rameaux verticaux ou inclinés, vigoureux et puissants, portant de grandes feuilles et formant une canopée dense d'une seule strate; cela élimine dès le début d'autres plantes concurrentes et porte la température au maximum au cœur de la journée et donc, en même temps, l'intensité de la transpiration et de la photosynthèse; cela mérite une étude physiologique approfondie (Combe et Hadfield, 1962);

Feuilles changeant d'orientation au cours de la journée afin de réduire le degré d'insolation;

Vitesses de croissance élevées;

Pour quelques espèces, accumulation des éléments nutritifs des horizons supérieurs du sol dans les feuilles et parfois dans la litière, par exemple, K chez *Musa* et

Manihot et P chez *Mallotus resinoides* (Sajise, communication personnelle);

Fréquente association avec des fourmis; cela peut augmenter les éléments nutritifs par l'intermédiaire des excreta, protéger des herbivores les feuilles souvent non toxiques et même éliminer directement les lianes envahissantes qui, dans le cas contraire, pourraient étouffer les houppiers (Janzen, 1969);

Floraison rapide, plus ou moins continue; forte production de fruits;

Intolérance à l'ombre;

Faible durée de vie.

On peut citer parmi les arbres, *Musanga* en Afrique mais aussi *Macaranga* spp., *Dillenia suffruticosa*, *Mallotus paniculatus* en Asie du Sud-Est ; *Cecropia* en Amérique du Sud et, parmi les lianes, *Uncaria*, *Marremia* et *Ipomoea* en Asie du Sud-Est.

Dans cet enchevêtrement, bon nombre d'espèces du stade évolué survivent. Au bout d'un certain temps, ne dépassant pas quinze ans chez *Homalanthus* (Kellman, 1970), les espèces pionnières commencent à mourir, souvent après que leurs vigoureuses branches ascendantes se sont brisées sous leur propre poids. Les espèces du stade évolué peuvent alors prendre le dessus, mais elles sont souvent précédées par un autre groupe d'espèces arborées, plus ou moins distinct, qui atteignent leur développement maximal dans les dernières phases de la succession et sont caractérisées par :

Une dominance apicale permettant une rapide élongation (certains individus peuvent parfois devenir émergents);

Des branches horizontales portant de grandes feuilles de forme semi-losangique, disposées en couches denses superposées, plus ou moins distantes;

Des vitesses de croissance élevées;

Des systèmes radicaux profonds, avec des racines principales puissantes;

Une forte activité fixatrice d'azote chez certaines espèces comme *Anthocephalus chinensis* (au niveau des feuilles) et *Albizia* (au niveau des racines); ce point mérite d'être approfondi;

Une intolérance à l'ombre;

Une durée de vie moyenne, dépassant quelquefois cent ans.

Ce groupe partage la plupart des caractères des espèces pionnières, mais ses éléments se montrent souvent plus tolérants à l'ombre. Beaucoup d'espèces sont caducifoliées pendant de courtes périodes (par exemple *Octomeles*, *Terminalia*, *Bombax*, *Ceiba*, *Alstonia* et *Sterculia* spp.). La taille et la disposition des feuilles s'associent pour favoriser au maximum les intensités d'assimilation à l'intérieur du houppier et accélérer l'élongation. Au stade évolué, les houppiers sont hémisphériques, assez diffus, et produisent un microclimat favorable au développement des espèces. Les arbres de cette synusie particulière, avec leurs racines absorbantes profondes et peut-être une très active fixation d'azote, semblent jouer un rôle important dans le rétablissement de la fertilité du sol et du cycle des éléments minéraux en forêt. Chez les genres *Albizia* et *Samanea* (Légumineuses), par exemple, le rameau principal peut parfois devenir horizontal par transfert de la dominance apicale vers un rameau axillaire; leurs folioles changent de position au cours de la journée pour réduire le rayonnement incident au minimum.

Les divers stades évoqués (stade pionnier, dernières séries de la succession, stade évolué) dépendent de toute une gamme de caractéristiques biologiques. Dans les conditions naturelles, cette gamme n'est évidemment pas discontinue et les divers arrangements possibles autorisent toutes sortes de tactiques de croissance liées à la lumière et à la concurrence ; cela ajoute une dimension supplémentaire et subtile aux processus de sélection naturelle qui conditionnent les modalités de variation intrinsèques de la forêt. Ainsi, *Homalanthus*, *Trema*, *Muntingia* et *Anthocephalus* combinent la longévité des pionniers à l'architecture du houppier des espèces des dernières séries de la succession ; par ailleurs, la distinction entre ces dernières espèces et celles, héliophiles, du stade évolué n'est pas toujours claire (chez *Terminalia*, *Alstonia*, *Dyera* et *Pterocymbium* spp., par exemple). D'un autre côté, les espèces du stade évolué continuent de régénérer avec seulement de faibles perturbations naturelles ; cette régénération est cyclique à l'intérieur de ce groupe d'espèces vicariantes et la composition de la canopée adulte devient, dans ce sens, déterminée. Au contraire, les dernières espèces secondaires ne peuvent survivre sans une perturbation notable, et leur répartition se fait au hasard chez celles ne présentant pas une dormance des graines ; de petits peuplements monospécifiques peuvent alors apparaître.

La fréquence et l'étendue des glissements de terrain et des effondrements qui provoquent de larges clairières dans lesquelles le sol et la végétation sont totalement détruits sont liées à des facteurs tels que l'intensité des pluies, la pente, l'angle des couches (si la roche-mère est sédimentaire), les propriétés physiques du sol (notamment la structure) et le type de végétation. Si les tremblements de terre sont fréquents, des glissements de terrain peuvent se produire même sur des pentes modérées et la superficie de sol enlevé est beaucoup plus grande que celle emportée par des pluies torrentielles. Bien que les limites des glissements de terrain puissent rester visibles pendant de nombreuses années, la surface de sol partiellement dénudé se couvre rapidement de végétation. Le nord du Queensland enfin montre, à titre d'exemple, les conséquences de glissements de terrain. Sur des sols formés à partir de granites ou de schistes, situés sur des pentes supérieures à 15° environ, on a observé la chute de grands arbres aux racines peu profondes, surtout par grand vent et lorsque de fortes pluies avaient saturé le sol. Les arbres sont plus vulnérables et les sols plus instables quand la déclivité augmente brusquement ; on a alors tendance à trouver des zones ondulées formées d'anciens cratères de racines dans des situations topographiques particulières sur les versants montagneux (Williams *et al.*, 1969*a*).

Dans les grandes clairières, quand le stade évolué de la forêt a totalement disparu, la dernière série de la succession est parfois envahie par des espèces principalement issues des groupements du stade évolué ; celles-ci conservent leur faible vitesse de croissance et leur gamme

d'architectures de houppier, et sont caractérisées par l'efficacité de la dissémination de leurs diaspores, surtout par les animaux.

A quoi conduit une certaine composition spécifique ? Des modes de répartition particuliers à certains individus apparaissent très rapidement au cours de la régénération. Certains sont dus à des facteurs du milieu, en particulier des différences microstationnelles, d'autres à des facteurs non mésologiques comme la localisation des graines (Greig-Smith, 1952; Ross, 1954; Richards, 1955; Williams *et al.*, 1969). Il y a peu de données qui permettraient de corréler ces types de distribution à des répartitions préexistantes dans la végétation originelle ou à des discontinuités produites par la localisation des perturbations. Jusqu'à quel point ces distributions floristiques se retrouvent-elles dans les phases successives ? Ce problème a été étudié pendant les 12 premières années de la régénération d'une forêt notophylle complexe à espèces lianescentes dans le sud-est du Queensland. Williams *et al.* (1969) ont montré que la toute première phase était caractérisée par un rapide changement d'espèces dans le temps. L'ensemble de la régénération variait en même temps, même si la distribution de ces premiers colonisateurs n'était pas due au hasard. La phase pionnière mettait en évidence des différences microstationnelles qui étaient apparues au cours du processus initial d'éclaircie. Ces distributions changeaient avec le temps. La dispersion des espèces de forêt primaire qui s'installaient n'était pas due aux variations spatiales du milieu (Webb *et al.*, 1972). Les espèces d'une phase ne semblent donc pas affecter la composition floristique des phases successives. Cependant, Williams *et al.* ont bien montré que *Lantana camara*, espèce introduite, était capable de bloquer complètement la succession, ce qui est bien connu ailleurs en région tropicale pour les forêts en cours de régénération. Les effets à long terme de l'occupation d'une station par une telle espèce sont inconnus.

Catastrophes occasionnelles

Les principaux types de catastrophes naturelles qui peuvent modifier des régions forestières entières sont les typhons et les éruptions volcaniques. Ils sont peu fréquents en Afrique mais méritent d'être signalés ici en raison de leur impact révélateur dans d'autres régions du monde. Les cyclones provoquent des vents dont la vitesse dépasse 200 km/h et leurs effets peuvent être aggravés localement par la topographie et des tourbillons ; ils se reproduisent à peu d'années d'intervalle en plusieurs endroits de la zone cyclonique, sur les bordures ouest des grands océans, à plus de 5° de l'équateur climatique (en particulier le nord-est des Philippines, Guam, le Queensland, la Mélanésie et les Caraïbes). Cette zone coïncide en partie avec celle des forêts exposées aux vents.

Les cyclones sont plus dévastateurs dans les régions où ils ne se produisent qu'à de longs intervalles. Dans le nord du Queensland, les zones de pluviisylve particulièrement touchées par les cyclones ont été cartographiées à partir de photographies aériennes et observées par hélicoptère (Webb et Tracey, non publié). Elles se trouvent pour la plupart à des altitudes inférieures à 700 m, au niveau des crêtes et des éperons des cordillères du corridor côtier qui accélère la vitesse des vents. Ces zones ont des formes irrégulières et leur superficie varie de moins d'un hectare à plusieurs hectares ; elles peuvent prendre la forme de bandes irrégulières et de layons de quelques centaines de mètres de large et de plusieurs kilomètres de long. Les effets des cyclones se font sentir de façon très irrégulière sur l'ensemble de la forêt ; ils défolient les grands arbres, brisent les fortes branches et déracinent surtout les espèces à enracinement superficiel ou à contreforts. La pénétration de la lumière au niveau des strates inférieures de la forêt libère les plantules jusque-là réprimées et provoque un développement dense de plantes lianescentes dans le sous-bois et jusqu'au-dessus des houppiers des arbres restés debout, formant alors de véritables colonnes de lianes. L'humus et les réserves de graines de la forêt demeurent intacts et les débris se décomposent rapidement. La canopée des pluviisylves du nord du Queensland, endommagées de temps à autre par les cyclones, est très irrégulière, et la régénération consécutive de *Calamus* spp. et d'autres lianes héliophiles du sous-bois rend ces forêts impénétrables, d'où leur dénomination de fourrés « cycloniques ».

Bien qu'on fasse mention dans la bibliographie des effets des cyclones ou des ouragans dans les pluviisylves (voir Webb, 1958), les relations détaillées relatives aux conséquences de nature biologique ainsi que l'évaluation quantitative de l'échelle des perturbations provoquées sont encore rares (voir cependant Whitmore, 1974). Sous-bois et régénération ne sont pas éliminés, bien que la forêt puisse présenter durant plusieurs années et peut-être même des siècles après le passage du cyclone une apparence uniforme, les espèces héliophiles étant dominantes (Wyatt-Smith, 1963 ; Whitmore, 1974, 1975). Les coups de vent et les glissements de terrain seraient, d'après Gray (1975), nécessaires à la régénération réussie et donc à la survie des peuplements de *Araucaria* spp. en Nouvelle-Guinée.

Des éruptions volcaniques se produisent dans les forêts des Philippines, de l'ouest de Java, dans certaines régions de la Papouasie - Nouvelle-Guinée et dans d'autres îles de la zone à andésites du Pacifique sud. Les effets destructeurs de tels phénomènes et la réaction de la végétation sont bien connus grâce aux travaux de Van Leuwen (1936) sur le Krakatoa. Les zones dévastées peuvent être très grandes et s'étendre sur plusieurs kilomètres carrés, mais les épisodes volcaniques ne sont que des facteurs exceptionnels quant à l'évolution de la pluviisylve. Dans le cas extrême mais bien connu du Krakatoa, on a d'abord noté une longue phase de colonisation par des bryophytes, des fougères et parfois des graminées qui formèrent un horizon humique; une succession lente mais normale de plantes ligneuses intervint par la suite, les espèces présentes dépendant de l'approvisionnement en graines. Quand le volcanisme se manifeste dans des pluviisylves sises à l'intérieur des terres et que les sols sont jeunes, comme ceux dérivés de matériaux pyroclastiques en Papouasie - Nouvelle-Guinée, on observe des dominances locales d'espèces arborées appartenant aux

dernières séries de la succession. L'abondance en certains sites d'espèces comme *Anisoptera thurifera* (par exemple, sur le mont Victory, dans la Hydrographers Range, sur la côte de Ioma-Popondetta et de Morobe) et *Pometia pinnata* (par exemple, en Nouvelle-Bretagne) est peut-être liée à d'anciens épisodes de pluies de cendres volcaniques.

Galeries forestières

Des galeries forestières naturelles se trouvent au bord de l'eau. Comme dans les clairières, un fort éclairement atteint le sol, mais ici de façon semi-permanente. Ces conditions, notamment le long des berges, permettent le développement de nombreuses espèces ayant envahi les milieux secondarisés et de plusieurs autres également associées aux clairières.

Beaucoup d'espèces sont hydrochores ou zoochores (poissons), comme quelques *Ficus*, *Dysoxylum* spp., *Sandoricum borneense* et un nombre notable comme *Octomeles* ou *Casuarina* spp. sont pollinisées par le vent et anémochores. Les houppiers oblongs et exposés portent de grandes fleurs très voyantes.

Variations édaphiques

Cette description de l'évolution des clairières s'applique le mieux aux forêts poussant sur des sols de régime thermique tempéré, dans lesquelles les macrophylles peuvent largement dominer, même dans des clairières relativement petites et où les espèces héliophiles du stade évolué trouvent des conditions édaphiques propres à la reconquête du terrain. Du fait de la densité de la canopée, les espèces sciaphiles à croissance lente tendent à dominer progressivement le stade évolué, car elles sont capables de survivre et de croître à l'ombre de la canopée adulte, encore à ses débuts. Ce phénomène accentue le contraste entre les clairières et le stade évolué de la forêt.

Sur des sols pauvres, squelettiques et/ou podzolisés ainsi que sur les tourbières, l'horizon superficiel se dessèche. Ce dessèchement est encore plus marqué dans les grandes clairières, en particulier lors de glissements de terrain, car l'humus s'y oxyde ou disparaît de la même façon que la forêt où se trouvent la plupart des éléments nutritifs disponibles. Bien qu'on trouve quelques macrophylles spécialisées, généralement à feuilles cireuses ou tomenteuses (comme *Ficus grossularioides* ou *Macaranga pruinosa* en Asie du Sud-Est), la plupart des espèces de ces clairières existent lors du stade évolué sur ces sols. Les principales différences entre ces deux stades sont d'ordre quantitatif, les clairières favorisant des espèces à croissance assez rapide, à forte production de graines et à bonne dissémination. Dans les grandes clairières sur sols podzolisés, le retour au stade évolué est en fait très lent; on a de bonnes raisons de penser que ces sols sont souvent appauvris irréversiblement et encore plus podzolisés (Ashton, 1964; Brünig, 1970); sur les sols podzolisés et squelettiques, la succession peut même être déviée plus ou moins définitivement vers un type de fourré.

Variations altitudinales

En dehors des observations remarquables de Kramer (1926, 1933), on ne possède pas de détails sur la phase d'ouverture de la canopée en montagne. Ses modalités varient avec l'altitude, peut-être parce que l'eau y est moins un facteur limitant, malgré une augmentation de l'acidité du sol. La régénération de la forêt de haute altitude et des forêts rabougries des crêtes aux altitudes inférieures est tout à fait comparable à celle observée sur les sols pauvres de plaine ; toutefois, la canopée conserve toujours une gamme appauvrie de macrophylles dont certaines n'existent pas en plaine. Le travail de Kramer sur la régénération dans des clairières artificielles faites dans la pluviisylve de montagne du mont Gede, dans l'ouest de Java, a montré que celle-ci se déroulait de la même façon que dans les clairières naturelles. Il a trouvé que les dominants de la forêt primaire survivaient et croissaient correctement dans les clairières artificielles inférieures à 0,1 ha. Dans celles ayant 0,2 à 0,3 ha, la régénération et la croissance des dominants de la forêt primaire étaient réprimées par le développement dense d'espèces secondaires. La régénération ultérieure dépendait des espèces arborées et de la taille des clairières. Au bout de cinq ans, les cimes de ces espèces atteignaient le niveau inférieur du houppier des arbres survivants de la canopée adjacente.

Diversité spécifique

La diversité spécifique est partout moindre dans les clairières que dans les forêts ayant atteint leur stade évolué. Les feuilles de plusieurs espèces pionnières ou appartenant aux derniers stades de la succession (*Anthocephalus*, *Octomeles* spp., *Shorea leprosula*, par exemple) et poussant dans des sols de régime thermique tempéré ou presque, sont rapidement réduites à l'état de squelettes par les insectes herbivores. Il semble que les produits de la photosynthèse soient destinés à permettre une croissance maximale et que la longévité des feuilles importe peu; les espèces de la phase d'ouverture canaliseraient moins d'énergie en vue de la production de toxines. Une preuve en est fournie par le fait bien connu que les mammifères broutent de préférence les espèces de la phase d'ouverture.

Comme au stade évolué, la flore de la phase d'ouverture s'appauvrit dans les clairières isolées de faible superficie.

Biologie et régénération des forêts de climat contrasté

Types et délimitations

On n'examinera que les seuls aspects de l'évolution des forêts de climat contrasté qui diffèrent de ceux des forêts équatoriales sempervirentes. Outre la défoliation, les deux grandes différences concernent leur phénologie, en particulier celle de la floraison et de la fructification, et leur diversité; toutes deux découlent des modalités fondamentalement différentes de leur évolution.

Dans les zones normalement occupées par la forêt hyperhumide, les collines calcaires sont couvertes de forêts

présentant des caractères saisonniers; à l'inverse, dans les zones de formations caducifoliées, des forêts de type hyperhumide peuvent se développer sur des basaltes et des alluvions fertiles. Dans les deux cas, l'évolution et la phénologie foliaire peuvent en grande partie se conformer à celles des types hyperhumides normaux, mais ces forêts restent floristiquement plus pauvres et ont souvent tendance à être dominées par une seule espèce; la floraison et la fructification sont cependant des phénomènes annuels plus prévisibles.

Le feu

La présence ou l'absence de feu a de telles conséquences fondamentales, en particulier sur la structure, la germination, l'installation des jeunes plants, la composition floristique et donc sur l'évolution des écosystèmes forestiers tropicaux qu'il faut distinguer deux types de forêts de climat contrasté : les forêts denses et les savanes. Les savanes ne sont pas considérées ici, mais elles se sont largement étendues dans les zones de forêt dense à climat contrasté, à la suite des interventions humaines, surtout sur les sols peu profonds et bien drainés.

Les effets des feux de brousse sur les forêts humides tropicales et subtropicales donnent lieu à des controverses, mais ils semblent toujours en rapport avec les activités humaines.

Le feu ne paraît pas pouvoir attaquer et détruire la forêt dense humide. Une saison exceptionnellement sèche peut cependant favoriser l'extension des feux de savane ou d'essartage voisins, ceci d'autant plus facilement que le type de forêt est moins hygrophile. Plusieurs auteurs ont signalés de telles attaques de lisière (Schnell, 1971, en Basse Guinée ; Koechlin, 1961, au Congo dans les environs de Brazzaville ; Devineau, 1975, dans les savanes piréforestières de Côte-d'Ivoire). Schnell, 1971, signale, toujours en Guinée mais cette fois dans la région des Monts Nimba, avoir vu, lors d'une saison sèche exceptionnellement marquée, les feux pénétrer des fourrés secondaires, qui ne sont, normalement, pas plus inflammables que la forêt.

Dans le Sud-Ouest de Madagascar, les incendies de forêt, d'un type sec très marqué, sans abattage préalable, sont exceptionnels (Morat, 1973). Cet auteur rappelle l'incendie de la forêt de Behimane (Ankazoabo) qui s'était produit à partir d'abattis (Aubréville, 1971). Le feu, relaté par Vignal (1956), qui, dans une forêt d'altitude, s'était propagé dans la matière organique morte avant de se transmettre aux arbres, reste très exceptionnel.

Dans tous ces cas, la forme de remplacement fut une végétation secondaire.

Sous les climats saisonniers les plus humides et sous les climats hyperhumides, les feux répétés conduisent à des savanes floristiquement pauvres dominées par des espèces pérennes grossières (comme *Imperata* en Afrique, voir les chapitres 9 et 20).

Phase adulte (stade évolué)

Caractéristiques structurales de la canopée

Dans les forêts de climat très peu contrasté, la structure de la canopée typique des forêts hyperhumides est conservée, avec des émergents plus ou moins isolés, une canopée principale dense et un sous-bois à plusieurs niveaux. Ces forêts se trouvent dans des régions recevant en moyenne au moins 75 mm de pluie par mois et comprennent en Afrique les pluviisylves sempervirentes. Lorsque la saison sèche s'allonge, la puissance de la forêt diminue, les émergents deviennent épars et parfois même disparaissent, la canopée devient uniforme et les épiphytes, mais non les lianes, sont moins nombreux.

Phénologie

Le domaine des forêts caducifoliées se caractérise par une seule saison sèche, plus ou moins longue. Dans le miombo, au Zaïre, Malaisse (1974) distingue cinq saisons différentes sur le plan phénologique : deux périodes sèches, une chaude suivant une fraîche et trois périodes humides, une précoce et une principale suivies d'une tardive moins nette.

Feuillage

Bien que le caractère caducifolié soit un phénomène dominant en climat tropical contrasté, il n'est pas universel et dépend d'abord de la fertilité du sol et non du climat comme on le suppose généralement. Quand cette fertilité est modérée ou élevée, la tendance à la caducité s'accroît, d'abord chez les émergents, puis dans la canopée principale et même dans l'ensemble de la forêt si la saison sèche est plus marquée.

La chute des feuilles est le principal critère d'identification des types de végétation forestière intertropicale et il est d'usage général de distinguer entre forêt sempervirente, forêt semi-décidue ou semi-caducifoliée, forêt décidue ou caducifoliée (coll. de Yamgambi, 1956) selon le degré de défoliation de l'ensemble de la forêt.

Il y a une relation évidente entre la durée et le nombre de saisons sèches et ce caractère du feuillage. Par le jeu des compensations écologiques, le sol peut compenser cette dépendance (Guillaumet et Adjanohoun, 1971).

Notons que les strates inférieures des forêts semi-décidues et même décidues ont toujours une tendance marquée à la sempervirence. Enfin il faut signaler que l'absence de synchronisme dans la chute des feuilles n'exclut pas, mais au contraire renforce, l'existence d'un rythme endogène spécifique ou même individuel ne dépendant pas du rythme des saisons.

Comme l'a observé Vidal (1966) en Indochine, la chute des feuilles précède généralement l'arrivée de la mousson, à la fois chez les plantes terrestres et chez les épiphytes. Ho (non publié) rapproche ce phénomène de l'augmentation de l'humidité atmosphérique qui intervient à ce moment-là ; on a évoqué une montée de l'eau du sol par capillarité, mais on ne connaît pas de mécanisme qui pourrait l'expliquer. Chaque espèce perd ses feuilles pour une période donnée et variable selon le climat ; dans une forêt, il est fréquent que des individus d'une même espèce aient des périodes de défoliation différentes (Legris et Blasco, 1972). Quand l'humidité du sol augmente, il arrive que les arbres des forêts caducifoliées ne perdent pas totalement leurs feuilles.

Sous ces climats, on note cependant l'existence de forêts sempervirentes sur des sols pauvres et drainés.

Les forêts littorales sur podzols (Leneuf et Ochs, 1956) de Côte-d'Ivoire caractérisées par *Afrolicania elaeosperma* et *Cephaelis abouabouensis* sont essentiellement sempervirentes (Guillaumet et Adjanohoun, 1971).

Au Gabon la forêt à *Piptadenia duparquetiana*, qui, bien que sempervirent, a un couvert clair, possède un sous-bois dont les feuilles jaunissent durant la saison sèche (Trochain, 1980).

Par contre les dômes granitiques ou « inselbergs » si fréquents dans certaines régions forestières sont bien souvent couronnés d'une forêt décidue à *Newboudia laevis*, *Stereospermum acuminatissimum*, *Hymenodyction floribandum*, etc... (Adjanohoun, 1964 ; Bonardi, 1966 ; Guillaumet, 1967 ; Miège, 1955 ; Richards, 1957 ; Schnell, 1952, etc.).

On trouvera dans Taylor (1960) de nombreuses informations sur la phénologie d'arbres africains.

Morphologie et anatomie des feuilles. Les feuilles des espèces sempervirentes ont un comportement comparable à celui des forêts hyperhumides. Ferri (1963) a confirmé que ces feuilles sempervirentes continuaient à transpirer librement durant toute la saison sèche dans les cerrados brésiliens et il semble établi que même ici la régulation stomatique est faible après que les feuilles eurent atteint leur maturité.

En revanche, les feuilles des espèces caducifoliées ont des comportements variés. Au cours de leur phase feuillée en saison des pluies, beaucoup d'espèces adoptent le même type de croissance que les espèces de la phase d'ouverture des forêts hyperhumides ; cependant, à cause des fluctuations saisonnières dans la vitesse de formation du xylème et donc de sa densité, les espèces à bois tendre sont rares dans les climats plus secs. Beaucoup ont néanmoins de grandes feuilles minces, portées par des pétioles longs et fins ; elles forment plutôt des houppiers irréguliers, en forme de losange ou de dôme, que denses et aplatis comme ceux des *Bombax*, *Terminalia*, *Alstonia* spp. et des jeunes *Ceiba* spp., qui dominent dans la phase d'ouverture des forêts semi-caducifoliées de climat à peine contrasté. Il ne semble pas qu'on ait encore fait beaucoup d'observations d'ordre physiologique sur ces espèces caducifoliées, surtout au niveau des réactions stomatiques dont on peut cependant supposer la grande sensibilité. On retiendra en Afrique les recherches sur les feuilles d'ombre et de lumière, en prenant en considération des mouvements stomatiques (Lemée, 1957) la teneur en chlorophylle (Lemée, 1959) la respiration et l'anatomie (Mulher et Nielsen, 1965).

Floraison

Les études phénologiques détaillées sur la floraison en climat tropical à alternance saisonnière sont rares ; cependant, de nombreuses observations occasionnelles sont isolées ou incluses dans des rapports floristiques ou forestiers, comme celles de Capon (1947) au Zaïre et De la Mensbruge (1966) en Côte-d'Ivoire. La plupart des arbres de ces forêts fleurissent tous les ans, la majorité après la chute des feuilles et les autres soit avant (cas général des espèces caducifoliées) soit pendant ou après le débourrage suivant (cas général des espèces sempervirentes). La floraison a lieu en général au début ou vers la fin de la saison sèche (Vidal, 1966 ; Longman et Jeník, 1974).

En forêt dense de Côte-d'Ivoire, les floraisons seraient surtout abondantes durant la petite saison sèche (juillet-août), beaucoup plus que pendant la grande saison sèche (janvier-février). Elles redeviennent abondantes au début de la saison des pluies (mars-avril) pour diminuer ensuite en mai-juin. Certaines espèces peuvent fleurir presque toute l'année, alors que la floraison d'autres est liée à la défeuillaison. On sait que la floraison ne se produit qu'à un intervalle de plusieurs années chez certaines espèces ; d'autres peuvent fleurir 2 fois par an : *Combretodendron africanum*, *Guarea cedrata*, *Khaya ivorensis*, *Turraeanthus africanus* (Aubréville, 1938).

Il peut aussi ne pas y avoir de synchronisation entre les individus d'une même espèce et sur les branches d'un seul individu, comme chez le fromager (*Ceiba pentandra*).

Contrastant avec celles des régions équatoriales sans alternance saisonnière, plusieurs espèces, surtout mais pas seulement celles fleurissant après la chute de leurs feuilles, portent de grandes fleurs aux couleurs brillantes. Dans le miombo zaïrois, Malaisse (1974) a observé que les diverses synusies ligneuses des forêts claires semi-caducifoliées à *Brachystegia* possédaient des rythmes de floraison différents. Le sous-bois présente un maximum de floraison bien marqué pendant la saison sèche et chaude, mais certains arbustes fleurissent vers la fin de la saison des pluies; la strate herbacée possède deux maximums dont le plus important, concernant surtout les hémicryptophytes, se situe au cœur de la saison des pluies et l'autre, bien net et intéressant les géophytes, se place à la fin de la saison sèche et chaude. Comme le note Malaisse, la floraison peut être reculée ou tassée selon la date des feux. Beaucoup d'espèces sempervirentes fleurissant irrégulièrement, mais toujours de façon synchrone, en climat hyperhumide, le font tous les ans dans les climats contrastés : c'est le cas de *Hevea brasiliensis* (Euphorbiacées), *Dipterocarpus gracilis* (Dipterocarpacées) et *Terminalia catappa* (Combrétacées). Bien qu'au niveau général des espèces la floraison soit annuelle, une partie seulement des populations de beaucoup de forêts de climat à peine contrasté fleurit chaque année, car de nombreux individus s'abstiennent souvent de fleurir pendant deux années successives. Florence (1964) a comparé la floraison et la production de graines dans six peuplements d'*Eucalyptus pilularis*, espèce tropicale australienne, et constaté qu'il y avait de larges variations de la période de floraison à l'intérieur de zones apparemment homogènes. Quand la floraison n'était pas très forte, on ne distinguait pas clairement de maximum de production de graines alors que ce dernier était net durant l'été suivant une floraison intense. Florence émet l'hypothèse que ces variations relatives à l'époque et à l'intensité de la floraison traduiraient, pour chaque espèce, la grande diversité génétique résultant de la sélection du milieu.

Triplochyton scleroxylon, espèce arborée d'Afrique occidentale, possède une floraison et une fructification périodiques. Une abondante floraison est souvent en rap-

port avec une faible pluviosité en juillet-août; elle peut être aussi liée à une défoliation par des insectes dont les pullulements peuvent évidemment dépendre du climat (Jones, 1974, 1976). Cette espèce fleurit tous les ans, mais avec une intensité très variable dans son aire de répartition. L'intensité de la floraison et de la fructification varie d'une année à l'autre dans toutes les forêts de climat contrasté (Champion et Seth, 1968). Longman et Jenik (1974) ont clairement montré l'influence de la photopériode et de la thermopériode sur la floraison et le débourrage des bourgeons foliaires dans les régions tropicales à alternance saisonnière.

Biologie de la floraison

Bawa (1974) a montré que la grande majorité des arbres des forêts semi-caducifoliées du Costa Rica étaient à fécondation croisée et possédaient souvent des mécanismes d'auto-incompatibilité. Le teck (*Tectona grandis*), espèce adaptée à une large gamme de climats et typique de la phase d'ouverture dans la partie de son aire de répartition, est allogame (Bryndum et Hedegart, 1969 ; Hedegart, 1976). Il convient de remarquer que l'hybridation dans les conditions naturelles et les variations morphologiques continues ne sont pas rares dans les forêts denses de climat contrasté et sont même caractéristiques de beaucoup de genres de ces forêts et des savanes, par exemple, *Brachystegia, Monotes* spp. en Afrique.

Il semble qu'on trouve en climat tropical à alternance saisonnière bien plus d'arbres pollinisés par des vecteurs spécialisés, de grande taille et volant loin, que dans la zone hyperhumide ; parmi ces pollinisateurs il faut citer les grandes abeilles (par exemple pour *Cassia* spp. et beaucoup d'autres Légumineuses, *Tabebuia, Lagerstroemia* spp.) et les oiseaux (pour *Bombax, Butea, Erythrina, Firmiana* spp.).

Les connaissances sont incontestablement plus développées sur la biologie de la floraison des arbres tropicaux cultivés que sur celle des espèces sauvages.

Fructification

Bien que la diversité soit grande, beaucoup d'espèces se comportent comme celles du stade évolué des forêts hyperhumides ; plus la saison sèche est longue, plus la production de fruits est grande (souvent grâce à une baisse de la mortalité après fécondation) et moins ils sont gros. En général, la fructification a lieu vers la fin de la saison sèche, mais on connaît de nombreuses exceptions. De La Mensbruge (1966) a noté l'époque de fructification chez 350 espèces d'une forêt semi-caducifoliée de Côte-d'Ivoire ; il a trouvé qu'il y avait beaucoup plus d'espèces à fruits nombreux et petits que d'espèces donnant quelques gros fruits, mais il est possible que cela corresponde en partie au dernier stade secondaire des forêts plus humides. La production de fruits varie beaucoup d'une année à l'autre : Malaisse (non publié) avait récolté 160 kg/ha de fruits (matière sèche) dans le miombo zaïrois en 1968, et 2 t/ha en 1972, année très sèche et ensoleillée faisant suite à une année pluvieuse. On ne connaît pas d'exemple de développement embryonnaire irrégulier dans les forêts caducifoliées ; on a cependant trouvé des cas de polyembryonie chez la Diptérocarpacée sempervirente *Hopea odorata* des forêts ripicoles indochinoises (Maury, 1970).

Chorologie

Il y a moins de fruits charnus dans les régions où la saison sèche est plus marquée. En revanche, les diaspores sèches, ailées ou minuscules et anémochores, augmentent notablement. En Afrique occidentale (Longman et Jenik, 1974) la proportion d'espèces anémochores dans la canopée des pluviisylves est bien supérieure à ce qu'elle est en Asie du Sud-Est. Il est probable que le transport à longue distance se fasse régulièrement dans de nombreuses familles (Gómez-Pompa *et al.*, 1972) ; l'endémisme local est limité, sauf chez quelques espèces très spécialisées comme celles des forêts sèches sempervirentes (*Diospyros* spp., par exemple), et certaines essences ont une aire de répartition très vaste, voire pantropicale, allant parfois d'Afrique aux Moluques. Ces espèces semblent posséder une grande plasticité écologique.

Dormance

Alors que la plupart des espèces des forêts semi-caducifoliées n'ont pas de graines dormantes, leur proportion augmente dans les régions à saison sèche marquée et à saison des pluies de plus en plus irrégulière (Troup, 1921 ; Dent, 1942) ; beaucoup ont une faculté germinative plus forte pendant plusieurs mois après la chute des fruits (*Adina cordifolia, Albizia lebbeck, Cassia fistula, Terminalia chebula* et *Trewia nudiflora*, par exemple). En Afrique, on a observé que la dormance pouvait être prolongée sous certaines conditions d'humidité relative ; selon Brunk (dans De La Mensbruge, 1966), les graines d'okoumé conservent leur pouvoir germinatif pendant un an si on les conserve à température normale entre 6 et 8 % d'humidité relative, et pendant plusieurs années si l'humidité tombe à 2 % (Gauchette, 1958).

Germination et implantation

Forêts fermées. Lorsque la périodicité de la pluviosité devient de plus en plus marquée, la saison défavorable à la germination et au développement des semis s'allonge; dans les forêts caducifoliées, ce phénomène est compensé par les conditions d'éclairement particulièrement favorables au niveau du sol pendant la saison sèche.

En général, la germination suit la chute des fruits, tôt en saison des pluies; les plantules croissent rapidement et s'éclaircissent elles-mêmes pendant la défoliation des forêts humides semi-caducifoliées dans lesquelles nombreux sont les jeunes plants qui restent sempervirents. Ces derniers deviennent souvent caducifoliés dans les forêts sèches, et leur croissance devient saisonnière et limitée à la période humide. Les principales causes de mortalité sont :

L'irrégularité de la pluviosité, surtout au début de la saison des pluies suivante (notamment dans les forêts plus sèches, voir Rollet, 1962);

Une forte sécheresse au cours de la première saison sèche qui suit l'installation des plantules;

Le broutage;
L'auto-éclaircie.
Les semis sont donc relativement éphémères dans la plupart des forêts de climat contrasté et il faut généralement utiliser des méthodes sylvicoles de reproduction par graine lorsqu'on veut éviter de planter des pieds; les pluviisylves sempervirentes saisonnières en constituent l'exception la plus courante mais non universelle.

Le document FAO (1955) est une bonne synthèse de la phénologie et des propriétés des graines d'une grande gamme d'espèces arborées des régions tropicales à climat contrasté. Pour une analyse détaillée de la dormance, de la germination et du développement des plantules dans les forêts saisonnières sempervirentes et semi-caducifoliées d'Afrique, on se reportera à Gilbert (1938), Jones (1950, 1956) et De La Mensbruge (1966) ; certaines études particulières ont été faites sur *Brachystegia laurentii* (Germain et Evrard, 1956), *Gilbertiodendron dewevrei* (Gérard, 1960) et sur diverses autres essences commerciales (monographies du CTFT).

Diversité spécifique

La diversité spécifique diminue brutalement à la limite des zones équatoriales. En Malaisie, 10 ha de forêt hyperhumide sur des sols de fertilité moyenne peuvent contenir 550 espèces ; on en trouve au maximum 100 dans les forêts sempervirentes saisonnières de Thaïlande, sur des sols équivalents. Outre les aspects historiques se rapportant au Pléistocène, cela peut en grande partie expliquer la faible diversité spécifique des forêts d'Afrique, comparée à celle observée dans les forêts de Malaisie occidentale. Cependant, la diversité des genres est conservée dans les forêts sempervirentes saisonnières et il en serait de même pour la diversité biochimique (Janzen, 1971). Toutes deux paraissent baisser très rapidement dans les forêts caducifoliées.

Variations altitudinales

La ceinture de nuages qui existe dans les montagnes des régions tropicales à climat contrasté marque, pour la végétation, une transition brutale et analogue à celle observée dans les milieux comparables de la zone hyperhumide. Elle explique probablement que l'accroissement de la circonférence des troncs sur les montagnes d'Afrique soit supérieur à celui noté dans les basses terres adjacentes à saison sèche marquée.

Phase d'ouverture

Dans les forêts de climat contrasté, la distinction entre le stade évolué et la phase d'ouverture n'est pas très claire, car peu d'entre elles ont été abattues. Cela se vérifie notamment en Afrique occidentale et centrale où les espèces de la canopée principale ne pouvaient régénérer sous leur propre couvert (Jones, 1956 ; Longman et Jeník, 1974) ; cela a conduit Aubréville (1938) à proposer sa théorie de la régénération cyclique ou par mosaïque. L'explication la plus probable est que ces forêts se trouvent au tout dernier stade de la succession dans lequel les espèces sciaphiles remplacent encore leurs prédécesseurs, plus héliophiles. Dans les forêts primaires sempervirentes, la phase d'ouverture obéit aux mêmes principes que dans les forêts hyperhumides bien que, sur des sols comparables, le nombre d'espèces caducifoliées y augmente. Des espèces typiques de la phase d'ouverture des forêts humides saisonnières et caducifoliées d'Afrique (Taylor, 1960 ; Longman et Jeník, 1974) viennent occuper des niches du stade évolué dans les forêts sèches caducifoliées ; les espèces caducifoliées sont surtout présentes vers la fin de la phase d'ouverture des forêts semi-caducifoliées. Dans les forêts d'Afrique occidentale, on a observé une phase initiale composée d'espèces herbacées à croissance rapide qui envahissent les grandes clairières, ce qui peut durer et gêner la régénération d'essences commerciales.

Mangroves

Les mangroves se trouvent en zone tropicale sur des vases ou dans les baies sableuses protégées; leur répartition en latitude n'est limitée que par les gelées. Sur les côtes d'Afrique occidentale, du fleuve Sénégal au fleuve Longa en Angola, les îles du golfe de Guinée comprises, on trouve des mangroves dominées par *Rhizophora racemosa*, *R. harrisonii* et *R. mangle*; *Avicennia nitida* pousse parfois derrière la zone à *Rhizophora*. Les plus grandes mangroves se trouvent dans le delta du Niger. On rencontre aussi ces espèces sur les côtes atlantiques de l'Amérique tropicale et aux Caraïbes (voir chapitre 4).

Les mangroves de Madagascar et des côtes orientales d'Afrique présentent de fortes affinités avec celles d'Asie. On en trouve de place en place depuis la mer Rouge, vers 15° de latitude N, jusque vers 32° de latitude S. Les espèces importantes sont : *Rhizophora mucronata*, *Sonneratia caseolaris*, *Ceriops tagal*, *Bruguiera gymnorrhiza* (toutes des Rhizophoracées) et *Avicennia marina*.

Toutes les espèces de mangroves sont sempervirentes. Leur physiologie est encore très mal connue, mais elle semble dépendre de l'absorption constante et de l'exsorption ou de la sécrétion de sel, de sorte que la pression osmotique à l'intérieur des cellules soit toujours supérieure à celle de l'eau où baignent les racines. Un arrêt dans l'absorption de sel (par exemple, à la suite du gel ou de la défoliation) est aussitôt fatal.

Les modifications du feuillage, la floraison et la fructification ont lieu, pour la plupart des espèces, selon des cycles fréquents à intervalles plus ou moins réguliers tout au long de l'année. Les fruits sont généralement hydrochores et certains possèdent des adaptations spéciales (par exemple, l'élongation précoce d'un hypocotyle photosynthétisant chez beaucoup de Rhizophoracées) qui facilitent leur installation dans les boues. Lorsqu'elles sont traumatisées, certaines espèces seulement régénèrent par rejets; cela représente un problème important pour la régénération des forêts détruites (Watson, 1928).

Croissance des arbres

Introduction

On conçoit habituellement la pluviisylve tropicale comme un type de végétation à capacité de reproduction extraordinaire, à croissance rapide, luxuriant et doté d'un énorme potentiel. Depuis Hannon, cette conception a été propagée par les voyageurs et elle provient d'une certaine connaissance des marges de la pluviisylve, des bordures des clairières et des rives des cours d'eau. Des chercheurs contemporains comme Longman et Jeník (1974) continuent d'évoquer « cette grande masse, luxuriante et riche, qu'est la forêt tropicale ». De fait, la pluviisylve tropicale s'étend encore sur de vastes surfaces (voir chapitre 1). En multipliant ces superficies par la biomasse ou la production nette, on obtient évidemment des nombres très élevés. Mais on manque encore de beaucoup d'observations précises pour être en mesure d'affirmer que ces valeurs traduisent les énormes capacités de la pluviisylve.

Les espèces pionnières et envahissantes qui régénèrent dans les trouées, les clairières et les terrains abandonnés par l'homme — « nomades biologiques » selon Van Steenis (1958) — sont certainement capables de donner d'importants accroissements en volume. Mais, en général, les essences forestières âgées de 40 ans ou plus ne poussent pas particulièrement vite. On raconte que bien des forestiers devaient procéder à des mesures de vérification, « tant il était évident qu'une croissance aussi lente ne pouvait être considérée comme exacte dans la pluviisylve » (Wadsworth, cité dans Baur, 1962). Les forêts tropicales sont cependant remarquables par les fortes biomasses qu'elles sont capables d'élaborer même sur des sols naturellement pauvres (voir chapitre 10).

On montre qu'il y a une grande variation dans la vitesse de croissance des espèces. Redhead (1968) au Nigéria et Cousens (1965) en Malaisie ont estimé la durée de vie de quelques espèces :

Durée de vie (années)	*Nigéria*	*Malaisie*
20-40	*Musanga, Macaranga* spp.	
50-100	*Albizia, Ceiba, Pycnanthus, Ricinodendron* spp.	
100-300	*Anonidium, Celtia, Myrianthus, Pentaclethra* spp.	
300-400	*Gossweilerodendron, Guarea, Chlorophora* spp.	*Shorea leprosula*
1 400		*Balanocarpus heimii*

Cela complète notre compréhension des variations temporelles pour une distribution spatiale intrinsèque donnée. On a estimé que l'âge maximal de *Lophira alata* et *Guarea cedrata* en Afrique occidentale était de 300 à 350 ans (Jones, 1956).

Heinsdijk (1963) a analysé la structure d'un peuplement de 120 000 arbres de la pluviisylve amazonienne. Il a avancé que l'arbre moyen de la classe de diamètre 25-35 cm devait accroître son diamètre de 8 mm/an ; qu'entre 25 et 155 cm cet accroissement devait se situer entre 8 et 3,7 mm/an et que l'âge moyen hypothétique de ces arbres, était compris entre 27 ans pour la classe 25-35 cm et 418 ans pour la classe 145-155 cm. Il est hasardeux de déduire des vitesses de croissance à partir de la structure du peuplement, car celle-ci peut résulter en partie de vitesses de croissance variant avec l'âge et en partie de fluctuations à long terme dans la reconstitution de la forêt à une échelle locale (ce qu'on peut souvent mettre en évidence) ou régionale ; pour une analyse détaillée du problème, on se reportera à Schulz (1960) et à Rollet (1974). L'existence fréquente de peuplements denses de grands arbres d'une espèce particulière n'abritant qu'une régénération faible ou nulle, pourrait être le résultat d'une ancienne perturbation. C'est le cas de nombreuses forêts d'Afrique occidentale. Ces groupements pourraient être également caractéristiques d'une longue succession comme dans les tourbières marécageuses à *Shorea albida* de Sarawak (Anderson, 1961) ou encore, pour les forêts à canopée dense et en équilibre, résulter d'une concurrence à l'intérieur de la canopée due à des espèces à croissance lente et à longue durée de vie. Ce dernier type de forêt est fréquent dans les stations fertiles bien arrosées.

Les tableaux 2 et 3 montrent pour des stations d'Afrique et d'autres stations du monde la supériorité de la croissance des essences en plantation (avec des densités plus ou moins contrôlées et surtout sur les riches sols volcaniques d'Indonésie) par rapport à la forêt primaire. En plantation, certaines espèces produisent jusqu'à 28 t/ha/an. Sur des sols plus répandus et moins fertiles, la production atteint 9 t/ha/an (Dawkins, 1963), avec une moyenne de l'ordre de 3 à 6 t.

En plantation, les meilleurs résultats sont obtenus sur des sols riches, à des latitudes ou des altitudes élevées et avec des espèces à houppier étroit. Les fortes productivités enregistrées dans les plaines extra-tropicales ou sur les hauts plateaux tropicaux s'expliquent par le lessivage moins intense des sols et par la théorie des nuits froides. On pense que la forte amplitude thermique entre le jour et la nuit réduit les pertes très sensibles de la production brute dues à une respiration continuelle : 75 % d'après Müller et Nielsen (1965), 55 % d'après Weck (1960). Dans des forêts primaires mélangées à Diptérocarpacées de Sarawak (Ashton, non publié), les accroissements moyens par classe de circonférence variaient d'abord en fonction de l'altitude, ce qui masquait les petites variations dues aux conditions édaphiques. A l'opposé de ce qu'on observe en plantation, cet accroissement est égal, à 500 m d'altitude (pour toutes les classes de diamètre), à la moitié de ce qu'il est chez les arbres au niveau de la mer (16 et 28 mm pour la classe de diamètre 10-20 cm, 25 et 56 mm pour la classe 40-50 cm). Il est évident qu'il y a plus de pieds par unité de surface pour les espèces à houppier étroit que pour celles à houppier étalé. Dawkins (1963) a trouvé qu'à l'intérieur d'une gamme allant de 4 à 36 m²/ha une augmentation globale de la surface terrière s'accompagnait généralement d'une production plus forte alors que la croissance en diamètre de chaque pied diminuait. Cela pourrait expliquer l'obser-

TABLEAU 2. Évaluations de la biomasse épigée

Station	Type de forêt	Altitude (m)	Volume (m^3/ha)	Matière sèche (t/ha)	Auteurs
Siak/Mandai, Riau, Sumatra	Forêt de plaine à Diptérocarpacées	0-150	198	143	Dilmy, 1971
Dumai, Riau, Sumatra	—	—	219	164	—
Duri, Riau, Sumatra	—	—	239	183	—
Semangus, Bianchi, Sumatra	—	—	188	128	—
Nunukan, NE Kalimantan	—	—	434	293	—
Tarakan, NE Kalimantan	—	—	320	214	—
Sangkulirang, NE Kalimantan	—	—	246	170	—
Sampit, centre de Kalimantan	Forêt sur tourbière marécageuse	—	193	132	—
Sampit, centre de Kalimantan	Forêt à *Agathis borneensis*	—	429	233	—
Gede-Pangerango ouest de Java	Pluviisylve altimontaine à *Altingia excelsa*	1 100-1 500	796	549	—
Ghana	Forêt secondaire	Plaine		370	Greenland et Kowal, 1960
Anguédédou Côte-d'Ivoire	Forêt presque naturelle à *Turraeanthus* sp.	Plaine	421	240	Müller et Nielsen, 1965
Malaisie	Plantation d'hévéas greffés (7 ans)	Plaine		138	Wycherley, 1969
Malaisie	Plantation de palmiers à huile (7 ans)	Plaine		43	—
Malaisie	Plantation d'hévéas greffés (30 ans)	Plaine		170	Wycherley et Templeton, 1969
Malaisie	Pluviisylve évoluée	Plaine		400	—
Malaisie	Forêt de plaine à Diptérocarpacées	Plaine	490-700		Wong, 1967
Évaluation pour les tropiques, en général	Forêt tropicale			450 (60 à 800)	Longman et Jenik, 1974
Région malaise	Forêt mélangée à Diptérocarcacées			960	Brünig, 1967

TABLEAU 3. Évaluations de la production nette épigée

Station	Type de forêt	Altitude (m)	Volume (m^3/ha/an)	Poids (t/ha/an)	Auteurs
Indonésie	Plantation de *Michelia velutina* (20 ans)		28	13	Ardikosoema *et al.*, 1955
Anguédédou, Côte-d'Ivoire	Forêt presque naturelle à *Turraeanthus* sp.	Plaine	13,1	7,5	Müller et Nielsen, 1965
Malaisie	Plantation d'hévéas greffés	Plaine			Wycherley, 1969
	(7 ans)			20,4	
	(4 ans)			35,5	
Malaisie	Plantation de palmiers à huile (7 ans)	Plaine		6,4	Wycherley, 1969
»	Plantation de *Gmelina arborea*	Plaine		13,9 ± 1,0	Wycherley, 1969
»	Plantation d'*Albizia falcata*	Plaine		26,6	Wycherley, 1969
»	Plantation d'*Eucalyptus robusta*	Plaine		10,2	Wycherley, 1969
»	Forêt à *Pinus merkusii*	Plaine		13,7	Wycherley, 1969
»	Forêt à *Pinus caribaea*			6,3	Wycherley, 1969
»	Forêt à *Pinus kesiya*			9,6	Wycherley, 1969
»	Forêt à Diptérocarpacées (*Dryobalanops aromatica*)	Plaine		8,2 ± 1,1	Wycherley, 1969
»	Plantation de *Dipterocarpus* spp.			10,1 ± 0,8	Wycherley, 1969

TABLEAU 3. Évaluations de la production nette épigée (*suite*)

Station	Type de forêt	Altitude (m)	Volume (m^3/ha/an)	Poids (t/ha/an)	Auteurs
Indonésie	Plantation d'*Agathis loranthifolia* (35 ans)	> 300	42	20	Sudarmo, 1956
»	Plantation d'*Agathis loranthifolia* (25 ans)	> 300	29	14	Sudarmo, 1956
»	Plantation d'*Altingia excelsa* (15 ans)	> 300	24	16	Wulfing, 1949
»	Plantation d'*Altingia excelsa* (55 ans)	> 300	9	6	Wulfing, 1949
»	Plantation d'*Anthocephalus chinensis* (6 ans)		24	11	Sudarmo, 1947
»	Plantation d'*Anthocephalus chinensis* (24 ans)		16	7	Sudarmo, 1957
»	Plantation de *Dalbergia latifolia* (20 ans)	Plaine	37	28	Wulfing, 1949
»	Plantation de *Dalbergia latifolia* (45 ans)	Plaine	19	15	Wulfing, 1949
»	Plantation d'*Ochroma bicolor* (2 ans)		132	16	Wulfing, 1949
»	Plantation d'*Ochroma bicolor* (4 ans)		61	7	Wulfing, 1949
»	Plantation de *Pinus merkusii* (20 ans)	> 300	46	25	Wulfing, 1949
Indonésie	Plantation de *Pinus merkusii* (25 ans)	> 300	24	13	Wulfing, 1949
Malaisie	*Shorea leprosula* (table de production : 64 ans)	Plaine	24	12	Noakes, 1937
Indonésie	Plantation de *Swietenia macrophylla* (15 ans)	> 300	46	21	Wulfing, 1949
»	Plantation de *Swietenia macrophylla* (35 ans)	> 300	16	7	Wulfing, 1949
»	Plantation de *Tectona grandis*		23	15	Wulfing, 1949
»	Plantation de *Tectona grandis*		14	9	Wulfing, 1949
»	Plantation de *Tectona grandis*		9	6	Wulfing, 1949
Évaluation moyenne pour les tropiques	Pluviisylve			3,0 à 3,5	Weck, 1961
Sumatra et Kalimantan	Forêt à Diptérocarpacées	Plaine		5,8	Soerianegara, 1965
Gede-Pangerango ouest de Java	Pluviisylve altimontaine	1 100-1 500		12,4	Soerianegara, 1965
Ghana	Forêt secondaire	Plaine		8	Greenland et Kowal, 1960
Malaisie	Plantation de palmiers à huile	Plaine	Taux maximal	30,3	Wycherley et Templeton, 1969
Évaluation pour les tropiques, en général	Forêt tropicale			20 (10 à 50)	Longman et Jeník, 1974

Les valeurs de volume et de poids données pour une même station sont empruntées à Dawkins (1963). Les volumes correspondent aux taux maximaux tirés des tables de production.

vation d'Ashton qui a également trouvé que l'accroissement en volume de peuplements naturels variait plus en fonction des sols que de l'altitude. Les arbres de grande taille ne se rencontrent que sur des stations de fertilité moyenne à bonne et leur densité est maximale dans ce dernier cas. Dans les stations aux sols pauvres et xériques, le volume de bois sur pied (y compris les rameaux) est égal à la moitié de ce qu'il est dans les stations fertiles; mais leur accroissement annuel en volume peut rester le même car leur sous-bois est beaucoup plus dense. Les forêts situées sur des terrains de fertilité moyenne ont à la fois des volumes sur pied et des accroissements supérieurs à ce qu'ils sont dans les deux cas précédents. Le point critique au niveau de l'aménagement de la forêt serait en rapport avec la diminution de l'exposition du houppier et l'accroissement de ses contacts. Il serait difficile de déterminer ce point pour une quelconque combinaison d'espèces, de type de station et d'âge du peuplement; on a besoin d'une démarche beaucoup plus pragmatique dans le cas des forêts tropicales à forte variabilité.

Brünig (1967) fait remarquer que les houppiers qui s'étalent largement ont un rapport surface assimilatrice/volume respirant faible ; les arbres à houppier étroit auraient une production plus élevée.

Le chapitre 10 traite des techniques de mesure de la biomasse et de la production. Des chercheurs travaillant en zone tempérée ont proposé des formules pour évaluer la productivité au niveau mondial à partir des données climatiques. Bien que ces tentatives puissent présenter un certain intérêt pour comparer divers domaines au sein d'une région (Theron, 1973; Kingston, 1974), la plupart des chercheurs en forêt tropicale préfèrent utiliser la méthode la plus directe (Jones, 1959; Dawkins, 1963; Brünig, 1967).

Les données de biomasse sur pied et de production ne forment qu'une partie des données de croissance. La plupart des valeurs se trouvent dans des rapports non publiés des services forestiers. Ces données ont été surtout recueillies pour évaluer : *a*) les effets des traitements sylvicoles; *b*) les volumes de bois commercialisables.

La plupart des données relèvent en fait du second objectif et, plus particulièrement, servent à calculer la durée des rotations. La rotation est un concept difficile à appliquer aux forêts tropicales. Les forestiers ont en réalité besoin de mesurer la longueur du cycle des coupes, c'est-à-dire l'intensité des coupes forestières dans le cadre d'une politique de rendement soutenu (Wyatt-Smith, 1968).

Les forestiers sont surtout intéressés par le volume en place et son accroissement par unité de surface pour de grandes superficies. Il n'est pas possible de les mesurer directement; il faut choisir et mesurer des paramètres plus directement accessibles, mais restant étroitement liés aux deux paramètres recherchés par les forestiers. Les principaux paramètres choisis sont le diamètre (DBH) ou la circonférence (GBH), mesurés généralement à 1,3 m au-dessus du sol ou des contreforts, et, moins souvent, la hauteur. On peut également mesurer le diamètre à différents niveaux du tronc, l'épaisseur du houppier et son diamètre. On a retenu d'autres caractères qui ne se prêtent pas à une mesure simple, et le succès obtenu a été, à cet égard, variable.

Cernes de croissance

Cela fait de nombreuses années qu'en Europe et en Amérique du Nord, on connaît les effets autorégressifs de la croissance passée sur les accroissements ultérieurs (Gevorkiantz et Duerr, 1938). L'étude de la croissance passée par examen des cernes annuels de croissance est une opération de routine pour la plupart des forêts tempérées. Si ce même travail pouvait être fait en forêt tropicale, le forestier pourrait évaluer la croissance beaucoup plus rapidement qu'il ne le fait maintenant. Malheureusement, de nombreuses essences de valeur ne forment pas de cernes annuels de croissance reconnaissables de façon nette et facile. Hummell (1946) pensait pouvoir distinguer des bandes concentriques de parenchyme qui se formaient au début de chacune des deux saisons de croissance dans le cas d'un pied de *Entandrophragma angolense* au Ghana ; par ailleurs, il ne pouvait distinguer de cernes sur le tronc d'un *Khaya grandifoliola*.

Lowe (1961, 1968) a montré qu'une coloration à l'iode pourrait mettre en évidence l'amidon au niveau des cernes annuels probables chez *Triplochiton scleroxylon*, au Nigéria, mais seulement dans l'aubier et il ne put ainsi couvrir qu'une vingtaine d'années. Dans la réserve forestière de Gambari, sur 6 arbres âgés de huit ans, les 4 plus grands possédaient bien 8 cernes mais les 2 autres seulement 6. Lowe pensait que la replantation pour compenser la mortalité dans le peuplement d'origine pouvait être responsable de cet écart. Les cernes qui n'étaient pas nettement délimités ou au niveau desquels il n'y avait pas d'amidon dans le bois tardif, étaient considérés comme des artefacts et n'étaient pas pris en compte. Il fit le même travail sur 3 arbres de la réserve forestière de Sapoba, âgés de 21 ans ; deux d'entre eux présentaient 19 cernes plus 3 autres dans le cœur et le troisième 15 plus 9 dans le cœur. La région de Sapoba reçoit une pluviosité voisine de 2 030 mm/an et celle de Gambari 1 125 mm/an, toutes deux n'ayant qu'une seule saison sèche. Onochie (1947, cité dans Lowe, 1961, 1968), travaillant aussi dans le sud du Nigéria, avait prouvé l'existence de cernes annuels de croissance chez *Triplochiton* en plantation et dans les conditions naturelles. Roberts (1961) a examiné des carottes prélevées chaque mois dans 30 arbres (*Triplochiton*) de la réserve forestière de Ofram Headwaters, au nord-ouest de Kumasi, au Ghana. Il remarqua que les cernes n'étaient pas toujours bien définis, mais sa technique était plus grossière que celle employée par Lowe et certaines différences anatomiques n'ont pu être distinguées. Lowe (1968) a prouvé l'existence d'une croissance non saisonnière au Ghana, en étudiant pendant quatre ans l'augmentation de circonférence de deux *Triplochiton* dans l'arboretum de Bobiri, près de Kumasi.

D'autres espèces d'Afrique occidentale ont été étudiées par Amobi (1973) dans une forêt d'Ibadan, au Nigéria. Des carottes ont été prélevées chaque semaine sur un arbre pendant 9 à 17 mois ; les espèces concernées étaient *Bombax buonopozense*, *Bosquesia angolensis*, *Daniellia ogea*, *Hildegardia barteri*, *Monodora tenuifolia* et *Ricinodendron heudelotii*. Les cernes de croissance étaient périodiques, pas toujours nets, généralement annuels et présentaient des différences d'une espèce à l'autre. L'équipe du Centre technique forestier tropical a procédé à un nouvel examen de plusieurs bois d'essences d'Afrique occidentale : *Afzelia* sp., *Entandrophragma* sp. et *Isoberlinia doka* présentent des bandes parenchymateuses qui limitent les périodes de croissance. Comme chez *Tectona grandis*, ces bandes sont plus nettes sous les climats à alternance saisonnière marquée. Chez *Acacia albida*, *Cassia siamea* et *Pterocarpus erinaceus*, on observe des variations de taille et d'espacement dans les bandes ; chez *Aucoumea klaineana* et *Khaya ivorensis*, les fibres du bois tardif sont aplaties. Mariaux (1967, 1969), en présentant ces travaux, a signalé plusieurs techniques autres que l'examen anatomique (traitement chimique à la phloroglucine et à l'iode, rayonnements ultra-violets, densimétrie aux rayons bêta), mais aucune n'a donné de résultats

parfaits. Même quand les arbres semblent être circulaires, les cernes sont souvent ondulés, discontinus et peu nets.

Il n'est pas sûr que les pins tropicaux produisent des cernes annuels. En utilisant la densimétrie aux rayons bêta, Harris (1973) a trouvé qu'à une petite zone de duramen au bois tardif peu développé, succédaient rapidement de nombreuses bandes de bois très dense à l'intérieur de chaque couche annuelle chez *Pinus caribaea, P. merkusii* et *P. oocarpa* en Malaisie. Originaire de Bukoba sur la côte occidentale humide du lac Victoria, un *Pinus caribaea* est actuellement examiné par densimétrie aux rayons X, à Oxford ; on n'a pratiquement pas trouvé de changements de densité entre le cœur et l'écorce après une croissance de dix ans (Plumptre, communication personnelle).

Il convient de noter que toutes les espèces chez lesquelles on a démontré ou affirmé l'existence de cernes de croissance sont caducifoliées. Les arbres sempervirents ne semblent pas former des cernes de croissance facilement reconnaissables. Même chez les espèces caducifoliées, il semble obligatoire de procéder à des échantillonnages destructifs pour repérer des cernes complets. C'est pourquoi le marquage des cernes par des techniques traumatisantes, comme avec la micro-aiguille utilisée par Wolter (1968) et par McKenzie (1972), n'est probablement utile que chez les espèces présentant des cernes nets.

Pour déterminer la croissance entre des dates connues, une blessure (par micro-aiguille ou par ouverture d'une fenêtre dans l'écorce) présente plusieurs inconvénients : l'extraction et la mesure de coins de bois requièrent une grande habileté; cela endommage beaucoup l'arbre et la croissance le long d'un secteur peut ne pas être représentative de celle apparaissant sur l'ensemble d'un disque. On peut cependant ne pas tenir compte de l'exagération probable de la croissance par stimulation du cambium, car cela est à peine notable si l'on pratique délicatement la blessure. Les arbres ainsi opérés ne sont pas représentatifs du peuplement environnant ou de la récolte potentielle et cette méthode ne peut être recommandée pour des études de croissance à grande échelle.

Précision des mesures de croissance

Pour la majorité des arbres des forêts tropicales, il est préférable de renouveler des mesures de circonférence ou de diamètre plutôt que d'étudier des disques ou des coins de bois. Dans la plupart des régions, les mesures sont faites à la hauteur recommandée par l'IUFRO (1,30 m au-dessus du sol, du côté amont pour un arbre poussant sur une pente, bien que dans certains pays on utilise la hauteur de 1,37 m). Il existe beaucoup de conventions concernant les arbres à contreforts. Pour permettre la mesure de croissance en hauteur des contreforts, il serait logique de mesurer nettement au-dessus de la plupart des contreforts, par exemple à une hauteur de 3 m, ou à une certaine distance au-dessus de l'extrémité des contreforts au moment où l'arbre est étudié pour la première fois. La première technique est préférable.

L'échelle des mesures doit être suffisamment grande pour permettre de lire la plus petite division sans ambiguïté et sans que celle-ci soit modifiée par des tensions raisonnables du ruban de mesure. Pour des mesures de diamètre faites à des intervalles d'un an ou plus, on prend généralement 1 mm comme plus petite division, en précisant si l'on doit lire la division entière ou arrondir à la plus proche. La plupart des travaux actuels sont faits avec des rubans d'acier inextensible ou des rubans en fibre de verre, pratiquement inextensibles. Pour le diamètre, 1 mm est généralement la plus petite division utile à l'échelle des mesures, c'est-à-dire à 5-10 % de la croissance annuelle. Les erreurs faites peuvent donc être relativement fortes. Pour des périodes inférieures à un an, il faut utiliser des divisions plus petites. Les rubans tendus à la main posent alors des problèmes d'erreurs dues aux différences de tension et, pour les grands arbres, à la difficulté de placer un ruban directement sur un point marqué ou sur un anneau peint. Le vernier de Yacom (1970) qui permet de lire les dixièmes de la plus petite division ne permet pas d'éviter ces problèmes.

En Ouganda, Dawkins (1956) a fait des mesures de circonférences avec l'aide d'un garde forestier compétent et en utilisant un ruban d'acier gradué au seizième de pouce (1,6 mm); 316 arbres ont été mesurés en une semaine et le tableau suivant montre la correspondance entre 2 mesures de circonférence et 3 mesures de hauteurs (par l'hypsomètre de Haga) :

Différence de circonférence entre 2 mesures : 0	67 %
Différence de circonférence entre 2 mesures : 1 division	31 %
Différence de circonférence entre 2 mesures : 2 divisions	2 %
Différence de hauteur entre les plus divergentes des 3 mesures :	
< 3 pieds	76 %
4-6 pieds	22 %
> 3 pieds	2 %

Dawkins n'indique pas à quelles divisions de l'échelle de l'hypsomètre correspondent ces différences de hauteur. Il développa alors sa méthode des dix anneaux (Dawkins, 1956). Dix anneaux étroits horizontaux étaient peints sur un arbre, à des distances telles qu'il y avait moins d'un pouce (25,4 mm) de différence entre la circonférence du plus grand anneau et celle du plus petit. La moyenne des dix anneaux était exprimée en centièmes de pouce. Les différences observées entre les mesures faites le même jour étaient :

0	78 %
1 division de l'échelle (2,5 mm)	20 %
2 divisions de l'échelle (5,1 mm)	2,5 %

Mais cette méthode est coûteuse et chronophage et ne devrait être normalement employée que dans les régions où l'on est sûr de la permanence des rubans dendrométriques et des compas fixés.

Pour effectuer des mesures très précises, il existe toute une gamme d'appareils électriques (Impens et Schalck, 1965; Dobbs, 1969; La Point et Cleve, 1971; Kinerson, 1973). Les chercheurs japonais semblent apprécier les appareils indicateurs de tension (Kuroiwa, 1959; Ninokata

et Miyazato, 1959). Geissler (1970) a présenté l'ensemble des appareils employés.

Taux de croissance absolus

Chez les arbres, l'élongation varie dans le temps selon une courbe sigmoïde; après la phase initiale d'installation des plantules, la croissance est logarithmique, puis elle diminue au cours du stade évolué. Pour les arbres de la pluviisylve, la forme de la courbe dépend de l'architecture du houppier. Les espèces du stade évolué ne semblent pas passer par une phase logarithmique de croissance bien nette; grâce aux importantes réserves nutritives des graines, la croissance démarre assez rapidement puis elle devient relativement irrégulière et lente (même dans des conditions optimales) jusqu'à ce que la hauteur définitive soit atteinte. La circonférence augmente tout au long de la vie de l'arbre, mais le phénomène se ralentit à la phase de sénescence.

On connaît cependant plusieurs cas d'arbres de forêt tropicale d'Afrique apparemment sains, sur lesquels on n'a pu déceler d'augmentation du diamètre pendant de longues périodes : 28 ans au Nigéria (Keay, 1961). Il existe de nombreux autres cas de croissance nulle, mais ils ont été souvent attribués à une technique de mesure peu sûre (Dawkins, 1956). On a également enregistré des cas de croissance très lente. En revanche, la croissance en longueur et en épaisseur des rameaux et des racines peuvent être rapides, surtout dans les pépinières et dans les jeunes plantations. Le tableau suivant récapitule quelques valeurs caractéristiques, en Afrique et ailleurs :

Espèce	*Croissance en hauteur (m/an)*	*Localité*	*Auteurs*
Albizia moluccana	3	Iles Andaman	Bradley, 1922
Albizia moluccana	10	Mindanao, Philippines	Revilla (communication personnelle)
Terminalia superba	2,8	Zaïre	Lebrun et Gilbert, 1954
Musanga cecropioides	3,8	Zaïre	Lebrun et Gilbert, 1954
Ochroma lagopus	5,5	Stann Creek, Belize	Anon., 1960
Cedrela odorata	3,1	Sapoba, Nigéria	Lamb, 1968
Cecropia peltata	5,0	Costa Rica	Davis, 1970
	Croissance en diamètre (cm/an)		
Ochroma lagopus	9,0	Stann Creek, Belize	Anon., 1960
	Élongation des racines		
Vitesse moyenne de plantules à croissance rapide	2,0 cm/jour	Java	Coster, 1932
Cissus sicyoides (racines aériennes)	9,6 cm/jour	Java	Coster, 1927
Theobroma cacao (racine pivotante)	1,5 cm/mois	Ghana	McKelvie, 1954

Effets de l'hydratation et de la déshydratation

Les mesures faites au dendromètre ne permettent pas de distinguer les diverses causes de la dilatation ou de la rétraction des troncs : production de xylème, de phloème et de périderme, exfoliation de l'écorce, rétrécissement et gonflement dus à la déshydratation ou à l'hydratation. On observe généralement que la taille de l'arbre est maximale quand l'humidité est forte et minimale quand l'humidité est faible et la transpiration élevée (Iyamabo, 1971). La différence entre deux quelconques dépressions ou crêtes observées sur le dendrogramme correspond à une mesure de la croissance journalière apparente.

La seule tentative pour distinguer le gonflement de la production de bois a été faite hors de la zone forestière tropicale. Dans la zone de savanes nord-guinéenne du Nigéria, McComb et Ogigirigi (1970) ont sectionné un tronc d'*Eucalyptus citriodora*; ils ont séché les échantillons jusqu'à équilibre à l'air libre à 21 °C et 20 % d'humidité relative, scellé les extrémités des sections de 25 cm de long et les ont placées dans une chambre à 50 % d'humidité relative. L'équilibre était atteint au bout de 4-5 jours pendant lesquels le rayon était quotidiennement mesuré avec un micro-dendromètre à 0,01 mm. Ils ajustèrent les valeurs du gonflement de chacune des six sections dont le diamètre variait de 76 à 180 mm, à une seule valeur relative à la section la plus large. Cette dernière valeur était utilisée dans la mesure de la croissance radiale apparente d'un arbre de cette espèce ayant 18 cm de diamètre, pendant une période de 14 jours au cours de laquelle l'humidité relative ambiante s'éleva de 32 à 49 %. Ils conclurent que 51 % de la croissance radiale apparente (0,3 mm) résultaient plus du gonflement que de la croissance réelle. Ils remarquèrent aussi que le gonflement s'accentuait fortement quand la pluie tombait directement sur l'écorce de l'arbre. Dans la pluviisylve, l'humidité relative est généralement beaucoup plus élevée et plus constante que dans la zone nord-guinéenne (voir les chapitres 2 et 12).

Les contraintes hydriques sont plus fortes en région subtropicale, comme dans le cas des forêts sèches scléro-

phylles d'Australie. Hopkins (1968) fait remarquer que lorsque l'intensité d'évaporation est assez élevée l'eau peut ne pas circuler assez vite dans le sol pour satisfaire les besoins des arbres, même si le potentiel hydrique du sol n'est que légèrement inférieur à sa valeur maximale. Des rétractions du tronc peuvent alors résulter d'une rapide augmentation de la tension. Steward *et al.* (1973) suggèrent que chez *Eucalyptus regnans* le cambium peut se trouver dans un état de contrainte hydrique modérée ou sévère tel que se produiraient presque quotidiennement durant la saison de croissance une contraction et une expansion diurnes des cellules en développement. Hopkins (1968), dans un climat contrasté avec des températures descendant au-dessous de 4 °C, a trouvé que l'écorce de *E. obliqua*, *E. radiata* et *E. regnans* ne réagissait pas à un arrosage direct par la pluie. Les types d'écorce sont variés : gomme lisse (*E. regnans*), rugueuse et fibreuse (*E. obliqua*), rhytidome légèrement écailleux et fibreux (*E. radiata*).

Il semble que les espèces des régions tempérées présentent quant à elles des fluctuations moins brutales que celles des arbres des tropiques. Kozlowski et Winget (1964) ont résumé ces phénomènes et insisté sur les variations observées chez un même individu. On a montré en effet que les réactions étaient différentes suivant les côtés de l'arbre et à différentes hauteurs.

Le cycle d'hydratation et de déshydratation peut provoquer des variations d'une amplitude comparable à l'accroissement annuel des arbres à croissance lente. Dans les recherches intensives, il est alors d'usage de mesurer les arbres lorsque leur turgescence est élevée, c'est-à-dire tôt le matin, mais cela n'est pas faisable dans de nombreux services forestiers.

Fluctuations brèves

Dans la plupart des cas, il n'est ni possible ni nécessaire d'effectuer des mesures quotidiennes ou encore plus rapprochées. En Afrique, de nombreux chercheurs font état des résultats de mesures hebdomadaires ou bi-mensuelles. A Mpanga, en Ouganda, Dawkins (1956), utilisant sa méthode des dix anneaux, observa qu'un arbre de 48 cm de diamètre pouvait se contracter de plus de 0,8 mm (en diamètre) en une semaine et de 3 mm en dix semaines. Boaler a travaillé sur *Pterocarpus angolensis* dans un miombo de République-Unie de Tanzanie en posant un dendromètre à vernier de Liming (1957) sur deux arbres, et cela dans quatre stations ; en cinq jours, il a trouvé des contractions de diamètre de 0,3 mm et une croissance maximale variant de 0,3 à 2,2 mm (Jeffers et Boaler, 1966). Iyamabo (1971), à Ibadan, au Nigéria, utilisait un ruban d'acier muni d'un vernier pour mesurer l'accroissement hebdomadaire de trois petits pieds (8,4-9,4 cm de diamètre) de *Triplochiton scleroxylon*. Il a constaté des diminutions et des augmentations hebdomadaires de 0,5 et de 2,0 mm, respectivement. La plupart des études montrent que des arbres différents ont en général un comportement analogue bien que certains individus s'écartent nettement de la norme. Les arbres qui peuvent s'accroître rapidement sont souvent ceux qui se contractent vite. On constate un amortissement général des fluctuations pendant les périodes de faible pluviosité.

Fluctuations saisonnières

Un assez grand nombre d'études ont tenté de relier la croissance et la contraction périodiques à des variations climatiques saisonnières et de les corréler avec la phénologie. Des études moins précises, limitées peut-être par le manque de données météorologiques et/ou de moyens de calcul, ont essayé de montrer, à l'aide de graphiques et d'histogrammes, les relations existant entre la croissance et la pluviosité du même mois.

Quelle que soit la période d'étude, ni la pluviosité ni la vitesse de croissance ne peuvent être facilement ajustées à une fonction mathématique. Par conséquent, le lecteur doit décider lui-même s'il est en accord ou non avec les corrélations considérées comme bonnes par un auteur. Tout dépend de la façon dont les graphiques et les histogrammes sont présentés. A ce niveau de subjectivité, on peut dire que les corrélations semblent meilleures dans les climats à alternance saisonnière marquée.

Une analyse plus approfondie implique la comparaison de la pluviosité et des vitesses moyennes de croissance durant des séquences de cinq jours. Dawkins (1956) a trouvé une bonne corrélation dans le cas de *Lovoa brownii* et *Entandrophragma angolense*, à condition d'avoir affaire à des arbres en pleine feuillaison et sans fleurs.

Sous les climats très peu contrastés d'Extrême-Orient, le comportement des arbres est particulièrement irrégulier. A Sarawak, en utilisant les totaux de précipitations de séries mouvantes de 30 jours, Brünig (1969, 1971) et Baillie (1972) ont décelé des périodes de contrainte hydrique qui ne pouvaient l'être à partir de la pluviométrie mensuelle. Il est peu probable que la pluviosité soit par elle-même un facteur déterminant de la croissance; il est plus vraisemblable que la disponibilité en eau du sol soit un facteur d'action plus directe. Grâce à des modèles relativement peu élaborés, Baillie (1972) a montré que les contraintes hydriques étaient beaucoup plus fréquentes dans les sols peu profonds. Mais Ashton (non publié) n'a pu trouver de corrélation entre la croissance moyenne en épaisseur et les types de sol à Sarawak. Les études faites sur la vitesse de croissance dans les pluviisylves n'ont pas beaucoup tenu compte des facteurs du milieu; la plupart des informations concernent des travaux faits en Amérique du Nord. Les études tropicales ne peuvent par conséquent déboucher sur des conclusions plus précises que celle de Schulz (1960), par exemple, qui écrit : « Ces observations laissent penser que la sécheresse est le facteur principal réglant la périodicité de cette espèce. »

Dès qu'un rythme saisonnier existe, les arbres tropicaux ont tendance à se comporter comme ceux des zones tempérées. Le débourrage peut se faire bien avant le début des pluies et la feuillaison s'accompagne souvent d'une rétraction mesurable du tronc (Boaler, 1963). En général, la croissance radiale ne débute pas avant que la moitié au

moins du houppier se soit couverte d'un nouveau feuillage. Il arrive parfois que la croissance du tronc se ralentisse lors de poussées foliaires secondaires; si la floraison et la fructification se situent au cours de la principale saison de croissance, celle-ci devient souvent irrégulière. Les bourgeons dormants se forment souvent au début de la seconde moitié de la saison des pluies, mais la croissance peut durer après que la pluie a cessé. Dans les régions où la saison sèche est particulièrement marquée, il arrive que le tronc se gonfle avant qu'intervienne une nouvelle phase de croissance au début de la saison des pluies suivante.

Corrélations de croissance

C'est entre la taille de l'arbre et sa croissance que la corrélation est souvent la plus nette. Dans un groupe d'arbres du même âge, il est évident que les plus grands ont crû plus vite que les plus petits, même si cette relation paraît moins simple au moment de l'observation.

L'étude de Dawkins (1963) est jusqu'à présent la plus détaillée; il s'est servi de l'accroissement de diamètre (*i.d.*) pour calculer l'augmentation de surface terrière par rapport au sol disponible, exprimée par hectare et par an, à partir de la formule :

$$[2d \times i.d. - (i.d.)^2] \times G/d^2,$$

ou d = dernière mesure du diamètre en cm,
$i.d.$ = accroissement courant annuel du diamètre en cm/an,
G = évaluation de la surface terrière dans la station de l'arbre étudié, en m²/ha.

Wycherley (1965) a préféré utiliser une vitesse relative d'accroissement de la circonférence, calculée d'après la formule :

$$\frac{\log_e Gf - \log_e Gi}{t_f - t_i}$$

où G = circonférence, t_f = date finale, t_i = date initiale.

Wycherley avait imaginé cette relation pour évaluer la croissance dans des plantations de *Hevea brasiliensis* en Malaisie, en tenant compte des différentes tailles initiales des arbres. Dans ce cas particulier, il aurait été préférable de se servir de la taille initiale de l'arbre comme une des covariables de l'analyse et probablement de l'augmentation absolue ou relative de la surface terrière pour mesurer la croissance.

Il est regrettable que la plupart des forestiers aient négligé la recherche d'une expression convenable de la croissance. Palmer (1975) en a traité brièvement et a comparé les différentes expressions utilisées.

Il semble que les études plus sérieuses n'aient pas réussi à établir des corrélations entre l'accroissement et d'autres paramètres de l'arbre comme l'avaient fait les travaux plus restreints et moins précis. Travaillant surtout sur des plantations du sud du Nigéria, Lowe (1971) a insisté sur les conséquences d'une hiérarchie tôt établie par la concurrence entre les plants. Dès que celle-ci apparaît, un avantage initial résultant de conditions mésologiques plus favorables, d'un traitement différentiel en pépinière, d'une supériorité génétique ou de tout autre facteur, prend une grande importance. Le travail de Lowe permet de penser que cela se produit plus tôt qu'on ne l'avait supposé auparavant ; il souligne en outre la forte corrélation existant entre l'accroissement de l'arbre et sa taille initiale. Ces résultats concordent avec ceux obtenus à la suite d'études sur des plantules, comme celles résumées par Harper (1961), Sweet et Wareing (1966) et White et Harper (1970).

L'accroissement d'un arbre est également corrélé à divers paramètres du houppier, comme le diamètre de celui-ci, sa forme et sa position par rapport aux voisins, mais il semble qu'il y ait de grandes différences entre des arbres apparemment équivalents. Hummell (dans Dawkins, 1956) avait trouvé des différences variant de 1 à 5 dans des mesures couvrant 10-14 ans. Le Commonwealth Forestry Institute d'Oxford a analysé par ordinateur la forme d'un grand nombre d'arbres d'Afrique et de plusieurs pays tropicaux et les résultats obtenus peuvent varier de 1 à 20 ; cette étude ne comprenait pas les arbres qui ne croissaient pas, mais restaient apparemment en bonne santé pendant des années.

Bien plus, les caractéristiques du houppier évoluent dans le temps et ce processus n'est connu, en gros, que pour quelques espèces. Des Diptérocarpacées jeunes et vigoureuses ont souvent des houppiers étroits et profonds, plutôt coniques, mais ceux-ci s'étalent dès qu'ils atteignent la canopée. Cet étalement ne semble pas produire une réduction de l'accroissement, bien que Brünig (1967) ait fait remarquer qu'un houppier étroit possédait un rapport plus favorable de la surface d'assimilation au volume impliqué dans la respiration.

Conclusions

La croissance d'un arbre donné peut être irrégulière à court et à long terme. La durée de vie naturelle de ces arbres est assez longue pour que des changements climatiques aient une action notable (Dale, 1954). En plus d'autres changements, Mervart (1972) a constaté des indices d'une variation de la vitesse de croissance à l'échelle du siècle. En Ouganda, Dawkins (1963) a remarqué que, pour l'accroissement de diamètre, des fluctuations annuelles de l'ordre de 1 à 2 étaient courantes, même sur des plantations entières, mais que sur une période de 4 à 5 ans les moyennes étaient plus constantes. Les travaux conduits ensuite par cet auteur à Oxford montrent que, même pour l'Ouganda, une telle conclusion n'est pas tout à fait vraie et que, sous les climats moins contrastés, les vitesses de croissance étaient assez peu stables. Ces résultats ne ressortent pas clairement des travaux des forestiers qui sont souvent tenus de fournir une seule valeur de rotation applicable à toutes les stations et à toutes les espèces, quel que soit le pays. Mervart (1969) a fait remarquer à quel point les valeurs moyennes étaient peu satisfaisantes ; certains forestiers (Nicholson, 1965) l'ont reconnu alors que d'autres ont affirmé que dans le cas d'une ressource naturelle très variable, on peut avoir largement confiance dans de telles moyennes prévisionnelles (Fox, 1973). Examinée de façon plus critique, cette dernière opinion ne peut que rendre plus obscure une situation déjà complexe

et il n'est pas concevable que des mesures simplistes et des explications embrouillées puissent avoir la moindre valeur scientifique. Il faut mettre au point des techniques permettant de manipuler ces relations complexes, en vue d'établir des modèles, de faire des études de simulation et des prévisions. Cela exige un gros effort, car même l'importante étude effectuée à El Verde, Porto Rico (Odum et Pigeon, 1970) n'a fait qu'effleurer le problème.

Les recommandations concernant les recherches ultérieures sont fonction des objectifs. Les forestiers ont grandement besoin de modèles analytiques et prévisionnels de la croissance des peuplements arborés. Les travaux de Dawkins (1963) et de Lowe (1971), en particulier, montrent ce qu'on peut attendre d'études portant sur des individus; ceux de Mervart (1972) et du Commonwealth Forestry Institute indiquent la voie à suivre pour étudier globalement des peuplements. Ces études sont dans une très large mesure empiriques. Il est clair que des études sur les plantules dans la ligne de celles amorcées au Ghana par Longman et Jeník (1974) sont nécessaires, en insistant sur les effets de la concurrence mis en évidence par les chercheurs travaillant en zone tempérée. Il sera très difficile d'élaborer des modèles de croissance de forêts tropicales à partir d'analyses portant sur des espèces. Mais les études autécologiques peuvent être très utiles lorsqu'une espèce constitue une part importante du peuplement, ainsi que l'ont montré les travaux de Burgess (1968, 1969, 1972) sur *Shorea curtisii* dans le cas de la forêt malaise de colline à Dipterocarpacées.

Font surtout défaut aux forestiers les enregistrements de croissance d'arbres sur 20 ans et plus. Il est regrettable qu'on porte encore si peu d'intérêt à établir et à analyser des parcelles expérimentales pour l'étude de la croissance. Par exemple, les parcelles créées par Fox (1970) ont été plus souvent mesurées qu'analysées. Il est tout aussi regrettable de ne pas protéger les anciennes parcelles, qui ont été parfois coupées alors qu'elles fournissaient des données de grande valeur. Il ne suffit pas de suivre simplement la croissance par des mesures au sein de peuplements se développant naturellement. Il est nécessaire de bien déterminer, de mettre en place et d'analyser des parcelles expérimentales, car une grande partie des efforts antérieurs a été investie dans des expériences dont les résultats ne peuvent être analysés statistiquement.

La forêt tropicale est le type de végétation le plus complexe et l'un des écosystèmes les plus complexes. Il est donc vraisemblable que des efforts interdisciplinaires conjugués donneront des résultats intéressants, comme l'a montré l'étude faite à El Verde, au lieu de la position traditionnelle consistant à faire des recherches sylvicoles au sein d'un service forestier.

Résumé et conclusions

Les thèmes abordés dans ce chapitre sont fondamentaux pour comprendre les conséquences des changements provoqués par l'homme dans les terres forestières tropicales d'Afrique ; ces changements sont décrits dans le chapitre 9.

Dans les forêts tropicales complexes, les possibilités de spécialisation par niche écologique sont immenses. Dans ce type de communauté, le milieu varie dans l'espace et dans le temps. Certaines de ces variations peuvent être au moins partiellement déterminées et dépendent, par exemple, du caractère spécifique de la végétation existante ou préexistante en un point donné. Les propriétés physiques et chimiques du sol d'une station donnée peuvent être ainsi déterminées. De même, la variation spatiale de facteurs physiques comme l'éclairement sous une canopée complète peut être en partie fonction de la variation floristique de la canopée. L'existence des variations induites par le milieu vivant sur la disponibilité des ressources offre des possibilités presque illimitées pour des spécialisations biologiques. Certains écologistes ont par conséquent émis des hypothèses sur la compatibilité ou même l'interdépendance entre espèces dans un tel système (Webb, 1968). Mais les variations temporelles les plus grandes et probablement les plus significatives des facteurs mésologiques ne sont pas déterminées dans l'espace et dépendent de l'apparition largement aléatoire de clairières dans la canopée. Les chances de régénération varient donc dans le temps et dans l'espace et il est en grande partie impossible de prévoir l'état du milieu des stations, ce qui met l'accent sur les interactions dues à la concurrence. En théorie, la coexistence des espèces ne s'explique pas seulement par des variations dans les facultés d'adaptation à un milieu donné et par des modes de concurrence différents (grandes graines ou petites graines, croissance rapide ou lente, sciaphilie ou héliophilie, etc.), mais aussi parce qu'elles évitent, au hasard du temps et de l'espace, d'utiliser leurs possibilités de régénération.

Hopkins (1970) soutient alors que quatre conditions biologiques sont essentielles pour éviter que plusieurs espèces occupent un même emplacement. Les espèces doivent premièrement posséder des époques de floraison et de fructification, régulières ou occasionnelles, qui ne coïncident pas. En second lieu, les graines doivent avoir une longévité limitée. Troisièmement, il devrait y avoir une période climatique où l'installation des plantules et la croissance ne soient pas inhibées. Enfin, la production de semences devrait rester suffisante malgré la concurrence.

Bien que beaucoup d'espèces répondent à ces conditions dans le stade évolué, les deux premières ne sont probablement pas caractéristiques des espèces des phases d'ouverture et de reconstitution. La diversité floristique de la pluviisylve semble toutefois se maintenir, en partie par la spécialisation de l'éventail écologique et des caractéristiques biologiques des espèces; en partie, aussi, par les hasards de l'installation et donc de la régénération ainsi que de l'interchangeabilité des espèces possédant des époques de floraison irrégulières et des graines à courte durée de vie.

On sait bien que ces mécanismes de sécurité peuvent faire défaut; les successions secondaires peuvent être déviées et certaines espèces peuvent acquérir une prédominance dans des conditions particulières (Richards, 1952). Quatre conclusions pratiques découlent des connaissances actuelles.

1. L'équilibre dynamique qui maintient la diversité spécifique avec des populations de faible densité dans le stade évolué de la pluviisylve est très facile à détruire et difficile à reconstituer à cause : *a*) de la dissémination en grande partie inefficace des diaspores et donc des faibles vitesses de reconstitution; *b*) des conditions spéciales nécessaires au succès de la germination et de l'installation; *c*) des effets plus ou moins irréversibles (sur les sols bien drainés) de la destruction de la forêt et de l'élimination de l'humus, où se trouvent les éléments nutritifs, la microflore, la micro- et la macrofaune. Voir Gómez-Pompa *et al.* (1972) et May (1973, 1975).

2. On admet souvent qu'une forêt naturelle en équilibre produira de façon soutenue une biomasse maximale dans un milieu donné. On a cependant la preuve que la sélection naturelle finit par favoriser les seules espèces qui, grâce à leur puissante stature et à la densité de leur houppier, peuvent éliminer leurs concurrents et n'autorisent alors la survie que des espèces sciaphiles (Horn, 1972) qui ne sont pas nécessairement les plus productives. Sur les sols pauvres et très bien drainés, des contraintes hydriques intermittentes, même en zone tropicale hyperhumide, empêchent le développement d'un peuplement à canopée haute, d'une seule strate et caractérisée par une forte intensité de transpiration. Elle est alors remplacée par une canopée formée de petites feuilles brillantes et inclinées de façon que l'ensemble ait un grand pouvoir de réflexion. Dans ce cas, la contrainte hydrique devient le facteur essentiel de la sélection naturelle, mais la structure de la canopée ainsi obtenue favorise un éclairement plus important, comme à la suite d'un phénomène aléatoire. Par suite, le sous-bois à plusieurs strates possède un indice de surface foliaire élevé, ainsi que des vitesses d'accroissement de volume (et probablement de biomasse et de mortalité) telles que l'accroissement total brut du volume de forêts poussant sur des sols pauvres peut égaler celui obtenu dans des stations aux sols de régime thermique tempéré. En général, la forêt évoluée poussant dans des conditions intermédiaires n'est pas seulement la plus variée quant à sa composition floristique et à sa structure, mais elle présente aussi l'accroissement de volume brut le plus important.

3. Si la forêt évoluée est coupée à blanc ou de façon sélective, les ressources du sol en eau et en éléments nutritifs permettent une croissance rapide et soutenue des espèces de la phase d'ouverture qui ne sont adaptées qu'à des sols fertiles. Dans d'autres stations, les éléments nutritifs sont surtout stockés dans la végétation; ils deviennent limitants et la succession se trouve retardée; elle peut être déviée vers un état régressif semi-permanent sur un sol encore plus appauvri. Sans apport d'engrais, la répétition des coupes sur des sols fertiles conduira aussi à un appauvrissement.

4. Pour la production de bois, on sélectionnera les espèces de la phase d'ouverture et peut-être aussi les essences héliophiles à croissance rapide du stade évolué. *Albizia falcataria*, espèce pionnière tardive dans les Moluques, sert aux Philippines comme bois d'œuvre et pour la fabrication de pâte à papier; cette espèce atteint 20 m de hauteur en 2 ans et les plantations sont coupées tous les 8 ans dans le cas des petites exploitations. Certains des peuplements les plus intéressants exploités en zone tropicale humide, comme ceux à *Terminalia superba* du Mayombé en Afrique et à *Tectona grandis* en Extrême-Orient, proviennent de successions après l'abandon des terres soumises à l'essartage.

Le forestier doit en outre disputer les terrains fertiles à l'agriculteur. Les sols secs et pauvres ne pourraient jamais supporter des coupes forestières périodiques, mais conviendraient à la production de fruits, de latex, d'huiles ou de composés à usage pharmaceutique. Le stade évolué qui correspond à 90 % de la surface des pluviisylves n'a pas sa place dans une forêt aménagée pour la production de bois. Il a cependant un rôle capital dans la mise en valeur des ressources naturelles :

Dans l'aménagement des bassins versants, sa structure à plusieurs strates protège le plus efficacement le sol contre l'érosion; son lacis de racines et son microclimat permettent de retenir des réserves en eau maximales et amortissent les effets des inondations locales; dans les régions de collines, la structure particulière de la canopée de la forêt évoluée lui permet de recueillir l'eau des nuages qui passent et d'alimenter des cours d'eau permanents dans les plaines voisines à climat contrasté (Mueller-Dombois, 1972); à cet égard, les autres types de végétation sont bien moins efficaces;

Les réserves génétiques y sont les plus importantes, non seulement pour l'amélioration des essences productrices de bois, mais aussi pour la création et l'amélioration des espèces productrices d'huiles comestibles, de fruits, de substances pharmaceutiques ou chimiques, et également pour faire face aux changements caractérisant un monde en constante évolution ainsi que les marchés nationaux;

Pour juger de la capacité de production à long terme des écosystèmes modifiés par l'homme, la forêt évoluée peut servir de terme de référence et permettre de tirer des leçons après les échecs souvent inévitables.

Forêts des climats tropicaux contrastés

Bien que les forêts sempervirentes des climats tropicaux contrastés soient lentes à régénérer et subissent, du fait des activités humaines, des déviations au cours de leur évolution, il est en gros exact que les forêts poussant sur des sols plus fertiles ont, après une atteinte, un pouvoir de régénération supérieur à celui observé en zone hyperhumide, et cela pour les raisons suivantes :

Régénération par rejets, comme chez *Shorea robusta* et *Tectona grandis* en Inde;

Dissémination plus efficace des graines;

Dormance des graines;

Exigences moins contraignantes de la germination;

Plus grande proportion d'éléments nutritifs dans le sol;

Plus grande proportion d'éléments nutritifs retournant tous les ans au sol.

Tous ces facteurs sont plus déterminants quand augmentent la longueur de la saison sèche et l'irrégularité des pluies.

Ces propriétés sont bien connues des pasteurs et des agriculteurs traditionnels qui exploitent ces écosystèmes.

Les recherches nécessaires et les priorités

Méthodes

L'étude de nombreux aspects de l'évolution des forêts tropicales est techniquement simple et peu coûteuse, mais très peu de travaux ont été effectués de façon méthodique sur une échelle assez grande et sur une période suffisante. Il faut pour cela des zones adéquates de forêts naturelle intacte et des chercheurs enthousiastes acceptant de passer de longues périodes sur le terrain et de poursuivre leurs études pendant plusieurs années. Les critères de choix de ces zones sont nombreux et variés et leurs fondements scientifiques restent à établir. En général, on considère que des zones inférieures à 1 000 ha ne conviennent pas et qu'il faut atteindre 2 000 ha, entourés d'une zone tampon de superficie comparable, exploitée à des fins commerciales. Dans beaucoup d'études préconisées ici, on pourra utiliser les mêmes parcelles et populations servant d'échantillons (voir également le chapitre 21).

Recherches recommandées

Les thèmes de recherche sont cités en premier lieu, puis leur relation avec les aspects d'aménagement et d'exploitation est signalée.

Synécologie

1. Analyse des modalités et des processus dans les différents types de forêts. Tous les individus doivent être mesurés chaque année sur des périodes d'au moins 5 ans. Le plan des études doit être élaboré de façon à donner lieu à des mesures continues.

a) Études des vitesses des changements cycliques :
Mesure périodique de l'accroissement de la circonférence et de la hauteur de tous les individus appartenant à des échantillons représentatifs comprenant plusieurs centaines d'arbres numérotés et cartographiés;
Évaluation périodique des nouvelles vagues de plantules et de la mortalité dans des échantillons du même type;
Relevé continu des variations du feuillage, de la floraison et de la fructification de tous les individus répertoriés (voir ci-dessous le point 4).

b) Études de changements univoques :
Récolte de données à partir du sol et du couvert végétal sur l'augmentation du lessivage, de la nitrification, de l'accumulation des cations, etc.

c) Études de l'évolution du sous-bois en fonction de la structure de la canopée, à la fois dans des forêts naturelles et dans des parcelles soumises à des traitements expérimentaux :
Mise au point de méthodes rapides pour caractériser les conditions d'éclairement;
Influence de la structure de la canopée sur la composition et l'évolution du sous-bois, et sur sa propre régénération;
Effets de la taille des clairières sur la succession, avec et sans grattage du sol;
Effets de la taille des clairières sur les sols;
Analyse du déterminisme dans la succession : dormance des graines, germination, concurrence des plantules, etc. (voir ci-dessous les points 6 et 7);
Répartition dans l'espace et dans le temps des ouvertures dans la canopée.

2. Évolution dans le sol. L'analyse des variations au niveau des systèmes radicaux est techniquement difficile, mais on devrait essayer de mettre en place, par exemple, des coupes de sol ayant une face limitée par une vitre et recouvertes entre les observations, parallèlement aux techniques d'échantillonnage destructrices :

a) Modifications au niveau des systèmes radicaux;

b) Interactions au niveau de la rhizosphère;

c) Développement des racines au cours des phases d'ouverture et de reconstitution;

d) Restauration des cycles biogéochimiques après une catastrophe naturelle.

3. Variations spatiales de l'évolution :

a) Variations dans les forêts en fonction du sol;

b) Variations en fonction du climat;

c) Variations en fonction de l'altitude; en particulier, orientation de l'évolution des vitesses moyennes de croissance chez toutes les espèces des forêts mélangées.

Autécologie

4. Observations phénologiques sur les individus recensés dans les échantillons de populations pendant au moins 5 ans :

a) Périodes et fréquence des modifications du feuillage, de la floraison et de la fructification; observation de leur synchronisme;

b) Marquage des feuilles pour calculer leur durée de vie;

c) Marquage des inflorescences pour déterminer les taux de mortalité et les causes de celle-ci dans le cas des fleurs et des fruits;

d) Études physiologiques de l'étiologie des modifications phénologiques.

5. Biologie de la reproduction :

a) Études des mécanismes floraux favorisant l'allogamie, par exemple le caractère dioïque et ses variations au sein des populations;

b) Études de la pollinisation et des organismes pollinisateurs;

c) Études des variations génétiques au sein des populations;

d) Études de l'embryogenèse, en rapport avec les modes de reproduction.

6. Biologie de la fructification :

a) Chorologie;

b) Prédation et mortalité avant et après dissémination; écologie de la prédation; relations prédateurs-proies;

c) Dormance des graines dans la forêt et hors de celle-ci;

d) Physiologie de la germination.

7. Écologie des plantules :

a) Études de la mortalité sélective avec des individus issus de populations naturelles, appartenant à des stades évolué et d'ouverture;

b) Physiologie comparée des plantules et des jeunes plants d'espèces sélectionnées; en particulier, absorption et émission de l'eau, photosynthèse et respiration, cycles biogéochimiques et croissance;

c) Études de l'installation des plantules, et surtout de leurs systèmes radicaux.

8. Études de l'allélopathie dans les forêts mélangées.

9. Études comparées d'individus marqués appartenant à des espèces du stade évolué et de la phase d'ouverture, dans des stations et des conditions mésologiques variées, à la fois en forêt naturelle intacte, en forêt soigneusement exploitée et en plantation;

a) Comparaison des vitesses de croissance;

b) Relations entre l'accroissement de circonférence et l'augmentation de hauteur, en fonction de la phénologie;

c) Physiologie comparée;

d) Durée de vie des arbres :
Datations au C_{14} effectuées sur des carottes prélevées à la base des vieux arbres ;
Déduction de l'âge à partir d'études de croissance et de mortalité.

10. Surveillance des changements cycliques au sein des effectifs de populations de plantes et d'animaux et de leurs relations.

11. Écologie des espèces envahissantes, étrangères aux forêts tropicales.

Collecte et diffusion des données

Il est essentiel que les chercheurs travaillant dans des régions différentes puissent collaborer et communiquer entre eux. De nombreux travaux fragmentaires ont déjà été effectués et leurs résultats, consignés dans des rapports anciens, ne sont pas à la disposition des chercheurs; il est nécessaire de les exhumer et de les diffuser.

Application des recherches

(Les nombres se rapportent aux paragraphes numérotés ci-dessus à propos des thèmes de recherche recommandés.)

Sylviculture (voir également le chapitre 9).

Pour permettre l'analyse et la prévision de la croissance des peuplements :
1*a*, 1*c*, 2*a*, 2*b*, 3*a-c*, 7*a-c*, 9*a-c*, 11.
Pour limiter au maximum les pertes d'éléments nutritifs :
1*b*, 1*c*, 2*a-d*, 3*a-c*, 4*b*.
Pour intensifier au maximum la phase de croissance rapide :
1*a*, 1*c*, 2*a*, 2*c*, 3*a-c*, 4*b*, 7*a-b*, 9*a-c*.
Pour assurer à tout moment une régénération satisfaisante :
1*a*, 1*c*, 3*a-c*, 4*a*, 4*c*, 4*d*, 5*b*, 6*a-d*, 7*a-c*, 8, 10, 11.
Pour limiter les attaques des ravageurs :
6*a-c*, 8, 10, 11.

Exploitation des ressources génétiques

Problèmes de détermination des conditions d'installation et de croissance :
1*a*, 2*a*, 2*c*, 3*a-c*, 6*a-d*, 7*a-c*, 8.
Connaissance des systèmes génétiques permettant d'améliorer les peuplements :
1*a*, 3*a-c*, 4*a*, 4*c*, 4*d*, 5*a-d*, 10.

Aménagement et conservation (voir également le chapitre 21)

Détermination de la taille minimale des populations pour assurer leur conservation permanente :
1*c*, 3*a-c*, 4*a*, 4*c*, 5*a-d*, 6*a-d*, 7*a*, 8, 9*d*, 10.
Préservation de la stabilité du milieu (voir le chapitre 9) :
1*b*, 1*c*, 2*b*, 2*d*, 3*a-c*, 5*b*, 6*b*, 8, 9*b*, 9*d*, 10, 11.

Bibliographie

Références générales importantes

ADJANOHOUN, E. *Végétation des savanes et des rochers découverts en Côte-d'Ivoire centrale.* Mém. ORSTOM, n° 7, 1964, 178 p.

ASHTON, P. S. Speciation among tropical forest trees: some deductions in the light of recent evidence. *Biol. J. Linn. Soc.*, 1, 1969, p. 155–196.

——. *Report on research undertaken during the years 1963–1967 on the ecology of mixed dipterocarp forests in Sarawak.* Unpub. ms. for Sarawak Government.

AUBRÉVILLE, A. La forêt coloniale : les forêts de l'Afrique occidentale française. *Ann. Acad. Scl. Colon.* (Paris), 9, 1938, p. 1–245.

——, La destruction des forêts et des sols en pays tropical. *Adansonia*, 2e sér., 11 (1), 1971, p. 5-39.

BAKER, H. G. Evolution in the tropics. *Biotropica*, 2, 1970, p. 101–111.

BAWA, K. S. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. *Evolution*, 28, 1974, p. 85–92.

BEARD, J. S. *The natural vegetation of Trinidad.* Oxford Forestry Memoirs, 20, 1946, 152 p.

BONARDI, D. *Contribution à l'étude botanique des inselbergs de la Côte-d'Ivoire forestière.* Dipl. Et. Sup., Univ. Abidjan, 1966, 81 p., document multigraphié.

BROWN, W. H.; MATTHEWS, D. M. Philippines dipterocarp forests. *Philip. J. Sci.*, 9, A, 1914, p. 413–561.

BRYNDUM, D.; HEDEGART, T. Pollination of teak (*Tectona grandis* L.). *Silv. Genet.*, 18, 1969, 57 p.

BURLEY, J. ; NICKLES, D. G. *Selection and breeding to improve some tropical conifers.* 2 vol. Oxford, Commonwealth Forestry Institute, 1973.

CATINOT, R. Sylviculture tropicale en forêt dense africaine. *Bois et Forêts des Tropiques* (Nogent-sur-Marne), 1965, 100, p. 5–18; 101, p. 3–16; 102, p. 3–16; 103, p. 3–16; 104, p. 17–30.

——. Premières réflexions sur une possibilité d'explication physiologique des rythmes annuels d'accroissement chez les arbres de la forêt tropicale africaine. *Bois et Forêts des Tropiques*, 131, 1970, p. 3–36.

CHAMPION, H. G.; SETH, S. K. *General sylviculture for India.* Delhi, Manager of Publications, 1968, 511 p.

CONNELL, J. H. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: *Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Numbers Popul.* (Oosterbeek, 1970), p. 298–312.

DAUBENMIRE, R. F. *Plants and environment: a textbook of plant autecology.* 3rd ed. New York, Wiley, 1974, 422 p.

DAWKINS, H. C. *The management of natural tropical high forest with special reference to Uganda.* Oxford Imperial Forestry Institute, paper no. 34, 1958, 155 p.

——. The volume increment of natural tropical high forest and limitations on its improvement. *Empire For. Rev.*, 38, 1959, p. 175–180.

DE LA MENSBRUGE, C. *La germination et les plantules des essences arborées de la forêt dense humide de la Côte d'Ivoire.* Nogent-sur-Marne, Centre technique forestier tropical (CTFT), 1966, 389 p.

DEVINEAU, J. L. *Étude quantitative des forêts-galeries de Lamto (moyenne Côte-d'Ivoire).* Thèse 3e cycle, Paris, 1975, 190 p.

DOBBEN, W. H. van; LOWE-MCCONNELL, R. H. (eds.). *Unifying concepts in ecology.* Report of the plenary sessions of the first international congress of ecology (The Hague, September 8–14, 1974). The Hague, W. Junk B.V. Publishers; Wageningen, Centre for agricultural publishing and documentation, 1975, 302 p.
Chapters on 'Flow of energy and matter between trophic levels'; 'Comparative productivity in ecosystems'; 'Diversity, stability and maturity in natural ecosystems'; 'Diversity, stability and maturity in ecosystems influenced by human activities'; 'Strategies for management of natural and man-made ecosystems'.

FAEGRI, K.; PILJ, L. van der. In: *The principles of pollination ecology*, p. 1–29. Oxford, Pergamon Press, 1971, 248 p.

FAO. *Tree seed notes.* Rome, FAO, 1955, 354 p.

GÓMEZ-POMPA, A.; VÁZQUEZ-YANES, C.; GUEVARA, S. The tropical rain forest: a non-renewable resource. *Science*, 177, 1972, p. 762–765.

GREIG-SMITH, P. Ecological observations on degraded and secondary forest in Trinidad, British West Indies. II. Structure of the communities. *J. Ecol.*, 40, 1952, p. 316–330.

GUILLAUMET, J. L. *Recherches sur la végétation et la flore de la région du bas Cavally (Côte-d'Ivoire).* Mém. ORSTOM, n° 20, 1967, 247 p.

——, ADJANOHOUN, E. *La végétation dans le milieu naturel de Côte-d'Ivoire*, Mém. ORSTOM, n° 50, 1971, p. 157-263.

HALLÉ, F.; OLDEMAN, R. A. A. *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux.* Paris, Masson, 1970, 178 p.

HARPER, J. L. The role of predation in vegetational diversity. In: *Brookhaven Symp. Biol.*, 22, 1969, p. 48–62.

HEDEGART, T. Breeding systems, variation and genetic improvement of teak, *Tectona grandis*. In: Burley, J.; Styles, B. T. (eds.). *Tropical trees: variation, breeding and conservation* (Proceedings of an international symposium, Oxford, April 1975; Linnean Society Symposium Series no. 2). London, New York, Academic Press, 1976, 244 p.

HOLMES, C. H. Flowering and fruiting of forest trees of Ceylon. *Indian Forester*, 68, 1942, p. 411–420, 488–499, 580–585.

HOPKINS, B. Vegetation of the Olokemeji Forest Reserve, Nigeria. VI. The plants on the forest site with special reference to their seasonal growth. *J. Ecol.*, 58, 1970, p. 765–793. VII. The plants of the savanna with special reference to their seasonal growth. *J. Ecol.*, 58, 1970, p. 795–823.

JANZEN, D. H. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*, 104, 1970, p. 501–528.

JOHANSSON, D. *Ecology of vascular epiphytes in west African rain forest.* Uppsala, Svenska Växtgeografiska Sällskapet, 1974, 129 p.

JONES, E. W. Some aspects of natural regeneration in the Benin rain forests. *Empire For. Rev.*, 29, 1950, p. 108–124.

——. Ecological studies in the rain forest of Southern Nigeria. IV. Part 1. *J. Ecol.*, 43, 1955, p. 564–594. Part 2. *J. Ecol.*, 44, 1956, p. 83–117.

KELLMAN, M. C. *Secondary plant succession in tropical montane Mindanao.* Canberra, Australian National University, Dept. Biogeogr. Geomorph., Publ. BG/2, 1970, 174 p.

KOECHLIN, J. *La végétation des savanes du Sud de la République du Congo.* Mém. ORSTOM, 10, 1961, 310 p.

KORIBA, K. On the periodicity of tree growth in the tropics with reference to the mode of branching, the leaf-fall and the formation of the resting bud. *Gard. Bull. Sing.*, 17, 1958, p. 11–81.

LAMB, A. F. A. *Fast growing timber trees of the lowland tropics.* 1. *Gmelina arborea*, 1968; 2. *Cedrela odorata*, 1968; 5. (with O. O. Ntimbo): *Terminalia ivorensis*, 1970; 6. *Pinus caribaea*, 1973. Oxford, Commonwealth Forestry Institute.

LENEUF, N. ; OCHS, R. Sols podzoliques en basse Côte-d'Ivoire. *Trans. 6th Int. Cong. Soil Sci.*, E, 1956, p. 529-532.

LONGMAN, K. A.; JENÍK, J. *Tropical forest and its environment.* London, Longman, 1974.

MAY, R. M. *Complexity and stability in model ecosystems.* Princeton, 1973.

MEDWAY, Lord. Phenology of a tropical rain forest in Malaya. *Biol. J. Linn. Soc.*, 4, 1972, p. 117–146.

MIÈGE, J. Les savanes et les forêts claires de Côte-d'Ivoire. *Études éburnéennes*, Abidjan, 7, 1955, p. 25-50.

MORAT, Ph. *Les savanes du Sud-Ouest de Madagascar.* Mém. ORSTOM, 68, 1973, 235 p.

POORE, M. E. D. Integration in the plant community. *J. Ecol.*, 52 (suppl.), 1964, p. 213–226.

PURSEGLOVE, J. W. *Tropical crops.* 2 vol. Longman, 1968, 719 p.

RICHARDS, P. W. *The tropical rain forest: an ecological study.* Cambridge Univ. Press, 1952, 450 p., 4th reprint with corrections, 1972.

RICHARDS, P. W. Ecological notes on west africain vegetation. 1. The plant communities of the Idanre Hills, Nigeria. *Journ. of Ecol.*, 45 (2), 1957, p. 563-577.

RIDLEY, H. N. *The dispersal of plants throughout the world.* London, Reeve, 1930, 744 p.

SCHNELL, R. Contribution à une étude phytosociologique et phytogéographique de l'Afrique occidentale : les groupements et les unités géobotaniques de la région guinéenne. *Mém. IFAN*, 18, 1952, p. 41-236.

——, *Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. Les problèmes généraux*. Vol. II, Paris, Gauthier-Villars, 1971, 951 p.

SCHULZ, J. P. Ecological studies on rain forest in Northern Suriname. *Verhand. Kon. Ned. Akad. Wetensch. Afd. Natuurk.*, ser. 2, 53, 1960, 267 p. Amsterdam, Eedenfonds.

STEENIS, C. G. G. J. Van. Rejuvenation as a factor for judging the status of vegetation types: the biological nomad theory. In: *Study of tropical vegetation. Proceedings of the Kandy Symposium*, p. 212–218. Paris, Unesco, 1958, 226 p.

STERN, K.; ROCHE, L. *The genetics of forest ecosystems*. Berlin and New York, Springer Verlag, 1974, 330 p.

STYLES, B. T. Flower biology of the Meliaceae and its bearing on tree breeding. *Silv. Genet.*, vol. 21, no. 5, 1972.

TAYLOR, C. J. La régénération de la forêt tropicale dense dans l'Ouest africain. *Bois et Forêts des Tropiques*, 37, 1954, p. 19–26.

——, *Synecology and silviculture in Ghana*. Edinburgh, Nelson, and Univ. College of Ghana, 1960, 417 p.

TROCHAIN, J. L. *Ecologie végétale de la zone intertropicale non désertique*. Univ. Paul Sabatier, Toulouse, 1980.

TROUP, R. S. *The silviculture of Indian trees*. 3 vol. London, Oxford University Press, 1921, 1 195 p.

VIDAL, J. E. Types biologiques dans la végétation forestière du Laos. *Bull. Soc. Bot. France, Mémoires*, 1966, p. 197–203.

VIGNAL, P. La disparition de la forêt malgache des Hauts Plateaux. *Rev. Bois et forêts des tropiques*, 49, 1956, p. 3-8.

WEBB, L. J. Cyclones as an ecological factor in tropical lowland rain forest, North Queensland. *Aust. J. Bot.*, 6, 1958, p. 220–228.

——; TRACEY, J. G.; WILLIAMS, W. T. Regeneration and pattern in the sub-tropical rain forest. *J. Ecol.*, 60, 1972, p. 675–695.

WHITMORE, T. C. *Change with time and the role of cyclones in tropical rain forest on Kolombangara, Solomon Islands*. Oxford, Commonwealth Forestry Institute, paper no. 46, 1974, 92 p.

——. *Tropical rain forests of the Far East*. Oxford, Clarendon Press, 1975, 278 p., 550 références.

WYATT-SMITH, J. *Manual of Malayan silviculture for inland forests*. Kuala Lumpur, Malayan Forestry Rec., 23, 1963, 400 p.

WYCHERLEY, P. R. The phenology of plants in the humid tropics. *Micronesica*, 9, 1973, p. 75–96.

Autres références générales

ALEXANDRE, D. *Régénération et implantation des arbres forestiers en Basse Côte d'Ivoire*. Abidjan, ORSTOM, 1972, 29 p. multigr.

ALVIM, P. de T. Tree growth periodicity in tropical climates. In: Zimmermann, M. H. (ed.), *Formation of wood in forest trees*, p. 479–495. New York, 1964.

ANDERSON, J. A. R. *The ecology and forest types of the peat swamp forests of Sarawak and Brunei in relation to their silviculture*. Univ. of Edinburgh, Ph. D. thesis, 1961, 191 p. multigr.

ANON. *Proceedings of All India Sal Study Tour and Symposium*. Dehra Dun, Forestry Research Institute, 1953.

——, *Proceedings of All India Teak Study Tour and Symposium*. Dehra Dun, Forestry Research Institute, 1958, 196 p.

——. *Proceedings seminar-cum-workshop on genetic improvement of forest tree seeds in India*. Dehra Dun, Forestry Research Institute, 1970.

ASHTON, P. S. *Ecological studies in the mixed dipterocarp forests of Brunei State*. Oxford Forestry Memoirs, 25, 1964, 110 p.

——, The biological significance of complexity in lowland tropical rain forest. *J. Ind. Bot. Soc.*, 50 A, 1972, p. 530–537.

——, An approach to the study of breeding systems, population structure and taxonomy of tropical trees. In: Burley, J.; Styles, B. T. (eds.). *Tropical trees: variation, breeding and conservation* (Proceedings of an international symposium, Oxford, April 1975; Linnean Society Symposium Series no. 2). London, New York, Academic Press, 1976, 244 p.

——, Dipterocarpaceae. In : Steenis, C. G. G. J. Van (ed.). *Flora Malesiana*. Sous presse.

AUBRÉVILLE, A. Les forêts réservées en Côte d'Ivoire et leur enrichissement. *Rev. Bot. Appl.*, 10, 1930, p. 111–119.

——, La forêt de la Côte d'Ivoire. *Bull. Comité d'études historiques scientifiques de l'AOF*, 15, 1932, p. 205–249.

——, *Flore forestière de la Côte d'Ivoire*, 2e éd., 3 vol. Nogent-sur-Marne, Centre technique forestier tropical (CTFT), 1959, 372 p., 342 p., 334 p.

BAILLIE, I. C. *Further studies on the occurrence of drought in Sarawak*. Sarawak, Forest Dept., 1972, 12 p.

BAUR, G. N. *The ecological basis of rain forest management*. Forestry Commission of New South Wales, Australia, 1961–62, 499 p. Rome, FAO, André Meyer Fellowship Programme Report, 1962, 499 p.

BERNHARD-REVERSAT, F.; HUTTEL, C.; LEMÉE, G. Quelques aspects de la périodicité écologique et de l'activité végétale saisonnière en forêt ombrophile sempervirente de Côte d'Ivoire. In: Golley, P. M.; Golley, F. B. (eds.). *Tropical ecology with an emphasis on organic production*, p. 217–234. Athens, Univ. of Georgia, 1972, 418 p.

BIRAUD, J. Reconstitution naturelle et amélioration des peuplements d'okoumé au Gabon. *Bois et Forêts des Tropiques*, 66, 1959, p. 3–28.

BRINKMANN, W. L. F.; VIEIRA, A. N. The effect of burning on germination of seeds at different soil depths of different tropical tree species. *Turrialba*, vol. 21, no. 1, 1971, p. 77–82.

BRÜNIG, E. F. On the seasonality of droughts in the lowlands of Sarawak (Borneo). *Erdkunde* (Bonn), vol. 23, no. 2, 1969, p. 127-133.

——, Stand structure physiognomy and environmental factors in some lowland forests in Sarawak. *Tropical Ecology*, vol. 11, no. 1, 1970, p. 26–43.

——, On the ecological significance of drought in the equatorial wet evergreen (rain) forest of Sarawak (Borneo). In: Flenley, J. R. (ed.). *The water relations of Malesian forests. Transactions of the first Aberdeen-Hull symposium on Malesian ecology*, p. 66–96. Univ. Hull, Dept. Geography, Misc. scr. no. 11, 1971, 97 p.

——, *Ecological studies in the kerangas forests of Sarawak and Brunei*. Borneo Literature Bureau (Kuching), 1974, 237 p.

BURGESS, P. F. An ecological study of the hill forests of the Malay Peninsula with special reference to the regeneration of tree species of economic importance: an assessment after nine months' preliminary study of the project. *Malayan Forester* (Kuala Lumpur), vol. 31, no. 4, 1968, p. 314–325.

——, Preliminary observations on the autecology of *Shorea curtisii* Dyer ex King in the Malay Peninsula. *Malayan Forester*, vol. 32, no. 4, 1969, p. 438 (abstract only).

——, Studies on the regeneration of the hill forests of the Malay Peninsula: the phenology of dipterocarps. *Malayan Forester*, 35, 1972, p. 103–123.

CAPON, M. Observations sur la phénologie des essences de la forêt de Yangambi. In: *C.R. Sem. Agric. Yangambi* (Publ. INEAC, Bruxelles), 1947, p. 849.

CENTER, T. D.; JOHNSON, C. D. Coevolution of some seed beetles (*Coleoptera: Bruchidae*) and their hosts. *Ecology*, 55, 1974, p. 1096–1103.

COOMBE, D. E. ; HADFIELD, W. An analysis of the growth of *Musanga cecropioides*. *J. Ecol.*, 50, 1962, p. 221-234.

CORNER, E. J. H. The durian theory of the origin of the modern tree. *Ann. Bot.* (N.S.), 13, 1949, p. 367–414.

——, *Wayside trees of Malaya*. 2nd ed. Singapore, 1952, vol. 1, 772 p.; vol. 2, 228 pl.+5 p., 359 fig.

——, The durian theory extended. *Phytomorph.*, 3, 1953, p. 465–476; 4, 1954, p. 263–274.

——, The evolution of tropical forest. In: Huxley, J. S.; Hardy, A. C.; Ford, E. B. (eds.). *Evolution as a process*, p. 34–46. London, Allen and Unwin, 1956.

——, *The life of plants*. London, Weidenfeld and Nicholson, 1964, 315 p.

DALJEET-SINGH, K. Seed pests of some dipterocarps. *Malayan Forester*, 37, 1974, p. 24–36.

DAWKINS, H. C. Rapid detection of aberrant girth increment in tropical trees. *Empire For. Rev.*, 35, 1956, p. 448–454.

——, Crown diameters: their relation to bole diameters in tropical forest trees. *Commonwealth For. Rev.*, vol. 42, no. 4, 1963, p. 318–333.

DE LEEUW, H. A. L. Het boschbedrijf, neer in het bijzonder de boschverjonging op Bangka en Biliton. *Tectona*, 29, 1936, p. 915–928.

DENT, T. V. Some records of extreme longevity of seeds of Indian forest plants. *Indian Forester*, vol. 68, no. 12, 1942.

——, Seed storage with particular reference to the storage of forest plants. *Indian For. Rec.* (*new series*), *Silviculture*, vol. 7, no. 1, 1948.

DOCTERS VAN LEEUWEN, W. M. Krakatau 1883 to 1933. A botany. *Annals Jardin Bot.* (Buitenzorg, Java), 46–47, 1936, p. 1–506.

EGGELING, W. J. Observations on the ecology of the Budongo rain forest, Uganda. *J. Ecol.*, 34, 1947, p. 20–87.

FAO. *Forest genetic resources*. Rome, FAO Forestry occasional papers, 1973, 1975.

FERRI, M. G. *Simposio sobre o cerrado*. Univ. Sao Paulo, vol. 1, 1963, 375 p. ; vol. 3, 1971, 239 p.

FLORENCE, R. G. A comparative study of flowering and seed production in six blackbutt (*Eucalyptus pilularis* Sm.) forest stands. *Aust. For.*, 1964, p. 28–33.

FOX, J. E. D. Dipterocarp seedling behaviour in Sabah. *Malayan Forester*, 36, 1973, p. 205–214.

FRANKIE, G. W. Tropical forest phenology and pollinator plant co-evolution. In: *Co-evolution of animals and plants* (1st Int. Congr. Syst. and Ecol. Biol., Boulder, Colorado), 1973, p. 192–209.

——; BAKER, H. G.; OPLER, P. A. Tropical plant phenology: applications for studies in community ecology. In: Lieth, H. (ed.). *Phenology and seasonality modelling*. Berlin and New York, Springer Verlag, Ecological Studies no. 8, 1974, 444 p.

GARDNER, A.; RIDLEY, W. F. Fires in rain forest. *Aust. J. Sci.*, 23, 1961, p. 226.

GAUCHETTE, J. Essais de prolongation du pouvoir germinatif des graines d'okoumé. In: *Conf. Forest. de Pointe-Noire*, 1958.

GÉRARD, P. *Étude écologique de la forêt dense à Gilbertiodendron dewevrei dans la région de l'Uele*. Publ. INEAC, Sér. sci., n° 87, 1960, 159 p.

GERMAIN, R.; ÉVRARD, C. *Étude écologique et phytosociologique de la forêt à Brachystegia laurentii*. Publ. INEAC, Sér. sci., n° 67, 1956, 105 p.

GILBERT, G. *Observations préliminaires sur la morphologie des plantules forestières au Congo belge*. Publ. INEAC, Sér. sci., n° 17, 1938, 28 p.

GRAY, B. Size, composition and regeneration of *Araucaria* stands in New Guinea. *J. Ecol.*, 63, 1975, p. 273–289.

GREENWOOD, M.; POSNETTE, A. F. The growth flushes of cocoa. *J. Hort. Sci.*, 25, 1969, p. 164–174.

HORN, H. *The adaptive geometry of trees*. Princeton, Monographs in population biology, 3, 1972.

JANZEN, D. H. Allelopathy by myrmecophytes : the ant *Aztecas* an allelopathic agent of *Cecropia*. *Ecology*, 50, 1969, p. 147-153.

——, Seed predation by animals. *Ann. Rev. Ecol. and Syst.*, 2, 1971, p. 465–492.

——, Tropical blackwater rivers, animals and mast fruiting by the Dipterocarpaceae. *Biotropica*, 6, 1974, p. 69–103.

——, Interactions of seeds and their insect predators/parasitoids in a tropical deciduous forest. In: Price, P. W. (ed.). *Evolutionary strategies of parasitic insects and mites*. London, Plenum, 1975.

JONES, N. Records and comments regarding the flowering of *Triplochiton scleroxylon* K. Schun. *Commonwealth For. Rev.*, vol. 53, no. 1, 1974, p. 155.

——, Some biological factors influencing seed setting in *Triplochiton scleroxylon* K. Schum. In: Burley, J.; Styles, B. T. (eds.). *Tropical trees: variation, breeding and conservation* (Proceedings of an international symposium, Oxford, April 1975; Linnean Society Symposium Series no. 2). London, New York, Academic Press, 1976, 244 p.

KEAY, R. W. J. Wind dispersed species in a Nigerian forest. *J. Ecol.*, 45, 1957, p. 471–478.

——, Seeds in forest soils. *Nigeria Forestry Information Bulletin* (*new series*), 4, 1960, p. 1–12.

——, Increment in the Okomu Forest Reserve, Benin. *Nigeria Forestry Information Bulletin* (*new series*), 11, 1961, 33 p.

KENWORTHY, J. B. Water and nutrient cycling in a tropical rain forest. In: Flenley, J. R. (ed.). *The water relations of Malesian forests. Transactions of the first Aberdeen-Hull symposium on Malesian ecology*, p. 49–65. Univ. Hull, Dept. of Geography, Miscellaneous series no. 11, 1971, 97 p.

KOOPMAN, M. J. F.; VERHOEF, L. *Eusideroxylon zwageri* T. & B. het ijzervoet van Borneo en Sumatra. *Tectona*, 31, 1938, p. 381–399.

LEROY-DEVAL, J. Vie et mort des parasoliers (*Musanga cecropioides*). *Bois et Forêts des Tropiques*, 112, 1967, p. 265–274.

LOEKITO; HARDJONO. Survey regenerasi hutan bekas tebangan di Orasbari Utama. *Rimba Indonesia*, 10, 1965, p. 265–274.

LOWE, R. G. The effect of competition on tree growth. In: *2nd Nigeria For. Conf.* (Enugu, 1966), 1968.

MALAISSE, F. Phenology of the Zambezian woodland area, with emphasis on the miombo ecosystem. In: Lieth, H. (ed.). *Phenology and seasonality modelling*, p. 269–286. Berlin and New York, Springer Verlag, Ecological Studies no. 8, 1974, 444 p.

MANDOUX, E. La régénération naturelle dans les forêts remaniées du Mayombe. *Bull. Agric. Congo belge*, 45, 1947, p. 403–421.

MANGENOT, G. Les recherches sur la végétation dans les régions tropicales humides de l'Afrique occidentale. In: *Recherches*

sur la zone tropicale humide. Actes du Colloque de Kandy, p. 115–125. Paris, Unesco, 1958, 226 p.

MAURY, G. Différents types de polyembryonnie chez quelques Diptérocarpacées asiatiques. *Bull. Soc. d'Hist. Nat. Toulouse*, 106, 1970, p. 282-288.

MAY, R. M. *Diversity, stability and maturity in natural ecosystems, with particular reference to the tropical moist forests*. Rome, FAO, 1975, 9 p. multigr.

MCCLURE, H. E. Flowering, fruiting and animals in the canopy of a tropical rain forest. *Malayan Forester*, 29, 1966, p. 182–203.

MUELLER-DOMBOIS, D. Natural vegetation and agricultural development in the hill country of Ceylon. *Loris*, 12, 5, 19, 1972, p. 262–263.

NG, F. S. P. Age at first flowering in dipterocarps. *Malayan Forester*, 29, 1966, p. 290–295.

ODUM, H. T.; PIGEON, R. F. (eds.). *A tropical rain forest. A study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico*. Oak Ridge, Division of Technical Information, U.S. Atomic Energy Commission, 1970, 1 678 p.

OLATOYE, S. T. Seed storage problems in Nigeria. In: *Proc. 9th Brit. Comm. For. Conf.* (New Delhi), 1968.

PHILIP, M. S. The dynamics of seedling populations in a moist semi-deciduous tropical forest in Uganda. In: *Proc. 9th Brit. Comm. For. Conference* (New Delhi), 1968.

POINSIER, J. L. Le parasolier, essence de reboisement pour la forêt secondaire. *Bois et Forêts des Tropiques*, 3, 1947, p. 31–34.

POORE, M. E. D. Studies in Malaysian rain forest. I. The forest on Triassic sediments in Jengka Forest Reserve. *J. Ecol.*, 56, 1968, p. 143–196.

PRÉVOST, M. F. Architecture de quelques Apocynacées ligneuses. In: *Colloque sur la physiologie de l'arbre. Mém. Soc. Bot. Fr.* (Paris), 914, 1966, p. 23–36.

RAKOEN, M. P. Beberapa pendapat mengenai daerah hutan Bangkalis Kampar. *Rimba Indonesia*, 4, 1955, p. 223–248.

RICHARDS, P. W. The secondary succession in the primary rain forest. *Sci. Prog. Lond.*, 43, 1955, p. 45-57.

ROLLET, B. *Inventaire forestier de l'Est Mékong*. Rome, FAO, Report no. 1500, 1962, 184 p.

——, *Études quantitatives d'une forêt dense humide sempervirente de plaine de la Guyane vénézuélienne*. Thèse de doctorat, Faculté des Sciences, Toulouse, 1969, 473 p.+173 p. (annexe).

ROSS, R. Ecological studies on the rain forest of southern Nigeria. III. Secondary succession in the Shasha Forest Reserve. *J. Ecol.*, 42, 1954, p. 259–282.

ROTHE, P. L. Régénération naturelle en forêt tropicale. *Bois et Forêts des Tropiques*, 8, 1948, p. 368.

ROUX, J. Espèces à rameaux végétatifs dimorphes. I. L'appareil aérien de *Notobuxus acuminata* (Gilgs) Hutch. (*Buxaceae, Buxoideae*). *Nat. Monsp. S. Bot.*, 16, 1964–1965, p. 177–193.

——, Sur le comportement des axes aériens chez quelques plantes à rameaux végétatifs polymorphes. Le concept de rameau plagiotrope. *Ann. Sc. Nat. Bot.* (Paris), 12e sér., 9, 1968, p. 109–256.

SCARONNE, F. *Contribution à l'étude des dormances en milieu équatorial (Ouest Cameroun)*. Rapport inédit, 1957, 68 p. multigr.

SMITH, A. M. On the internal temperature of leaves in tropical insolation, with special reference to the effect of their colour on their temperature; also observations on the periodicity of the appearance of young coloured leaves growing in Peradeniya Gardens. *Ann. R. Bot. Gardens Peradeniya*, 4, 1909, p. 229–298.

SOEBIDJA, R. S. Persoalam silvikultur di Sampit. *Rimba Indonesia*, 4, 1955, p. 83–89.

SOEPONO, R.; ARDIWINATA, B. Beberapa segi silvikultur dari perkerjaan mekanisasi dalam hutan *Dipterocarpaceae* di Mentawir (Balikpapan). *Pengumuman Balai Besar Penjelikikan Kehutanan Indonesia*, 58, 1957.

STEENIS, C. G. G. J. Van. Basic principles of rain forest sociology. In: *Study of tropical vegetation. Proceedings of the Kandy Symposium*, p. 159–163. Paris, Unesco, 1958, 226 p.

SYNNOTT, T. J. Seed problems. In: *IUFRO Int. Symp. on seed processing* (Bergen), 1973.

TANG, H. T. Preliminary tests on the storage and collection of some *Shorea* spp. seeds. *Malayan Forester*, 34, 1971, p. 84–98.

——; TAMARI, C. Seed description and storage tests of some dipterocarps. *Malayan Forester*, 36, 1973, p. 38–53.

WADSWORTH, R. M.; LAWTON, J. R. S. The effects of light intensity on the growth of seedlings of some tropical tree species. *J. West African Sci. Ass.*, vol. 13, no. 2, 1968.

WATSON, J. G. *The mangrove swamps of the Malay Peninsula*. Malayan Forestry Rec., 6, 1928, 275 p.

WEBB, L. J. Biological aspects of forest management. *Proc. Ecol. Soc. Aust.*, 3, 1968, p. 91–95.

——; TRACEY, J. G.; HAYDOCK, K. P. A factor toxic to seedlings of the same species associated with living roots of the non-gregarious subtropical rain forest tree *Grevillea robusta*. *J. Appl. Ecol.*, 4, 1967, p. 13–25.

WHITEHEAD, D. R. Wind pollination of angiosperms: evolutionary and environmental considerations. *Evolution*, 23, 1969, p. 28–35.

WILLIAMS, W. T.; LANCE, G. N.; WEBB, L. J.; TRACEY, J. G.; DALE, M. B. Studies in the numerical analysis of complex rain forest communities. III. The analysis of successional data. *J. Ecol.*, 57, 1969, p. 515–535.

——; ——; ——; ——; CONNELL, J. H. Studies in the numerical analysis of complex rain forest communities. IV. A method for the elucidation of small scale forest pattern. *J. Ecol.*, 57, 1969, p. 635–654.

WILSON, D. E.; JANZEN, D. H. Predation of *Scheelea* palm seeds by bruchid beetles: seed density and distance from the parent palm. *Ecology* (Durham), 53, 1972, p. 954 959.

WOOD, G. H. S. The dipterocarp flowering season in North Borneo. *Malayan Forester*, 19, 1956, p. 193–201.

Références sur la croissance des arbres

AMOBI, C. C. Periodicity of wood formation in some trees of lowland rain forest in Nigeria. *Annals of Botany* (London), vol. 37, no. 149, 1973, p. 211–218.

ANON. *British Commonwealth Forest Terminology*. Part 1. Empire Forestry Association (London), 1953, 163 p.

——, *Increment data of forest plantations in Mexico, West Indies and Central and South America*. Second annual report of the Section on Planting, FAO Latin American Forestry Commission, Regional Committee on Forest Research. Compiled at the Tropical Forest Research Centre, USDA Forest Service, Rio Pedras, Puerto Rico, 1960.

ARDIKOSOEMA, R. I.; KAMIL, R. N. *Musqnga cecropioides* as an exotic tree in Indonesia. *Rimba Indonesia*, 4, 1955, p. 10–28.

BLUM, B. M.; SOLOMON, D. S. *The accuracy of mean-growth estimates made with dial-gage dendrometers*. USDA Forest Service, Northeastern Forest Experiment Station Research, Note no. NE-54, 1966, 4 p.

BOALER, S. B. The annual cycle of stem girth increment in trees of *Pterocarpus angolensis* D.C., at Kabungu, Tanganyika. *Commonwealth Forestry Review* (London), vol. 42, no. 3, 1963, p. 232–236.

BORMANN, F. H.; KOZLOWSKI, T. T. Measurement of tree growth with dial-gage and vernier tree ring bands. *Ecology*, 43, 1962, p. 289–294.

BOWER, D. R.; BLOCKER, W. W. Accuracy of bands and tape for measuring diameter increments. *Journal of Forestry*, vol. 64, no. 1, 1966, p. 21–22.

BRADLEY, J. W. A plantation of remarkable growth. *Indian Forester*, 48, 1922, p. 637–640.

BRÜNIG, E. F. On the limits of vegetable productivity in the tropical rain forest and the boreal coniferous forest. *Journal of the Indian Botanical Society*, vol. 46, no. 4, 1967, p. 314–322.

CANNELL, M. G. R.; LAST, F. T. (eds.). *Tree physiology and yield improvement*. London and New York, Academic Press, 1976, 568 p.

COSTER, C. Zur Anatomie und Physiologie der Zuwachszonen und Jahresringbildung in den Tropen. *Annals Jardin Bot.* (Buitenzorg, Java), 37, 1927, p. 49–160.

——, Wortelstudien in de Tropen. I. De jeugdontwikkeling van het wortelstelsel van een zeventigal boomen en groenbemesters. *Tectona* (Buitenzorg), 25, 1932, p. 828–872.

DALE, I. R. Forest spread and climatic change in Uganda during the Christian era. *Empire Forestry Review* (London), vol. 33, no. 1, 1954, p. 23–29.

DAVIS, R. B. Seasonal differences in internodal lengths in *Cecropia* trees; a suggested method for measurement of past growth in height. *Turrialba* (Costa Rica), vol. 20, no. 1, 1970, p. 100–104.

DAWKINS, H. C. *Interim results from research plots—Mpanga RP 13—measurement accuracy*. Forest Department, Uganda, Technical Note no. 8/56, 1956, 1 p.

——, *The productivity of tropical high forest trees and their reaction to controllable environment*. Univ. of Oxford, Ph. D. thesis, 1963, 5+4+111 p. multigr.

DOBBS, R. C. An electrical device for recording small fluctuations and accumulated increment of tree stem circumference. *Forestry Chronicle*, 45, 1969, p. 187–189.

FOX, J. E. D. Yield plots in regenerating forest. *Malayan Forester*, vol. 33, no. 1, 1970, p. 7–41.

FRITTS, H. C. *Tree rings and climate*. London and New York, Academic Press, 1977, 562 p.

GEISSLER, H. Instruments for measuring the seasonal course of diameter increment in forest trees. *Wiss. Z. Tech. University of Dresden* (GDR), vol. 19, no. 6, 1970, p. 1589–1596.

GEVORKIANTZ, S. R.; DUERR, W. A. *Methods of predicting growth of forest stands in the forest survey of the Lake States*. USDA Forest Service, Lake States Forest Experiment Station, Economic Note no. 9, 1938, 59 p.

HALL, R. C. A vernier tree-growth band. *Journal of Forestry*, 42, 1944, p. 742–743.

HARPER, J. L. Approaches to the study of plant competition. In: Milthorpe, F. L. (ed.). *Mechanisms of biological competition*, p. 1–39. Symposium Society of Experimental Biology, no. 15, 1961.

HARRIS, J. M. The use of beta rays to examine wood density of tropical pines grown in Malaya. In: Burley, J.; Nickles, D. G. (eds.). *Selection and breeding to improve some tropical conifers*, p. 86–94. Symposium of IUFRO section 22 working group on breeding tropical and subtropical species (Gainesville, Florida, USA, 1971). Oxford, Commonwealth Forestry Institute, vol. 2, 1973.

HOPKINS, E. R. Fluctuations in the girth of regrowth eucalypt stems. *Australian Forestry*, vol. 32, no. 2, 1968, p. 95–110.

HUMMELL, F. C. The formation of growth rings in *Entandrophragma macrophyllum* A. Chev. and *Khaya grandifoliola* C. DC. *Empire Forestry Review* (London), vol. 25, no. 1, 1946, p. 103–107.

IMPENS, I. I.; SCHALCK, J. M. A very sensitive electric dendrograph for recording radial changes of a tree. *Ecology*, vol. 46, no. 1/2, 1965, p. 183–184.

IYAMABO, D. E. *Some aspects of girth and radial growth patterns of Triplochiton scleroxylon K. Schum.* Department of Forest Research (Ibadan, Nigeria), Research Paper (Forest Series) no. 1, 1971, 7 p.

JEFFERS, J. N. R.; BOALER, S. B. Ecology of a miombo site, Lupa North Forest Reserve, Tanzania. I. Weather and plant growth, 1962–1964. *Journal of Ecology* (Oxford), vol. 54, no. 2, 1966, p. 447–463.

JONES, E. W. Review of Regenwalder, eine vergleichende studie forstlichen produktionspotentials, by J. Weck. *Empire Forestry Review* (London), vol. 38, no. 4, 1959, p. 429.

KEAY, R. W. J. Increment in the Okomu Forest Reserve, Benin. *Nigeria Forestry Information Bulletin (Ibadan), new series*, 11, 1961, 34 p.

KINERSON, R. S. A transducer for investigation of diameter growth. *Forest Science*, vol. 19, no. 3, 1973, p. 230–232.

KINGSTON, B. A climatic classification for forest management in Uganda. In: *10th Commonwealth Forestry Conference* (Oxford), 1974, 22 p.

KOZLOWSKI, T. T.; WINGET, C. H. Diurnal and seasonal variation in radii of tree stems. *Ecology*, vol. 45, no. 1, 1964, p. 149–155.

KUROIWA, K. Measurement of radial change of stems by strain gauge. *Journal of the Japan Forestry Society*, vol. 41, no. 9, 1959, p. 331–333.

LAMB, A. F. A. *Fast growing timber trees of the lowland tropics. No. 2. Cedrela odorata*. Commonwealth Forestry Institute (Oxford), 1968, 46 p.

LA POINT, G.; CLEVE, K. van. A portable electronic multichannel dendrograph and environmental factor recording system. *Canadian Journal of Forest Research* (Ottawa), vol. 1, no. 4, 1971, p. 273–277.

LEBRUN, J.; GILBERT, G. *Une classification écologique des forêts du Congo*. Publication INEAC (Bruxelles), Sér. sci., n° 63, 1954, 89 p.

LIMING, F. G. Homemade dendrometers. *Journal of Forestry*, vol. 55, no. 8, 1957, p. 575–577.

LOWE, R. G. *Periodic growth in Triplochiton scleroxylon* K. Schum. Federal Department of Forest Research (Ibadan, Nigeria), Technical Note, no. 13, 1961.

——, Periodicity of a tropical rain forest tree: *Triplochiton scleroxylon* K. Schum. *Commonwealth Forestry Review* (London), vol. 47, no. 2, 1968, p. 150–163.

——, *Some effects of stand density on the growth of individual trees of several plantation species in Nigeria*. University of Ibadan (Nigeria), Ph. D. thesis, 1971, 10+239 p. multigr.

MARIAUX, A. Les cernes dans les bois tropicaux africains, nature et périodicité. *Bois et Forêts des Tropiques* (Nogent-sur-Marne, France), n° 113, 1967, p. 3–14; n° 114, 1967, p. 23–37.

——, La périodicité des cernes dans le bois de limba. *Bois et Forêts des Tropiques* (Nogent-sur-Marne, France), n° 128, 1969, p. 39–54.

McCOMB, A. L.; OGIGIRIGI, M. *Features of the growth of Eucalyptus citriodora and Isoberlinia doka in the northern guinea savanna zone of Nigeria.* FAO, Federal Department of Forest Research, Savanna Forestry Research Station (Samaru, Nigeria), research paper no. 3, 1970, 6 p.

McKELVIE, A. D. Root studies on seedlings. In: *Annual Report 1953–1954*, p. 24–25. West African Cocoa Research Station (Tafo, Ghana), 1954.

McKENZIE, T. A. Observations on growth and a technique for estimating annual growth of cativo (*Prioria copaifera*). *Turrialba* (Costa Rica), vol. 22, no. 3, 1972, p. 353–354.

MERVART, J. Growth studies in the natural THF for forest management purposes. *Obeche* (Ibadan), vol. 1, no. 5, 1969, p. 48–59.

——, Growth and mortality rates in the natural high forest of western Nigeria. *Nigeria Forestry Information Bulletin*, (Ibadan), *new series*, 22, 1972, 28 p.

MESAVAGE, C.; SMITH, W. S. Timesavers for installing dendrometer bands. *Journal of Forestry*, vol. 58, no. 5, 1960, p. 396.

MÜLLER, D.; NIELSEN, J. Production brute, pertes par respiration et production nette dans la forêt ombrophile tropicale. *Det Forstlige Forsavaesen i Danmark*, vol. 29, n° 2, 1965, p. 69–160.

NICHOLSON, D. I. A study of virgin forest near Sandakan, North Borneo. In : *Symposium on ecological research in humid tropics vegetation* (Kuching, 1963), p. 67-87. Government of Sarawak and Unesco Science Co-operation Office for South-East Asia, 1965, 376 p.

NINOKATA, K.; MIYAZATO, M. Measurement of daily variation of trunks by electrical strain gauge. *Bulletin Faculty of Agriculture* (University of Kogoshima), no. 8, 1959, p. 76–99.

ONOCHIE, C. F. A. *A preliminary study on girth, increment and age in Triplochiton.* Federal Department of Forest Research (Ibadan, Nigeria), unpublished record, 1947.

PALMER, J. R. Towards more reasonable objectives in tropical high forest management for timber production. *Commonwealth Forestry Review* (London), 1975.

REDHEAD, J. F. Historical evidence and speculation on some aspects of the forest kingdom of Benin. *Obeche* (Ibadan), vol. 1, no. 4, 1968, p. 49–54.

ROBERTS, H. Seasonal variation in the starch content of the sapwood of *Triplochiton scleroxylon* K. Schum. *Sterculiaceae* (trade name—wawa/obeche) in Ghana, West Africa. *Empire Forestry Review* (London), vol. 40, no. 1, 1961, p. 61–65.

STEWART, C. M.; THAM, S. H.; ROLFE, D. L. Diurnal variation of water in developing secondary stem tissues of eucalypt trees. *Nature* (London), vol. 242, no. 5398, 1973, p. 479–480.

SWEET, G. B.; WAREING, P. F. *The relative growth rates of large and small seedlings in forest tree species.* Supplement to Forestry, Oxford University Press, 1966, p. 110–117.

THERON, J. *Report on initial climatic classification of East Africa.* Yield studies project R 2533 report. Commonwealth Forestry Institute (Oxford), 1973.

WECK, J. The importance of the tropical forest types in world wood production. *Holz Roh- u. Werkstoff*, 18, 1960, p. 273–281.

——, The yield potential of the productive forest of the world. In: *Papers commemorating 150 years of university forestry education in Hungary* (University of British Columbia), 1961, p. 113–118.

WHITE, J.; HARPER, J. L. Correlated changes in plant size and number in plant populations. *Journal of Ecology* (Oxford), 58, 1970, p. 467–485.

WOLTER, K. E. A new method for making xylem growth. *Forest Science*, vol. 14, no. 1, 1968, p. 102–104.

WYATT-SMITH, J. Determination of a cutting period for THF. *Obeche* (Ibadan), vol. 1, no. 4, 1968, p. 36–48.

YACOM, H. A. Vernier scales for diameter tapes. *Journal of Forestry*, vol. 68, no. 11, 1970, p. 725.

9 Succession secondaires

Introduction

Modifications
- Agriculture itinérante
- Brûlis et écobuage
- Exploitation forestière
- Érosion
- Conclusion

Régénération
- Facteurs mésologiques
- Facteurs biotiques
- Régénération des espèces et ses facteurs en Afrique
- Conclusion

Caractéristiques des forêts secondaires
- Forêt dense humide
- Forêt dense sèche
- Forêts de montagne
- Quelques caractères généraux des espèces secondaires en Afrique
- Espèces secondaires et forêts secondaires

Stades de la succession
- Caractères généraux
- Rythme
- Stade terminal
- Exemples africains
  - Zaïre
  - Nigéria
  - Afrique occidentale
- Formations pantropicales
  - Mangroves
  - Conifères
  - Bambous
  - Forêts de montagne

Conclusions

Les recherches nécessaires et les priorités

Bibliographie sélective

Introduction

A titre d'introduction à ce chapitre, consacré à l'écosystème forestier modifié, il semble particulièrement opportun de citer un paragraphe de l'ouvrage de Richards, *The tropical rain forest* (1952, 1972) : « De nombreux types de formations secondaires dérivés de la forêt tropicale humide ont été décrits; mais ils ont rarement été étudiés de près et très peu d'observations systématiques ont été faites sur les successions dont ils constituent les stades. Cela est d'autant plus regrettable qu'il n'est pas d'autre aspect de l'écologie de la forêt tropicale humide qui offre plus d'intérêt ou dont l'étude soit plus riche en résultats d'une grande importance sur le plan théorique. D'après les observations partielles dont on dispose, il est évident que ces successions secondaires et infléchies sont complexes et varient considérablement d'un lieu à un autre selon les différences du milieu et de son évolution antérieure. Seules des observations quantitatives méthodiques poursuivies pendant de longues années permettront d'avoir une connaissance détaillée des phénomènes. Ces observations aideront à combler les lacunes les plus graves dans nos connaissances actuelles de la pluviisylve. » Ces considérations qui traduisent l'état des connaissances acquises, les lacunes qui subsistent et l'action à entreprendre pour remédier à cette situation sont encore valables. Elles sont d'autre part confirmées par Whitmore (*Tropical rain forests of the Far East*, 1975) : « Les progrès accomplis dans la connaissance générale des successions secondaires au cours des deux décennies qui ont suivi la publication du livre de Richards ont été bien minces. Il y a eu plusieurs études de détail supplémentaires, mais il existe encore des lacunes considérables dans la compréhension des phénomènes. »

Plusieurs auteurs ont considéré la forêt dense sempervirente comme une communauté stable, mais une telle affirmation demande à être explicitée. Lorsque les écologistes évoquent une telle stabilité, ils n'envisagent pas du tout une situation statique, mais plutôt celle d'une communauté qui, sur une superficie assez grande, est en permanence le siège de réajustements en vue de maintenir sa structure d'ensemble, sa composition et son fonctionnement. S'il était, par exemple, possible à un écologiste d'observer la même région à des intervalles de cinquante ans durant les cinq cents dernières années, il aurait le sentiment d'avoir affaire à la même communauté. Cela signifie qu'en raison de ses propriétés de résilience la communauté peut réagir à de faibles modifications induites par le climat et les activités de la faune sans qu'il y ait une transformation profonde de sa

composition spécifique ou de sa structure. Pour cela, la communauté doit se trouver très près d'un état d'équilibre dynamique à l'égard duquel les modifications enregistrées durant la période d'observation à l'échelle historique sont si faibles qu'elles n'affectent pas la nature essentielle de cette communauté. La zone considérée doit être assez grande pour tenir compte de toutes les modifications induites localement par l'agriculture itinérante, le vent (châblis créés par les cyclones), les glissements de terrain, la foudre, certaines activités d'êtres vivants, etc. Le système se maintient à l'intérieur des limites imposées par ces diverses modifications et il peut être considéré comme une entité biologique qui est demeurée semblable pendant très longtemps, bien que sur plusieurs millénaires il ait pu être profondément modifié (voir chapitre 3). La stabilité du système repose sur deux conditions, à savoir que les forces agissant sur ce système ne dépassent pas un certain seuil et que les conditions mésologiques soient elles-mêmes relativement constantes. Une faible perturbation peut, dans certains cas, conduire à une modification progressive de l'équilibre dynamique. Cette relative stabilité n'a donc rien à voir (en amplitude, en échelle ou en durée) avec les changements considérables dont l'homme est responsable de nos jours, lorsque la communauté forestière a été entièrement détruite et remplacée par une autre forme d'utilisation des terres, ou lorsque ces changements sont allés au-delà de la capacité de régénération et de résistance du système, avec pour conséquence directe la rupture de l'équilibre dynamique.

Tout système apparemment stable (dans lequel la flore et la faune représentent un climax climatique) est donc soumis à une condition préalable, à savoir qu'il ne soit pas, pour l'essentiel, perturbé, ou que les perturbations soient mineures, comme par exemple la mort ou la chute de quelques grands arbres isolés. Des perturbations plus importantes du système provoqueront d'autres changements qui conduiront alors à une succession qui finira ou non par reconstituer un système analogue au système originel. Ces successions sont en général appelées secondaires et englobent les forêts résultant de modifications importantes et répétées.

Ce chapitre traite des forêts secondaires et des perturbations qui sont à l'origine des successions. Bien que portant sur l'Afrique, il se réfère, pour la description des phénomènes, à des généralités exposées par Richards (1952. 1972) et des publications récentes par Webb *et al.* (1972), Gómez-Pempa *et al.* (1974) et par Golley *et al.* (1975).

La superficie des pluviisylves appauvries et secondaires augmente rapidement en Afrique comme ailleurs à la suite des activités de l'homme dans les régions tropicales. Si les tendances actuelles continuent, ces forêts représenteront dans quelques décennies le principal type de forêt de la zone tropicale. Les questions suivantes intéressent au premier chef les aménagistes du territoire : En premier lieu, comment reconnaît-on les successions ? Forment-elles un continuum tel qu'une biocénose donnée peut être placée dans la séquence même si on ne dispose pas d'une série d'observations sur une longue période ? En second lieu, quels sont les rythmes de changement des paramètres structurels et fonctionnels ? En troisième lieu, dans quelle mesure ces rythmes sont-ils influencés par l'environnement et par les perturbations ? Et enfin, existe-t-il plusieurs stades auxquels aboutit la remontée biologique ?

Deux méthodes principales peuvent être utilisées pour observer les successions. Dans la première, un site peut être observé de manière continue et l'on aboutit à une description des changements intervenus sur une parcelle après une perturbation importante. Dans le second cas, on peut examiner en même temps un certain nombre de parcelles d'âge différent et connu, et, en supposant que les conditions écologiques initiales étaient semblables sur toutes ces parcelles, l'évolution peut être interprétée comme révélatrice du processus de modification. Les deux méthodes ont leurs inconvénients. La première exige une longue durée ; on dispose de données plus nombreuses sur les premiers stades de la remontée biologique et très peu sur les derniers. Dans la seconde, il est difficile d'obtenir des données sûres sur des successions dont l'âge est supérieur à 30 ans.

Il est indispensable d'utiliser les deux méthodes pour analyser la série complète d'une succession dans toute forêt tropicale. Cependant, les conditions initiales ont des incidences très importantes dans les premiers stades; elles peuvent être observées directement et elles peuvent être moins importantes lors des derniers stades de la succession, dont l'âge doit être déduit en faisant appel aux archives ou à la mémoire des hommes.

On devrait s'intéresser aux espèces, mais si l'on voulait suivre et interpréter leur évolution, la tâche serait trop ambitieuse et, dans de nombreux cas, impossible. Le problème consiste à définir de plus grandes entités qui rendront plus facile la description comparée des changements de la végétation dans des types de forêts distincts au plan géographique et floristique. Certains écologistes (par exemple, Jones, 1955, 1956) ont classé les espèces en groupes en fonction de diverses caractéristiques biologiques, par exemple en espèces d'ombre et de lumière. D'autres (Richards, 1952; Ross, 1954; Budowski, 1965) ont utilisé des propriétés comme la longévité, la vitesse de croissance, la densité du bois, les mécanismes de dissémination (chorologie), la régularité de la fructification, la production de graines, la variabilité des graines, et la fréquence de la présence dans divers stades de la sère. Enfin, Webb, Tracey et Williams (1972) ont utilisé le concept de couvert forestier ou de canopée : canopée pionnière, canopée secondaire initiale, canopée secondaire tardive ou ancienne, canopée climacique.

Les plus grandes modifications de l'écosystème forestier tropical sont, de loin, celles qui sont provoquées par l'homme. L'importance de ces modifications « varie largement entre les trois grandes zones forestières du monde tropical : les forêts américaines sont relativement perturbées alors qu'en Asie, et surtout en Afrique, les changements et la destruction provoqués par l'homme — défrichage, abattage et brûlis — sont spectaculaires » (FAO,

1958) ; et cela est confirmé par les recherches récentes. En Afrique, les effets de l'activité humaine sur la végétation naturelle ont été plus graves et leur durée plus grande qu'en Amazonie ou dans de vastes superficies des pluviisylves indo-malaises. L'Afrique occidentale tropicale a depuis longtemps une population d'agriculteurs relativement importante qui ont imprimé leur marque jusque dans les zones les plus reculées. Même dans les profondeurs de la forêt « primaire » on trouve souvent les traces d'une ancienne occupation humaine (fragments de poterie et charbon de bois, voir chapitre 19).

Les perturbations, lorsqu'elles ne sont pas provoquées par le feu, commencent le plus souvent par la création de trouées ou de clairières dans la canopée supérieure. De très petites clairières (dont il est question au chapitre 8) ne constituent pas de perturbations au sens où on les entend ici; elles font en effet partie de la régénération naturelle normale de la forêt primaire, même si la chute d'un grand arbre vivant risque de créer un châblis de taille appréciable (Lebrun et Gilbert, 1954; Baur, 1962). Les dimensions de la clairière ont une influence décisive sur l'évolution ultérieure. Richards (1952) cite certaines observations faites par Kramer dans une forêt humide de hauts plateaux à Java : « Dans des clairières artificielles d'une superficie inférieure à 10 ares, la régénération actuelle des espèces dominantes de la forêt primaire se poursuit et leur croissance est bonne. Mais si la superficie des clairières est de 20 à 30 ares, la régénération est complètement inhibée par la croissance exubérante des espèces secondaires. »

L'influence des types de sol et des conditions édaphiques sur la végétation et sur les stades jeunes de la succession est un sujet très controversé ; certains auteurs estiment que l'état nutritionnel de la végétation n'est pas directement lié aux conditions nutritives du sol (voir Golley *et al.*, 1975). Toutefois, le type de sol et les conditions édaphiques jouent un rôle dans l'installation des germinations et des jeunes plants ainsi que dans les premiers stades de la succession, et cela pourrait expliquer le succès du système *taungya* en Asie du Sud-Est où il existe des forêts non seulement sur des sols pauvres (ferralsols), mais aussi sur des sols à tendance agricole certaine (cambisols, acrisols et nitosols). Mais en Afrique les sols sont en général peu fertiles et les forêts ont surtout subsisté sur des sols pauvres (ferralsols) et l'utilisation du système taungya pour restaurer la couverture forestière a été contestée.

Agriculture itinérante

La plupart des types d'agriculture primitive pratiquée sur des terres forestières se rattachent à l'agriculture itinérante ou essartage; ils sont décrits en détail dans les chapitres 19 et 20. La modification de la forêt se fait en trois phases : abattage de tous les arbres d'une parcelle ou de la plupart d'entre eux, brûlis et culture d'une ou plusieurs plantes. Le sol est rapidement épuisé, l'exploitation est abandonnée et une nouvelle parcelle est défrichée. La succession secondaire commence alors à se dérouler sur la parcelle abandonnée.

La mise en place de plantations peut souvent présenter une évolution analogue. « Dans la plupart des pays tropicaux, il existe sur de vastes superficies des plantations abandonnées sur lesquelles se déroulent les divers stades des successions secondaires » (Richards, 1952).

Brûlis et écobuage

Outre son rôle dans l'agriculture itinérante, le feu est également largement utilisé pour restaurer les pâturages et pour la chasse. D'autres incendies sont dus à des feux de camps abandonnés, et d'autres encore sont allumés sans raison apparente. Ainsi, le feu est considéré comme un facteur biotique bien qu'un petit nombre[1] d'incendies puisse être attribué à des causes naturelles.

On estime en général que la pluviisylve sempervirente est relativement résistante aux incendies. Il existe toutefois des exceptions (par exemple en Guyana) et des incendies localisés peuvent se produire pendant les périodes de sécheresse ou lorsqu'il existe des formations végétales semi-xérophiles. Lorsque la saison sèche dépasse trois à quatre mois, les incendies deviennent de plus en plus fréquents. La pluviisylve modifiée est aussi plus sensible à l'action du feu; en effet, lorsque, à la suite des modifications, les graminées envahissent le terrain, elles brûlent plus facilement et l'on assiste à une évolution (incendies suivis d'une nouvelle invasion de graminées) qui aboutit à une savanisation de la forêt. Batchelder (1967) donne des précisions sur les pratiques de l'écobuage et sur les types d'incendies dans les trois principales zones tropicales, et il résume l'évolution de la manière suivante : « L'utilisation du feu par l'homme dans le monde tropical a cessé de se dérouler dans le cadre du climax écologique, où il existe une relation stable et harmonieuse avec l'environnement. L'impact de la civilisation occidentale a mis en route un processus qui a abouti à des changements rapides dans l'environnement et détruit l'ancien équilibre entre l'homme et la nature (Watters, 1960). Ainsi, les caractères particuliers des relations entre l'homme, la terre et le feu peuvent être considérés dans une région quelconque comme les étapes placées le long d'un continuum de changement. A une extrémité on trouve les zones qui sont encore très proches du climax écologique, dans lesquelles l'érosion du sol et la dégradation des forêts ou des pâturages sont relativement faibles. Les hauts plateaux de Nouvelle-Guinée et les pluviisylves situées à l'intérieur du bassin de l'Amazone sont représentatifs de ce stade. Presque à mi-chemin, se trouvent des zones en déséquilibre écologique dans lesquelles la croissance démographique, les changements dans les systèmes de valeur, l'érosion du sol ainsi que la dégradation des forêts et des pâturages ont créé une situation critique. La pénurie de denrées alimentaires dans les régions rurales a provoqué une sous-alimentation générale, accéléré la dégradation des terres et l'exode rural. De nombreuses régions d'Afrique et d'Amérique latine tropicales sont représenta-

1. Dans les pays où l'on enregistre le nombre des incendies, moins de 2 % du nombre total de ceux-ci sont attribués à des phénomènes naturels (Batchelder, 1967).

tives de ce stade. A l'autre extrémité, au stade de la remontée écologique, se trouvent les zones dans lesquelles l'application des connaissances scientifiques et des techniques a eu pour résultat l'utilisation du feu comme un moyen d'aménagement des forêts et des pâturages. Sont représentatives de cette étape du continuum les régions d'Afrique orientale et australe, certaines parties de l'Inde, de la Birmanie, de la Thaïlande et de l'Australie où le brûlis contrôlé est utilisé (avec des précautions adéquates pour éviter la propagation de l'incendie) et en appliquant un plan d'écobuage testé chaque année. » L'auteur ajoute : « Il semble que l'écobuage et ses conséquences aient diminué d'intensité en Océanie ainsi que dans certaines parties de l'Asie du Sud et de l'Asie du Sud-Est, notamment en Inde. Dans ce pays, les populations agricoles sont devenues sédentaires alors que les paysans pratiquant l'agriculture itinérante représentent des minorités situées dans des régions reculées. Par contre, l'utilisation du feu comme pratique culturale augmente dans la plupart des pays d'Afrique et dans certaines régions de l'Amérique latine tropicale et subtropicale. Le taux d'accroissement démographique est élevé, en particulier au sein de la population rurale et de nouvelles terres à défricher sont recherchées. Il est évident que dans la majeure partie du monde tropical, les conséquences de l'écobuage sur l'environnement naturel et agricole s'aggravent à un rythme accéléré. »

Les incendies qui se produisent au début de la saison sèche ont généralement des conséquences moins graves alors que ceux intervenant vers la fin de cette saison entraînent une régression plus marquée (par exemple, Freson *et al.*, 1974).

Exploitation forestière

La modification de la forêt par l'exploitation présente deux aspects : ouverture de la canopée et conséquences sur la végétation subsistante et sur le sol. L'exploitation sélective (écrémage), limitée à une ou à quelques espèces d'arbres ayant un diamètre minimal, peut aboutir à la formation de quelques clairières par hectare relativement restreintes. Une telle exploitation fera disparaître certaines espèces et les arbres de certaines dimensions, mais d'un point de vue écologique elle n'entraîne pas une modification majeure du système. L'autre forme extrême d'exploitation consiste à faire disparaître complètement la végétation ligneuse et entre les deux on trouve tous les degrés d'intensité d'exploitation forestière. L'abattage de grands arbres endommage les autres arbres de taille plus faible. Baur (1962) cite un exemple, au Nigéria, où l'abattage de 6 arbres (40 m^3) par hectare a endommagé 32 % des autres arbres. Le matériel lourd de débardage provoque beaucoup de dégâts chez les arbres et les jeunes plants ainsi que le tassement du sol (voir chapitre 20). L'application de méthodes techniquement perfectionnées pour l'exploitation des forêts tropicales a des conséquences potentiellement catastrophiques parce qu'elles sont irréversibles. Dans de nombreux cas, les opérations de coupe rase peuvent être suffisamment importantes pour provoquer l'extinction d'au moins certaines espèces de la forêt originelle.

Érosion

L'érosion est importante là où la couverture forestière a été détruite, par exemple par la culture itinérante, et lorsque le terrain est en pente. « Lorsque la pente du sol est forte — certains auteurs notent que le processus commence avec une pente de 3 % — un type d'érosion superficielle grave se développe : disparition des horizons édaphiques de surface, envasement des vallées, perte de la fertilité du sol et savanisation. Même en l'absence d'un nouveau cycle de culture, l'érosion reprend après chaque incendie annuel des graminées. Le bassin subit des inondations. Outre le ravinement et les glissements de terrain spectaculaires (surtout dans les sols légers) l'érosion peut aller jusqu'à mettre à nu les lithosols, les dalles rocheuses et de concrétions. Le site est perdu pour l'agriculture et il sera certainement abandonné aux forestiers qui essaieront de le restaurer (Donis, 1965) ». Tricart et Cailleux (1965) citent un cas de dégradation et d'érosion des sols faisant suite à la disparition de la couverture forestière, et ils mentionnent les formes particulières que prend cette érosion à Madagascar : les *lavakas*.

Conclusion

L'intervention de l'homme en tant qu'agent de modification et donc de changement est multiforme. A une petite échelle les forêts sont disséquées par les routes, les clairières et les habitations. Les animaux sont chassés et les mécanismes de dissémination des graines peuvent être modifiés. Même les activités récréatives paraissant les plus inoffensives accroissent le piétinement et le tassement du sol. A grande échelle, l'homme exploite la forêt pour le bois d'œuvre et il l'aménage de plusieurs manières pour assurer une régénération adéquate — naturelle ou artificielle — des espèces commerciales et, dans les cas extrêmes, il pratique une coupe rase des forêts. Il est parfois difficile de faire une différence nette entre les modifications provoquées par l'homme et celles provoquées par les phénomènes naturels (incendies, allumés ou non par l'homme; inondations naturelles ou résultant de la construction de barrages, etc.), mais on a de bonnes raisons de considérer à part les changements naturels et ceux d'origine anthropique. Tout d'abord les zones forestières qui peuvent être défrichées par l'homme sont beaucoup plus étendues que celles qui le sont par des phénomènes naturels. En second lieu, les modifications provoquées par l'homme se traduisent en général par la disparition de la quasi-totalité de la végétation. Cela a évidemment pour conséquence un appauvrissement majeur du système en éléments nutritifs. Enfin, la régénération naturelle de la zone défrichée est souvent empêchée pendant des périodes d'une durée variable après le premier défrichage.

Étant donné l'insuffisance d'informations systématiques sur les causes et la nature des modifications d'origine anthropique dans diverses zones écologiques, il est de toute évidence nécessaire d'établir dans tout projet de développement important une unité de recherche opérationnelle chargée d'analyser les causes et de suivre les changements induits.

Régénération

Facteurs mésologiques

Les facteurs mésologiques sont très importants dans la maîtrise de l'orientation de la régénération. « L'enlèvement de la couverture forestière modifie immédiatement les conditions d'éclairement au sol qui passe de la quasi-obscurité à la pleine lumière. L'amplitude thermique augmente considérablement et l'humidité moyenne minimale de l'air devient très faible. On passe d'un ensemble complexe de microclimats caractéristique de la pluviisylve à des conditions très proches du climat général de la localité. L'exposition au soleil et à la pluie modifie très rapidement les propriétés du sol. Lorsque la pente est suffisante, l'érosion décape les horizons superficiels ou leurs fractions plus fines. L'augmentation de la température du sol provoque une disparition rapide de l'humus (Richards, 1952). » Cet auteur mentionne la perte d'azote et d'autres éléments nutritifs et il insiste sur l'importance du facteur temps : « Si rien n'empêche la succession secondaire de commencer aussitôt après le défrichement, l'érosion du sol a peu de chances de se manifester et un couvert végétal fermé se forme en quelques semaines; le processus d'appauvrissement du sol cesse avant qu'il n'aille trop loin et le sol, de même que le microclimat, tendent à revenir à leur condition originelle. Si, en revanche, le défrichage est suivi d'une longue période de culture, surtout si la plante cultivée ne recouvre pas suffisamment le sol, la longue exposition au soleil, jointe à l'exportation des éléments nutritifs par la récolte, aboutissent à des changements si profonds dans la structure et dans la teneur en humus et en éléments fertilisants du sol que le temps nécessaire au rétablissement de l'équilibre entre le sol et la végétation, même s'il n'y a pas d'érosion importante, devient beaucoup plus grand. On comprend donc facilement l'importance de la durée de la période de culture et de la disparition de l'humus dans la détermination du cours de la succession ultérieure et du temps qu'elle prendra. » Le temps est un facteur de sélection dans l'évolution (Gómez-Pompa *et al.*, 1974) mais il est en général difficile « de connaître l'histoire d'une zone déterminée afin de se faire une idée de la succession après différents traitements » (Whitmore, 1975). Si l'on considère le stade terminal ou peut-être les différents stades terminaux de la restauration, le facteur temps peut sembler moins important : « Ce n'est pas le moment où apparaissent les stades des types biologiques qui est significatif mais l'ordre même dans lequel ils apparaissent (Golley *et al.*, 1975). » Ces auteurs, comme bien d'autres, font également observer que les conséquences des conditions initiales sur la succession sont très importantes dans les premiers stades et elles le sont moins dans les stades ultérieurs.

Le feu a une double incidence sur la régénération : directement en carbonisant les graines, les germinations et les arbres et indirectement par son action sur le sol. Cette dernière est souvent superficielle et de courte durée même si les températures à la surface atteignent des valeurs élevées; elle réduit la quantité de matière organique, modifie la texture du sol, facilite l'érosion (Schnell, 1971) et ralentit la fixation de l'azote. « On constate souvent une dégradation de la structure due en partie à la dislocation des agrégats du sol qui se traduit par une obturation des pores (Budowski, 1966). »

De nombreuses graines et la plupart des plantules sont détruites et les arbres endommagés par le feu, mais les organes qui se trouvent à quelques centimètres, ou plus, au-dessous de la surface du sol, ne seront généralement pas affectés. Il existe de grandes différences dans la tolérance au feu selon les espèces ; ainsi le feu est un facteur de sélection qui induit une simplification de la composition floristique et une complication du mode de succession. Dans les forêts tropicales humides caducifoliées le feu peut être utile pour arrêter le processus normal de la succession et maintenir la végétation à un stade de la sère plus rentable au plan économique. Il ne fait pas de doute que dans le passé le brûlis annuel ou quasi annuel, ainsi que d'autres perturbations (pâture et culture itinérante), ont fait proliférer des espèces agressives pyrorésistantes telles que le teck (*Tectona grandis*) et le sal (*Shorea robusta*). Les incendies pourraient stimuler la germination des graines de certaines espèces secondaires. Vásquez-Yanes (1974) l'a démontré pour *Ochroma lagopus* et il a souligné l'importance de la lumière et de la température pour la germination d'espèces secondaires (parmi le genre *Piper* il exites des espèces photoblastiques, dont la dormance des graines est contrôlée par l'alternance de périodes d'exposition au rayonnement rouge et rouge lointain ; il existe d'autres espèces, notamment certaines Légumineuses et *Heliocarpus*, dont la dormance des graines est tégumentaire et qui peut être levée par des températures élevées ou par la scarification).

Des incendies répétés vont souvent infléchir la succession et conduire à un pyroclimax graminéen. La plupart des savanes ne sont pas un climax climatique mais essentiellement le résultat d'incendies répétés, souvent annuels (Budowski, 1966; Schnell, 1971).

Facteurs biotiques

La présence de diaspores détermine la composition des premières biocénoses de la succession. Le rôle joué parfois par les rejets, qui montrent plus de vigueur que les plantules, est souligné par Webb *et al.* (1972). Les grands défrichements de forêts ont favorisé l'immigration d'espèces appartenant à des communautés moins hygrophiles (Lebrun et Gilbert, 1954). Les années où la période sèche est exceptionnellement plus longue ont peut-être une importance écologique considérable (Schulz, 1960).

Guevara et Gómez-Pompa (1972) ont signalé que certaines forêts primaires de Veracruz (Mexique) contenaient de 200 à 900 graines/m² correspondant à un nombre d'espèces compris entre 13 et 26 ; ils ont examiné la présence de graines dans des échantillons de sols couverts par une végétation primaire ou secondaire et ils ont mis en évidence la prédominance des graines des espèces secondaires *Ageratum conyzoides*, *Bidens pilosa*, *Clibadium arboreum*, *Eupatorium* sp., *Heliocarpus* sp., *Irosine celosia*, *Phytolaca decandra* et *Robinsella mirandae*. Ils ont également démontré que la dormance de ces graines

jouait un rôle important dans la succession. Ces résultats sont comparables à ceux obtenus en Afrique par Keay (1960) au Nigéria. En étudiant les graines contenues dans les sols forestiers cet auteur est arrivé à la conclusion qu'il y avait très peu d'espèces importantes sur le plan forestier, tandis qu'en revanche les graines de *Musanga*, espèce secondaire, prédominaient.

La régénération est également commandée par des interactions biotiques. Anaya et Rovalo (1975) ont montré que la compétition entre végétaux pouvait être contrôlée par des substances secondaires produites par certaines espèces de *Piper* et de *Croton* qui inhibent la germination et la croissance d'autres espèces. Les divers aspects de l'allélochimie et de l'allélopathie sont présentés aux chapitres 8 et 20.

L'étude des germinations des plantules est de la plus grande importance. Liew et Wong (1973) ont démontré que le défrichement avait de graves conséquences sur la densité, la mortalité et la croissance des jeunes plants de Diptérocarpacées dans les forêts vierges et exploitées de Sadak (Malaisie) où les espèces de cette famille peuvent être considérées comme des espèces primaires; dans certains cas, on constatait la disparition de 98 % des jeunes plants.

La restauration peut être également réalisée grâce à des drageons, à la formation de taillis ou par d'autres moyens de multiplication végétative. Chaque méthode dépend en partie de l'importance et du type de perturbation ainsi que de la nature de la biocénose. Del Amo et Gómez-Pompa (dans Gómez-Pompa *et al.*, 1974) ont observé que de jeunes arbres, à l'intérieur de la forêt, conservaient une dormance méristématique qui peut durer très longtemps; on utilise cette faculté pour l'aménagement et l'amélioration des forêts à Diptérocarpacées. On a également démontré (Janzen, 1970) que les prédateurs exerçaient une influence sur la répartition des espèces et cette action pouvait être modifiée par l'intervention de l'homme. Vázquez-Yanes (1974) a montré que la présence de certaines espèces était liée à la dissémination des graines par les chauves-souris et les oiseaux (voir chapitre 7).

Régénération des espèces et ses facteurs en Afrique

Les considérations précédentes visent à faire le point des connaissances acquises sur les problèmes de régénération sur un plan mondial. Dans ce cadre, les problèmes spécifiques à l'Afrique et à sa forêt dense méritent d'être indépendamment soulignés car ils sont nombreux, complexes, peu connus et mal résolus.

Le grand nombre des espèces composant la forêt dense tropicale africaine entraîne en effet une variabilité quasi infinie de sa composition et induit des difficultés inouïes quant à l'étude synthétique de sa dynamique. Aussi doit-on avouer que l'on ignore encore la plupart des règles qui guident sa régénération en place. Il faudrait y consacrer des recherches de très longue durée, celle de la vie des arbres des parcelles étudiées, pour se faire une opinion sur les lois de cette dynamique.

On sait cependant, d'observation, que rares sont les espèces qui se régénèrent sous « leur propre ombrage » et qu'en général cette régénération a surtout lieu dans les trouées créées soit naturellement par la mort et la chute d'un arbre, soit artificiellement par l'homme. Malgré tout on a observé :

Que dans les forêts où l'Homme n'est pas intervenu depuis des décennies ou des siècles, la proportion des espèces à graines lourdes augmente lentement (Myristicacées, Sapotacées, Irvingiacées), ce qui semblerait indiquer que sous les grands arbres de ces espèces naissent et végètent un nombre suffisant de brins de semis pour que, lorsque l'arbre géniteur meurt, un ou plusieurs de ses « enfants préexistants » profite de la lumière créée par sa chute pour prendre sa place : c'est le cas des forêts de l'Afrique centrale à très faible densité de population où le *Pycnanthus kombo* (Myristicacée) s'est installé presque partout en « peuplements lâches », et plus spécialement du Gabon où une autre Myristicacée, le *Scyphocephalium ochocoa* représente uniformément l'espèce la plus abondante ;

Que dans les forêts où l'Homme intervient, on assiste à un enrichissement plus ou moins long en essences de lumière à graines légères qui semblent profiter des trouées créées par l'homme pour se disperser en créant souvent de véritables taches de semis (*Aucoumea*, *Terminalia*, *Triplochiton*, etc.) lorsque les débroussements humains sont suffisamment importants en superficie. Ce dernier cas est celui des plantations vivrières où les espèces à graines légères trouvent des conditions très favorables d'installation, ce qui a fait dire par exemple à Aubréville que « l'okoumé était le fils du manioc » ; les nombreux inventaires forestiers réalisés récemment en Afrique démontrent d'une façon pertinente la corrélation entre la fréquence de ces essences et la densité de la population (Cameroun, Congo, Gabon, République Centrafricaine).

Donc il semble que dans la majorité des cas, la régénération permanente de la forêt dense s'opère essentiellement dans des trouées de lumière naturelles ou provoquées. Parmi les facteurs qui la régissent on peut essentiellement retenir :

La puissance de fructification des espèces. On sait maintenant que les quantités de graines fournies en moyenne par une espèce varient grandement d'une année à l'autre (l'okoumé a en moyenne une mauvaise fructification tous les trois ans) ; que certaines espèces produisent de grandes quantités de graines « vaines » (= infertiles) tel le *Triplochiton* ; que certaines de ces graines sont très attaquées par des parasites ou recherchées par les animaux etc. Donc les chances de régénération d'une espèce donnée sont conditionnées par la quantité et la qualité moyenne de sa fructification. On peut citer à ce titre l'exemple du *Triplochiton* dont la fructification ne se produit valablement qu'une fois tous les trois ou quatre ans (Cameroun, Côte-d'Ivoire et Nigéria), ce qui explique parfaitement qu'il ne se rencontre en forêt naturelle que par taches très distinctes car, pour se régénérer, il a dû profiter de la conjonction exceptionnelle d'une bonne année de fructification et de débroussements

suffisants provenant de plantations vivrières africaines ;

La durée du pouvoir germinatif des graines. Les graines de certaines espèces ont un pouvoir germinatif fugace (okoumé), d'autres plus long (*Terminalia*) ;

La quantité d'eau disponible dans le sol. Si des graines à pouvoir germinatif fugace tombent sur un sol sec, elles n'ont que très peu de chances de germer : on peut expliquer ainsi que la limite nord de l'aire de l'okoumé coïncide avec l'Equateur climatique, car, enfant de l'hémisphère sud, il fructifie en décembre-février, période de grande saison sèche dans l'hémisphère nord où il n'aurait pas pu pénétrer du fait du déficit momentané du sol en eau.

Ni la richesse du sol, ni la quantité de lumière disponible ne semblent intervenir au niveau de la germination.

La quantité de lumière disponible intervient par contre au niveau de la croissance du jeune plant. Ce dernier peut ne jamais dépasser le stade de plantule s'il ne dispose pas de la quantité de lumière que requiert sa physiologie ;

La protection du plant contre les plantes adventices. Elle est très importante car la concurrence de ces dernières dans le sol ou dans l'air peut être suffisante pour déformer, rabougrir ou détruire le plant. En cas de régénération provoquée (naturelle ou artificielle), il faut donc « entretenir » les jeunes plantations en les dégageant des espèces concurrentes.

Conclusion

Certains facteurs agissant sur la régénération des forêts peuvent être facilement modifiés par l'action de l'homme. D'autres expériences devront être entreprises pour obtenir une connaissance précise et générale du processus de régénération et pour pouvoir influer sur lui grâce à des manipulations. Une controverse subsiste sur la probabilité et la prévision du processus de régénération. Certains auteurs (Kellman, 1970; Gómez-Pompa *et al.*, 1974) considèrent que la régénération ne se fait pas au hasard et qu'elle est prévisible alors que d'autres (Webb, Tracey et Williams, 1972) estiment que la répartition des espèces dans le premier stade de la régénération peut être modifiée par des facteurs mésologiques mais qu'elle est essentiellement du domaine de la probabilité. Cette question sera examinée dans la section concernant les stades de la succession (voir aussi chapitres 8 et 21).

Une autre question importante qui mérite d'être étudiée est celle qui concerne les répercussions des modifications apportées à l'environnement sur la richesse spécifique, puisque des genres tels qu'*Euphorbia* ont 2 000 espèces, *Solanum* 1 700 et *Piper* de 2 000 à 3 000. La suppression des barrières de reproduction et d'obstacles écologiques entre des populations isolées a facilité les échanges génétiques libres entre celles-ci (Gómez-Pompa *et al.*, 1974).

L'expérience africaine montre que les facteurs qui ont une action déterminante sont nombreux et qu'il faut, pour qu'une régénération soit acquise, l'existence d'une convergence de plusieurs facteurs favorables. Ceci explique que la régénération naturelle d'une espèce, ni aidée, ni provoquée par l'homme, est capricieuse et aléatoire. Les lois de la concurrence pied à pied, d'une espèce à l'autre ou entre plusieurs pieds de la même espèce sont extrêmement mal connues et achèvent de compliquer un problème déjà fort embrouillé. Ceci peut laisser supposer que, sur grande surface, la proportion des différentes espèces peut rester assez constante dans une forêt en équilibre, mais que par contre, au niveau de quelques ares, la formation doit être en perpétuelle évolution du fait des conditions étroites imposées par la régénération : beaucoup d'espèces ne se régénèrent pas sous elles-mêmes.

Ceci peut faire comprendre que certains forestiers préfèrent adopter des méthodes de régénération artificielle qui, si elles sont plus coûteuses, concentrent le maximum de conditions favorables.

Caractéristiques des forêts secondaires

Il faut reconnaître, sur un plan mondial, que les biocénoses secondaires sont extrêmement variées dans les pluviisylves. Mais on peut choisir à titre d'exemple pour les caractériser une « forêt secondaire typique, c'est-à-dire les premiers stades de la sère que l'on trouve dans des zones qui ont été cultivées ou exploitées pour le bois d'œuvre mais qui n'ont pas été ensuite pâturées ou brûlées... en ce sens la forêt secondaire a des caractéristiques nettes et, en règle générale, elle est facile à reconnaître » (Richards, 1952). Leurs caractéristiques générales sont les suivantes : faibles dimensions moyennes des arbres (bien que de grands arbres du peuplement originel puissent subsister çà et là), structure souvent régulière et uniforme des stades très jeunes, et, au contraire, structure très irrégulière des stades un peu plus âgés avec de nombreuses lianes. Du point de vue floristique, la forêt secondaire est beaucoup plus pauvre en espèces que la forêt primaire, et l'on y trouve peu d'épiphytes (Lebrun et Gilbert, 1954).

« Il est difficile, voire impossible de distinguer une forêt secondaire âgée d'une forêt vierge non modifiée; cela paraît normal dans la mesure où la forêt secondaire est constituée par les stades d'une succession qui se termine par le rétablissement du climax climatique. Les climax biotiques résultant de successions infléchies peuvent ressembler beaucoup à d'autres climax climatiques mais pas à la pluviisylve dont ils proviennent (Richards, 1952). » Dans certains cas, le faible nombre d'arbres de petite taille par rapport aux grands arbres d'une espèce donnée peut s'expliquer par le fait que la forêt est une ancienne communauté secondaire.

Les arbres constituant les premiers stades de la succession ont un certain nombre de propriétés communes qui diffèrent de celles des arbres prédominants de la forêt primaire. Les arbres de la forêt secondaire typique sont héliophiles et ils exigent au moins 75 % de la pleine lumière du jour. La plupart ne peuvent se régénérer sous leur propre ombrage. Leur croissance est rapide : de 1 à 4 m/an de hauteur et de 2 à 4 cm/an de diamètre. Leur floraison est

précoce et la dissémination de leurs diaspores est efficace, en général par le vent ou les animaux (anémochorie ou zoochorie). Leur longévité est faible, ils atteignent rapidement leurs dimensions maximales et meurent souvent vers 15 ans; ils ne dépassent 25 à 30 ans que dans des cas exceptionnels. Il s'agit souvent d'espèces grégaires, leur bois est léger, tendre et ne se conserve pas longtemps (Richards, 1952; Lebrun et Gilbert, 1954; CTFT, 1974). Il existe également une faune secondaire (prédateurs, pollinisateurs et agents de dissémination). La figure ci-après, extraite de la publication de Gómez-Pompa et Vázquez-Yanes (1974), illustre le cycle biologique d'espèces secondaires typiques d'Amérique tropicale. Hopkins, Webb et Williams (1975, non publié) décrivent quant à eux les caractéristiques des types de couvert forestier (canopée pionnière, secondaire jeune, secondaire âgée et évoluée).

Il semble que les espèces secondaires aient des préférences plus marquées que les espèces primaires en ce qui concerne les sols (Richards, 1952; CTFT, 1974). Kellman (1969) pense que les espèces secondaires recyclent davantage les éléments nutritifs que les espèces primaires et que certaines plantes (*Trema orientalis* et *Melastoma polyanthum*) rechargent en phosphore et en potassium les horizons superficiels du sol. Cela explique également la croissance de ces plantes sur des sols pauvres. Nye et Greenland (1960, voir chapitre 20) ont enregistré les modifications des teneurs en éléments nutritifs au fur et à mesure que la succession se développe. L'accumulation d'éléments nutritifs est associée dans une grande mesure à un accroissement de l'humus provenant de la litière. L'intensité d'augmentation de l'humus dépend du niveau maximal des caractéristiques de l'humus du système évolué et de la mesure dans laquelle le sol se trouve au-dessous de ce niveau. Ces auteurs pensent également que le rapport C/N ne change pas sensiblement pendant la succession et ils estiment que l'accroissement de l'azote est essentiellement dû à la fixation non symbiotique. L'augmentation des teneurs en P, K, Ca, était également étroitement liée à la végétation, bien que la quantité totale de ces éléments soit beaucoup plus grande dans la végétation que dans le sol.

La formation de la biomasse végétale et par conséquent la réserve d'éléments nutritifs peuvent être rapides. Dans certains cas, la couverture et la surface foliaires sont en 6 ans environ identiques à celles d'une forêt évoluée (Golley *et al.*, 1975). Ainsi, bien que l'occupation initiale d'un site par une série déterminée d'espèces semble se faire au hasard, ou être extrêmement variable, et bien que la restauration complète de l'écosystème exige des centaines d'années, cette restauration se déroule suivant une séquence répétitive et prévisible des types biologiques et les caractéristiques fonctionnelles de l'écosystème se reconstituent assez rapidement (Golley *et al.*, 1975). Le stade de la forêt secondaire peut être « le point où la biomasse et la production sont maximales dans la sère de la forêt tropicale » (Kira et Shidei, 1967, voir chapitre 10). Jordan (1971, voir chapitre 10) a montré qu'à Porto Rico l'accroissement annuel de biomasse était plus grand dans la végétation secondaire que dans la végétation primaire.

Les similitudes entre les forêts secondaires jeunes des différentes régions tropicales sont frappantes. « Il est remarquable de constater les homologies, non seulement physionomiques mais aussi floristiques, qui existent entre les formations secondaires jeunes des divers territoires tropicaux. Certains genres y sont communs, avec un aspect comparable et un rôle semblable dans les paysages : *Trema* (Afrique, Amérique, Asie), *Vismia* (Afrique, Amérique), *Scleria* grimpants (Afrique, Amérique), *Mussaenda* (Afrique, Asie), *Leea* (Afrique, Asie), etc. Les *Cecropia* jouent dans la végétation secondaire jeune de l'Amérique humide, le même rôle que *Musanga cecropioides* dans celle d'Afrique ; le port et l'aspect sont les mêmes ; *Musanga* et *Cecropia* ont, les uns et les autres, leur origine dans certains groupements ripicoles héliophiles, où ils vivent naturellement (Schnell, 1971) ». Il existe cependant plusieurs exceptions à cette règle ; certaines sont exposées dans la section suivante consacrée à des exemples de successions.

Une étude spécifique à l'Afrique fait ressortir les connaissances particulières suivantes concernant ce Continent.

Forêt dense humide

L'évolution provoquée par l'homme peut se traduire de deux façons : la formation de forêts secondaires ou parfois l'élimination de la forêt dense humide au profit des formations de savane.

Le déplacement de la forêt dense humide en vue de l'établissement de cultures vivrières entraîne la disparition de la plupart des grands arbres et du sous étage, qui sont coupés et brûlés en saison sèche ; seuls restent en place quelques arbres trop gros ou trop durs pour être abattus. Cependant les dégâts se limitent aux terrains défrichés car la forêt dense humide ne brûle pas.

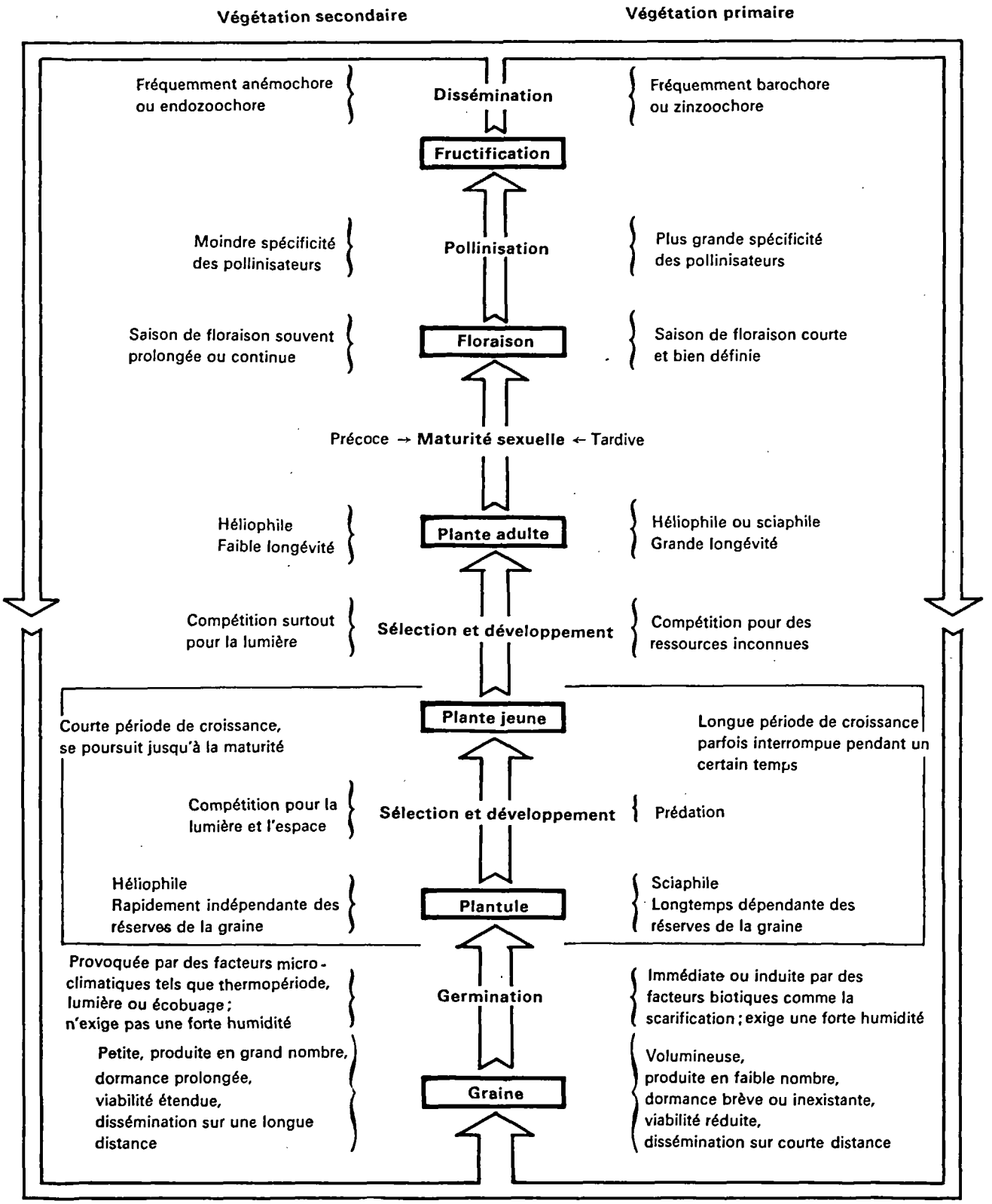
Après 2 ou 3 ans, quelquefois un peu plus selon le type de culture, le terrain est abandonné et au cours des années qui suivent, la forêt se reconstitue : recrû secondaire, forêt secondaire jeune puis, quelques dizaines d'années plus tard, forêt secondaire âgée qui aura la physionomie de la forêt initiale avec une composition planistique différente. Les essences de lumière sont caractéristiques de la forêt secondaire :

Le Parasolier (*Musanga cecropioides*) pour les jeunes forêts secondaires.

Triplochiton scleroxylon, *Terminalia superba*, *Pycnanthus angolensis* pour les forêts secondaires âgées semi-décidues et même sempervirentes, car c'est à la faveur de défrichements que ces essences peuvent s'y introduire.

Il existe en Afrique de vastes zones forestières dont l'origine est sans doute secondaire ; c'est le cas de la forêt littorale du Gabon à *Aucoumea klaineana* et *Sacoglottis gabonensis* dont la richesse relative en okoumé est liée à la présence autrefois de nombreuses populations d'agriculteurs qui ont aujourd'hui disparu (Aubréville).

Ce serait peut-être aussi le cas au Cameroun de la forêt à *Lophira alata* (azobé) et *Sacoglottis gabonensis*, riche en azobé qui pourrait remonter à des défrichements effectués au XVIII[e] siècle (R. Letouzey).



Cycles biologiques des espèces végétales. Chaque étape peut être isolée et l'on peut prévoir une série de projets de recherche qui contribueront à la compréhension de l'ensemble (Gómez-Pompa et Vázquez-Yanes, 1974).

Souvent, la forêt dense humide ne peut se reconstituer. C'est le cas des défrichements qui sont effectués en limite de la savane. Là en effet les herbes de savane brûlent et les feux de brousse empêchent la forêt dense de se reconstituer, d'autant qu'il s'agit de forêts souvent en équilibre fragile.

La forêt défrichée laisse alors la place à une savane à *Pennisetum purpureum* qui brûlera assez régulièrement et dans laquelle s'installent les essences de savane adaptées au feu.

D'autre part, le système de cultures itinérantes, pour permettre une reconstitution de la forêt, suppose une longue période de jachère forestière qui souvent n'est maintenant plus possible car la population s'accroît ; elle est maintenant fixée et ne veut pas de terrains de culture trop éloignés du village et il existe de plus des agglomérations importantes.

Dans ce cas le terrain s'épuise et après une série de rotations culturales trop rapides laisse la place à une assez pauvre savane à *Imperata cylindrica*.

On peut penser que jusqu'au XVII^e^ siècle la surface, sinon la composition floristique de la forêt dense humide n'a pas été sensiblement modifiée par des habitants peu nombreux vivant en symbiose avec le milieu naturel.

Au cours du XVII^e^ siècle, du XVIII^e^ et dans certaines régions du XIX^e^ siècle seulement, l'augmentation importante de la population à l'intérieur de la zone forestière, par l'arrivée en particulier de peuples de savanes, a amené une modification de la composition de la forêt dense humide mais aussi une réduction considérable de la surface qu'elle couvre.

Cette régression continue ; une étude effectuée par le centre technique forestier tropical à l'occasion de l'inventaire de la forêt dense de la Côte-d'Ivoire en 1966 a montré, en se basant sur une interprétation statistique de photographies aériennes prises d'une part entre 1954 et 1957, d'autre part en 1966, qu'en 10 ans, 2 800 000 ha de forêt dense, sur une surface de 9 799 000 ha, étaient passés de l'état boisé à l'état de cultures, jachères ou recrû secondaire.

Ceci est dû essentiellement à l'extension du réseau routier en particulier pour les besoins de l'exploitation forestière. Cette extension permet en effet une pénétration facile des massifs forestiers par les cultivateurs qui y installent leurs cultures sur défrichements.

On peut admettre avec Aubréville que la forêt dense a dû couvrir, sous réserve de certaines conditions de sol, au moins toute l'aire correspondant au climat guinéen forestier pour laquelle elle constitue un climax.

Forêt dense sèche

La forêt dense sèche est, elle aussi, défrichée par l'homme pour l'établissement de ses cultures. Le terrain abandonné donne alors une savane boisée issue de rejets de souche et de drageons, colonisée par des espèces xérophiles venues de régions plus sèches et surtout, si les feux de brousse se répètent, par des espèces adaptées au feu.

D'autre part, dans les forêts denses sèches, sans qu'il y ait défrichement, le feu se propage assez facilement dans le sous-bois en saison sèche ; il suit des couloirs mais se trouve assez vite arrêté dans des zones plus vertes de sorte qu'un seul passage du feu ne peut incendier des surfaces très élevées. Mais si le feu se répète d'année en année, les graminées s'installent ; désormais le terrain sera chaque année parcouru par le feu et le processus de savanisation est entamé. Si ce processus se limite à la disparition du sous-bois, il peut donner des forêts claires.

Ainsi, si le défrichement est normalement nécessaire pour détruire une forêt dense humide en équilibre avec le milieu, le feu seul suffit pour transformer les forêts sèches denses en savanes boisées.

Il est ainsi probable que la régression de la forêt dense sèche est très antérieure à celle de la forêt dense humide. La forêt sèche dense avec son sous-bois serré et enchevêtré est un obstacle à la circulation, on y marche difficilement, mais ce sous-bois en saison sèche brûle facilement et il est probable que l'homme, dès qu'il a disposé du feu, l'a incendié pour chasser, dégager les abords de son campement, se déplacer à la recherche de nouveaux territoires.

Ceci peut expliquer selon Aubréville comment une population peu nombreuse a transformé en savanes la plus grande partie de l'Afrique sèche et demi-sèche qui était couverte de forêts denses sèches ou claires ; tel est le cas des forêts de Casamance et de vastes étendues forestières de République Centrafricaine (Dekoa, Bakouma, Ippy, Rafaï, Lamio) recouvertes autrefois de forêts denses sèches ou dominaient les *Albizia*, en savanes ouvertes plus herbeuses que forestières.

Ces formations constituaient réellement des positions pionnières pour la forêt dense, des « forêts-limites » particulièrement vulnérables du fait d'une pluviométrie à peine suffisante d'une saison sèche longue (4 à 5 mois) et accusée et d'une présence humaine forte dans les savanes environnantes.

Forêts de montagne

Les forêts d'altitude sont dans les pays tropicaux, beaucoup plus encore que les forêts de plaine, exposées à la destruction par les feux ou par les défrichements suivis du feu. De nombreux facteurs rendent en effet les forêts sensibles à l'incendie : humidité absolue moins grande de l'air, vents violents parfois secs, forte sécheresse et échauffement de la surface du sol pendant les périodes d'insolation, xérophilie fréquente des formations situées sur les pentes.

Leur destruction est d'autant plus grave que sur les pentes le sol dénudé est entraîné par les pluies. Elles sont remplacées par des savanes.

Il est probable, selon Aubréville, que beaucoup de hautes terres actuellement couvertes de savanes parfois arborées ou arbustives (hauts plateaux du Katanga) avaient pour climax une végétation forestière.

Quelques caractères généraux des espèces secondaires en Afrique

Lorsque l'homme supprime par abattage ou incinération tout ou partie des espèces constituant un écosystème fores-

tier de forêt dense, des espèces forestières s'installent généralement dans les trouées d'abattage : on les qualifie d'« *espèces forestières secondaires* ». Elles sont en général complètement différentes des espèces abattues et vont constituer un nouvel écosystème forestier qui, s'il n'est pas à nouveau mutilé par l'Homme, peut évoluer avec le temps vers une formation relativement voisine de l'écosystème initial.

On peut caractériser ainsi les espèces forestières secondaires :

Elles sont héliophiles. Les espèces forestières secondaires ne peuvent pousser qu'en pleine lumière, en plein découvert dans des niveaux d'éclairement relatif compris entre 75 et 100. Si par accident, ou en limite des trouées de lumière où elles se sont installées, elles viennent à être surcimées, leur croissance s'arrête très vite, leur cime se déforme et elles peuvent disparaître complètement ;

Elles sont de croissance rapide, sinon très rapide. Cette croissance se situe en hauteur entre 1 et 4 mètres/an et en diamètre entre 2 cm et 4 cm/an. Leur houppier est souvent très fourni, de sorte qu'on les qualifie à juste titre d'« envahissantes » car elles éliminent ou gênent considérablement les autres espèces qui tentent de s'installer. A ce titre, elles constituent très généralement une gêne importante dans les plantations d'espèces de grand intérêt économique et, lors des opérations d'entretien, il faut les supprimer soit à la machette, soit par empoisonnement, soit par arrachage ;

Elles sont de faible longévité. Sur le plan biologique, c'est un peu une conséquence de leur grande rapidité de croissance, les deux caractères étant généralement antagonistes. Ce caractère relève certainement aussi de la concurrence qu'elles se font entre elles dans le sol et pour la lumière. Quelle qu'en soit la raison, la vie de ces espèces s'arrête généralement vers la 15e année, et ne semble dépasser que très exceptionnellement 25 ou 30 ans dans les meilleures conditions ;

Elles sont sélectives par rapport au sol. Les inventaires qui ont pu être faits dans les « brousses secondaires » montrent qu'en dehors de rares ubiquistes (*Trema guineense*), la plupart de ces espèces secondaires sont liées à certaines natures de sol, ce choix devant relever tant de leur structure que de leur composition chimique. C'est ainsi que *Alchornea* semble préférer les sols sableux, *Musanga* et peut-être *Harungana* les sols argileux ; de toutes façons, sur sols sableux, la vigueur du recrû formé par ces espèces est plus faible que sur sols silico-argileux ou argileux. Mais il est certain que nous avons encore beaucoup à apprendre en ce qui concerne les relations sol-végétation.

La légèreté et la faible dureté de leur bois relèvent de leur rapidité de croissance et de leur faible longévité car leur bois n'a pas le temps de se duraminiser. C'est parmi ces espèces que l'on trouve les bois présentant les plus faibles densités parmi toutes les espèces forestières mondiales : 0,1 à 0,2/0,3.

Sur le plan économique, ces caractères technologiques les écartent des emplois où le bois doit présenter de bonnes résistances mécaniques ; elles peuvent être utilisées toutefois en sciages et déroulages de caisserie, pour certains emplois spéciaux où la légèreté prime tout (containers d'aviation, modèles réduits d'aviation, etc.). Mais leur avenir réside surtout dans leurs emplois possibles en pâte à papier et panneaux légers ; du fait de leur installation naturelle derrière des abattages forestiers elles devraient présenter de l'intérêt pour des usines de pâte qui utiliseraient d'abord la forêt préexistante, puis ces espèces dont l'installation n'impliquerait aucun frais financier. Des études et recherches sont envisagées dans ce domaine (Gabon, Côte-d'Ivoire).

Mais un de leurs avantages primordiaux reste leur pouvoir colonisateur qui leur permet de protéger immédiatement le sol après les abattages réalisés par l'homme. Elles constituent de ce fait un chaînon dans la chaîne écologique qui, dans de bonnes conditions et si l'homme laisse faire la nature, permet de reconstituer un nouvel écosystème forestier dont la structure (sinon la composition botanique) redeviendra très voisine de celle de l'écosystème forestier initial ; grâce à elles, la forêt dense peut succéder à nouveau à la forêt dense et réétablir l'équilibre écologique initial au sens large du terme.

Un cas très intéressant sur le plan économique est celui des abattages forestiers prévus par l'exploitation de la forêt dense à des fins papetières : il s'agit de savoir en effet s'ils seront suivis de l'installation de formations secondaires à composition floristique assez constante dont les composantes auraient une valeur papetière intéressante, car dans l'affirmative, il ne serait plus nécessaire d'envisager des plantations après la coupe de la forêt préexistante. Des essais sont prévus à ce titre au Gabon, en Côte-d'Ivoire et au Cameroun.

En conclusion, l'insuffisance de nos connaissances porte essentiellement sur :

Les relations sol/végétation concernant les espèces secondaires ;

Les règles de la substitution à une forêt dense abattue « à blanc » d'une brousse d'espèces secondaires sur le plan de la composition floristique et de la valeur technologique de cette dernière.

Espèces secondaires et forêts secondaires

On mèle trop souvent, du fait d'une terminologie confuse « espèces secondaires » et « forêts secondaires » ; on confond ainsi espèces et formations.

Les espèces secondaires sont celles qui s'installent spontanément dans les défrichements d'une forêt naturelle, qu'elle soit primaire ou secondaire.

Les formations secondaires sont des biotopes forestiers constitués par des espèces secondaires colonisatrices de places vides, mais aussi par des espèces héliophiles de grands arbres (*Terminalia, Triplochiton, Aucoumea*, etc.) qui s'installent progressivement au milieu des premières colonisatrices, souvent caractéristiques des forêts caducifoliées et qui par leur présence amorcent le gradient

de reconstitution de la forêt : les forêts d'azobé (*Lophira alata*) de l'Ouest-Cameroun sont des forêts secondaires, alors que l'azobé n'est pas une essence forestière secondaire.

Stades de la succession

La succession présente en général dans les pluviisylves des caractéristiques semblables dans les trois régions tropicales humides du monde et, à moins d'être infléchie par le pâturage ou par l'écobuage et la culture répétés, elle tend à reconstituer le climax climatique à travers une série de biocénoses : plantes herbacées, buissons, arbres de petite taille à croissance rapide et à faible longévité, grands arbres caractéristiques de la forêt secondaire généralement héliophiles et à croissance rapide et enfin les espèces de la forêt primaire. En Amérique le stade de la forêt secondaire est souvent dominé par des espèces de *Cecropia*; en Afrique et en Malaisie par *Musanga cecropioides* et par des espèces de *Macaranga* respectivement qui sont toutes à croissance rapide avec une dissémination efficace des graines, ce qui facilite leur établissement temporaire. Les espèces de *Trema* se rencontrent en Afrique et en Malaisie. Si elles ne sont pas modifiées par le feu, le pâturage ou le défrichement, les forêts secondaires sont progressivement envahies par des espèces de la forêt primaire, et elles évoluent vers le climax climatique, probablement sur une très longue période (FAO, 1958). Le stade des plantes herbacées et des Graminées peut ne pas dépasser quelques semaines ou quelques mois.

La culture et l'écobuage répétés, ainsi que d'autres facteurs, « modifient le cours de la succession en donnant à certaines espèces l'avantage sur d'autres. Ces pratiques aboutissent souvent au remplacement de la forêt par une prairie qui simule un climax édaphique ou climatique » (Richards, 1952); ou parfois à un type de végétation buissonneuse avec arbres dispersés de taille moyenne, comme c'est le cas sur de grandes superficies en Afrique. D'ailleurs, au sujet de la question relative à la limite savane-forêt, la plupart des auteurs sont d'accord pour estimer que les savanes sont en général d'origine anthropique (Budowski, 1965; Schnell, 1971).

Dans les forêts humides caducifoliées, la succession évolue souvent vers des types semi-caducifoliés, où les espèces caducifoliées héliophiles sont progressivement éliminées par les espèces sempervirentes dont l'ombre les empêche de se développer. Cette tendance est accélérée par les mesures de protection contre le feu alors que les incendies annuels la ralentissent (FAO, 1958).

Caractères généraux

Budowski (1965) a établi une liste des caractères généraux de la séquence des types biologiques, en vue de son utilisation dans l'aménagement du territoire. Le tableau 1 résume les nombreuses observations de cet auteur sur les stades de la succession dans les biocénoses forestières tropicales. Plusieurs points méritent d'être soulignés. Premièrement, le nombre d'espèces par unité de surface augmente généralement au fur et à mesure que la succession avance. Non seulement un groupe d'espèces en remplace un autre, mais le nombre d'espèces et la répartition des individus au sein de celles-ci varient. Deuxièmement, la biomasse végétale augmente ainsi que la réserve d'éléments nutritifs, la couverture et la surface foliaires. Dans des peuplements secondaires de Panamá, ces éléments présentent au bout de six ans les valeurs caractéristiques d'une forêt évoluée (Golley *et al.*, 1975). Ainsi les intensités de la photosynthèse et de la transpiration de l'écosystème retrouvent rapidement leur niveau initial. D'autre part, les conditions microclimatiques sont rapidement reconstituées; Ross (1954) a constaté que dans une forêt secondaire de 14 ans les conditions mésologiques au niveau du sol ressemblaient beaucoup à celles d'une forêt évoluée. En résumé, si la réoccupation initiale d'un site par un ensemble d'espèces peut sembler due au hasard ou extrêmement variable et si la restauration intégrale de l'écosystème peut exiger des centaines d'années, cette remontée biologique épouse une succession répétitive et prévisible de types biologiques, de sorte que les caractéristiques fonctionnelles essentielles de l'écosystème sont assez rapidement reconstituées.

TABLEAU 1. Caractères généraux de la succession forestière dans les régions tropicales de basse altitude (d'après Budowski, 1965)

	Stade pionnier	Stades ultérieurs
Composition floristique	Un petit nombre d'espèces largement répandues	Espèces nombreuses
Strates	Peu nombreuses	Plusieurs
Troncs de grand diamètre	Aucun	Présents
Sous-bois	Dense	Moins dense
Forme des houppiers	Uniforme, vert très pâle	Variée, vert foncé
Age des arbres	Identique	Différent
Graines	Petites	Grosses
Régénération des essences dominantes	Inexistante	Fréquente
Croissance (diamètre et hauteur)	Rapide	Lente
Longévité des espèces dominantes	Faible	Grande
Dimension et forme des feuilles	En grande partie macrophylles	Surtout microphylles
Dureté et densité du bois	Tendre, léger	Dur, lourd
Lianes	Quelques espèces, nombreux individus, la plupart herbacées	Nombreuses espèces, peu d'individus, grandes et ligneuses
Épiphytes	Quelques espèces	Nombreuses espèces

Rythme

Peu d'études ont été faites en Afrique sur le rythme des successions. Il conviendrait d'effectuer des recherches en utilisant plusieurs parcelles, avec une description détaillée des conditions mésologiques. En dehors de l'Afrique, à Mindanao (Philippines), Kellman (1970) a étudié des parcelles d'âge identique dans des conditions de milieu différentes, et des parcelles d'âge distinct situées dans des conditions mésologiques identiques. Les résultats de certaines de ses observations sont résumés au tableau 2 qui montre nettement les variations entre parcelles du même âge. S'il existe une tendance générale à l'accroissement de la biomasse et du nombre d'espèces, l'amplitude de la variation entre les différentes parcelles peut être de l'ordre de 5. Snedaker (1970) a réalisé une étude analogue au lac Izabel (Guatemala). La variation des valeurs de la biomasse (tableau 3) selon les parcelles est également très grande. Ces deux études montrent que, lorsque l'échantillonnage est adéquat, les biocénoses de la sère semblent devenir plus proches les unes des autres. On ne dispose pas d'un nombre d'échantillons suffisant pour déterminer le rythme des modifications dans la composition des espèces, la biomasse, la production ou les réserves de nutriments dans les successions forestières tropicales. En se basant sur les études faites sur la production et la biomasse des écosystèmes forestiers du Pacifique occidental, Kira et Shidei (1967, voir chapitre 10) suggèrent la forme des courbes relatives à la vitesse probable des successions des forêts tropicales. Il existe une période initiale d'accroissement rapide de la biomasse et de la production qui atteignent un niveau maximal dans les dernières phases de la sère, pour ensuite diminuer légèrement jusqu'au stade de la maturité. Le stade le plus caractéristique de la forêt secondaire est probablement celui où la biomasse et la production sont maximales. En admettant que la courbe de Kira et Shidei représente de manière satisfaisante la vitesse ou le rythme de la succession dans les forêts tropicales et, connaissant les caractéristiques de la forêt évoluée, on peut prévoir la vitesse moyenne de la succession. Ces considérations théoriques permettraient de procéder à des observations des faits dans des peuplements réels, qui exigeraient des sondages dans des forêts d'âge différent, un choix correct des placeaux dans une zone forestière assez grande pour pouvoir disposer de zones non modifiées et de parcelles protégées de façon permanente et pouvant être manipulées expérimentalement. Il serait extrêmement utile de procéder à des séries d'expériences de ce genre dans des régions et des milieux différents. En procédant ainsi on pourrait faire des prévisions sur l'évolution de la succession dans le cas de divers types de modifications et calculer les coûts pour l'environnement et l'économie résultant d'erreurs commises dans l'aménagement du territoire.

TABLEAU 2. Biomasse épigée et nombre d'espèces végétales dans des parcelles de végétation secondaire à Mindanao, Philippines (d'après Kellman, 1970)

Age (années)	Biomasse (poids de matière fraîche en kg/ha × 10^{-3})	Nombre d'espèces végétales
1,0	31	48
1,0	23	104
2,5	39	45
3,0	27	21
6,5	119	66
7,0	117	77
7,0	83	46
7,0	27	26
19,0	136	50
19,0	116	61
19,0	103	61
19,0	81	55
21,0	134	93
23,0	84	23
27,0	419	81
27,0	370	78
Maturité	11 205	85

TABLEAU 3. Variation de la biomasse au cours de la succession végétale au lac Izabel, Guatemala (d'après Snedaker, 1970)

Age (années)	Nombre de parcelles	Biomasse (kg/ha)	
		Moyenne	Écart
0,83	10	9 415	4 430- 14 140
1	17	8 327	3 870- 15 690
2	16	14 199	5 600- 27 560
3	7	22 820	9 480- 46 240
4	16	26 908	12 920- 48 180
5	16	36 666	12 210- 84 420
6	16	44 669	14 730- 70 160
7	16	46 658	14 400- 96 830
8	4	65 823	29 070- 97 930
9	4	72 403	26 090-114 240
10	32	53 303	10 000-210 320

Stade terminal

Richards (1952) et Cousens (1965) contestent l'existence d'un état stable de maturité dans la forêt tropicale humide. Ils estiment que la forêt naturelle se compose toujours d'une mosaïque de stades d'âge différent dans lesquels on trouve en proportions variables les éléments jeunes, intermédiaires et âgés de la sère. Cette notion d'un équilibre dynamique de la forêt tropicale est probablement plus proche de la réalité que la notion antérieure de biocénoses forestières climaciques. Ces successions aboutissent à des résultats qui sont fonction de l'évolution antérieure et de la disponibilité des êtres vivants ainsi que des conditions mésologiques.

Lorsque les perturbations sont très étendues et continues, la succession peut être retardée et infléchie vers une biocénose qui peut supporter ces conditions. La forêt de pins de la Cordillère centrale de Luzon, est un exemple

de pyroclimax dans le domaine normal d'une forêt tropicale feuillue. Il est extrêmement important de faire des prévisions exactes quant aux stades terminaux de la succession afin que les paysages ne soient pas traités à posteriori mais que les perturbations soient contrôlées de telle sorte que même si des erreurs d'aménagement sont commises, la restauration pourra reconstituer l'écosystème antérieur (voir chapitre 8).

Exemples africains

Un certain nombre d'exemples de succession faisant suite à une transformation de la forêt peuvent être présentés pour l'Afrique et pour des formations pantropicales.

Zaïre

Après défrichement et un cycle cultural court, la succession se déroule selon le schéma caractéristique suivant : plantes nitratophiles (rudérales) ubiquistes postculturales, phase préforestière, forêt secondaire jeune, forêt secondaire âgée, reconstitution de la forêt originelle, chaque phase étant plus longue que celle qui la précède. Or seules les régions pratiquement inhabitées sont encore recouvertes par la forêt primaire; partout ailleurs les essarteurs s'attaquent aux formations secondaires mélangées aux reliques de la forêt primaire. Il en résulte une structure extrêmement intriquée.

A la fin d'un cycle cultural ou après le passage des feux, la zone est occupée par une association nitratophile à *Caloncoba welwitschii* et *Trema orientalis* (lorsqu'une savane secondaire est protégée du feu, ce ne sont pas les arbustes pyrorésistants et xérophiles de la savane, mais ceux appartenant à cette association qui occupent le terrain). A cette phase succède bientôt une formation secondaire jeune à *Musanga cecropioides* qui atteint son développement optimal au bout de huit à dix ans lorsque le stade antérieur a pratiquement disparu. *Musanga* atteint une hauteur de 15 à 20 m; c'est une essence de lumière stricte, qui renouvelle son feuillage à un rythme rapide et contribue activement à la reconstitution de l'humus du sol; son houppier en forme de parapluie laisse passer suffisamment de lumière pour les héliophytes facultatifs et d'autres essences de la forêt secondaire qui traversent la canopée; on assiste alors au déclin de la formation à *Musanga*. Les stades suivants sont dominés par des héliophytes moins stricts, à croissance assez rapide, qui atteignent une hauteur de 35 m, tandis que le sous-bois de la phase à *Musanga* persiste pendant longtemps. Les espèces de la forêt secondaire âgée qui se multiplient progressivement représentent le stade aboutissant à une reconstitution du type initial de forêt; la plupart de ces espèces sont caducifoliées.

Dans certaines régions du Zaïre, l'abattage incontrôlé d'arbres pour la fabrication du charbon de bois a pris au cours des dernières années des proportions considérables.

Nigéria

Dans la réserve forestière d'Omo (autrefois Shasha), des observations ont été faites dans des parcelles non cultivées pendant cinq ans et demi, quatorze ans et demi et dix-sept ans et demi. Les premiers (mais éphémères) envahisseurs sont les adventices des terres cultivées. Le stade suivant correspond à des espèces caractéristiques de la forêt secondaire : *Musanga cecropioides*, *Trema guineense*, *Vernonia conferta*, *V. frondosa* et *Fagara macrophylla*. Ces essences ont une taille suffisante pour supplanter les adventices; elles acquièrent une place dominante et la conservent pendant quinze à vingt ans. Quelle est l'espèce qui devient dominante la première ? C'est, dans une certaine mesure, une question de chance, mais la présence dans la zone ou au voisinage de celle-ci de diaspores au moment opportun joue également un rôle. Le facteur chance peut devenir moins important et le facteur concurrence au contraire plus déterminant lorsqu'une biocénose fermée s'est constituée.

Partout *Musanga cecropioides* devient dominant au bout de trois ans. Il ne semble pas croître sur un sol dénudé, mais il exige un couvert végétal. L'espèce subdominante est *Macaranga barteri*. *Musanga* ne se régénère pas à son propre ombrage et il meurt de vieillesse à quinze ou vingt ans. A ce stade, d'autres espèces ont atteint une hauteur de 20 à 25 m (espèces d'*Albizia*, *Anthocleista*, *Diospyros*, *Discoglypremna*, *Funtumia*, *Sarcocephalus*, etc.); sont également présents de jeunes arbres appartenant aux espèces dominantes de la pluviisylve. La tendance vers le rétablissement du climax est évidente mais la jeune forêt proche de ce climax contient encore une forte proportion d'espèces de lumière. Il est probable que se produiront d'autres modifications de longue durée jusqu'à ce qu'un état plus stable soit atteint.

Afrique occidentale

Plusieurs espèces qui sont normalement présentes dans la forêt primaire et qui possèdent une plasticité écologique assez grande peuvent participer aux premiers stades de la succession (par exemple *Heisteria parvifolia*, certains *Ficus*, *Palisota hirsuta*), ainsi que des espèces héliophiles appartenant aux genres *Pycnanthus*, *Triplochiton* et *Terminalia*. Mais la formation secondaire basse est surtout caractérisée par la présence de plusieurs arbustes qui, normalement, n'appartiennent pas à la forêt primaire de la région. Certains font partie des biocénoses ripicoles (par exemple, *Alchornea cordifolia*, *Macaranga*, *Musanga cecropioides*, *Costus*), d'autres à des formations édaphiques relativement basses et sèches telles que celles situées sur les crêtes rocheuses (par exemple *Holarrhena*, *Newbouldia*). Au niveau des écotones forêt-savane, des espèces savanicoles (par exemple *Piliostigma thonningii*, *Parkia biglobosa*) peuvent participer au peuplement ou même devenir dominantes. Les espèces héliophiles de la forêt semi-caducifoliée peuvent s'installer dans les éclaircies de la pluviisylve et certaines d'entre elles ont une grande longévité et donnent de grands arbres, par exemple *Triplochiton scleroxylon* en Côte-d'Ivoire.

Les successions se poursuivent sans doute pendant des siècles. De grands individus de *Ceiba pentandra*, âgés de 80 à 100 ans, qui se trouvent sur l'emplacement d'anciens villages indiquent que cette forêt est encore loin de son climax. De telles successions sont généralement interrom-

pues lorsque les essarteurs s'attaquent aux jeunes stades de la forêt secondaire. Il en résulte souvent des biocénoses arbustives denses, avec des arbres épars, moyens ou petits, et souvent de grands palmiers à huile (*Elaeis guineensis*) épargnés lors du défrichement. Si l'intervention humaine cesse, la succession reprendra vers la reconstitution de la forêt; dans le cas contraire, l'évolution régressive pourra aboutir à une savane. Le feu est un facteur prédominant de cette évolution, et des successions régressives se dérouleront plus facilement dans les forêts semi-caducifoliées que dans les véritables pluviisylves. Le caractère anthropique de l'écotone forêt-savane est confirmé par son apparition tranchée, la présence de vestiges de forêt dense dans la savane, le mélange d'îlots de forêt et de savane dans certaines régions, ainsi que par la présence dans la savane de grands arbres au tronc droit appartenant à la forêt dense.

Formations pantropicales

Mangroves

Les espèces de la mangrove fructifient abondamment chaque année mais la fermeture du couvert empêche la survie des plants de l'espèce désirée. L'éclaircie de la canopée est donc bénéfique. En général l'abattage des arbres retarde les premiers stades de la succession, ou accélère les derniers, ou encore augmente la proportion des espèces du sous-bois dans le climax. Toute tentative pour accélérer la succession en abattant les espèces pionnières d'*Avicennia* se traduit par une régénération abondante et la formation d'un taillis. Dans les zones moins humides l'abattage favorise la prolifération de *Bruguiera gymnorhiza* dans les forêts à *Rhizophora*, et dans les zones les moins humides la coupe est presque invariablement suivie par un fourré dense de fougères du genre *Acrostichum* qui marque la fin de la succession de la mangrove. Dans la forêt climacique humide à *Rhizophora*, la régénération est en général assez satisfaisante, mais même dans ce cas la coupe augmente sans aucun doute la proportion de *Bruguiera parviflora*, qui est une espèce du sous-bois.

Conifères

Très peu de recherches ont été effectuées sur la succession des forêts de conifères ; elle évolue en général vers la forêt d'essences feuillues mélangées. C'est seulement lorsque les conditions sont défavorables aux feuillus (fertilité et humidité du sol faibles, acidité élevée) que les conifères tropicaux forment des peuplements purs. Dans les sites plus chauds, plus humides et plus fertiles, la concurrence favorise les feuillus. Toutefois des feux répétés permettent aux conifères de prendre le dessus. En outre, de nombreuses espèces tropicales de conifères peuvent croître de façon satisfaisante dans une gamme étendue de climats et de sols, et la présence aléatoire de biotopes ouverts et de graines en quantité suffisante a donné lieu à de nombreuses répartitions curieuses. Ces forêts peuvent être menacées par le pâturage, les feux étendus et les insectes ravageurs.

Bambous

La coupe rase, les feux et le pâturage constituent les principales modifications des forêts de bambous. La coupe rase tend à diminuer la production de nouveaux chaumes. Les feux peuvent être très intenses, en particulier après la floraison grégaire, et ils détruisent les germinations; le pâturage (Inde), combiné ou non avec le feu, peut aller jusqu'à faire disparaître le bambou sur de vastes superficies. Contrairement à ce qui se produit dans le cas des feux, les germinations survivent à un pâturage intensif à l'intérieur des touffes de bambous morts et, le hasard aidant, ils pourront contribuer à la régénération.

Les bambous sont en général très grégaires. Ainsi en Inde, *Melocanna bambusoides* et *Dendrocalamus strictus* constituent quelquefois la formation secondaire entière sur des friches abandonnées; ils peuvent subsister longtemps comme subclimax, car les feux ne détruisent pas les rhizomes souterrains. En l'absence d'écobuage, les arbres de la forêt originelle peuvent se réinstaller progressivement.

Forêts de montagne

En Afrique orientale l'action destructrice de l'homme se fait sentir jusqu'à 2 000 m et les feux peuvent se propager jusqu'à 4 000 m. En Afrique en général, à des altitudes moyennes, la forêt est remplacée par des prairies dont les espèces proviennent de la savane voisine. Au Cameroun, les prairies altimontaines au-dessus de 2 000 m sont brûlées ; il semble qu'on puisse imputer à ces feux la régression des lisières forestières. Il existe en Afrique occidentale de nombreux exemples de forêts de moyenne altitude détruites par les feux.

Conclusions

Si les perturbations provoquées par les phénomènes naturels et les animaux de la forêt sont parfois localement importantes, elles n'ont cependant qu'une incidence mineure. Le feu qui engendre des modifications profondes de ces écosystèmes forestiers est essentiellement un facteur biotique. L'érosion du sol provoque des pertes qui ne peuvent être compensées que sur une longue période ; elle est presque toujours due à l'intervention humaine. Celle-ci est donc à l'origine des transformations les plus profondes et aux conséquences les plus graves. Dans les régions forestières peu peuplées comme en Amazonie et dans certaines parties de la Nouvelle-Guinée, les modifications ont été faibles, et de vastes superficies de forêt primaire existent encore. Mais lorsque les populations humaines sont plus denses, les modifications ont concerné à la fois l'étendue, la composition et le caractère des forêts. Elles sont considérables en Afrique où, par endroits, la forêt climacique a disparu complètement ou n'est plus représentée que par des reliques. Des situations semblables existent dans de nombreuses autres régions tropicales.

L'écotone forêt-savane est en général d'origine anthropique, encore que certaines savanes soient très anciennes.

En l'absence de feu, la forêt envahit généralement la savane, qui est le plus souvent un pyroclimax.

Les perturbations de la forêt primaire conduisent à des successions secondaires qui, en dépit de variantes multiples, se déroulent suivant un schéma assez semblable dans différentes régions. Les jeunes stades de la succession présentent en effet une analogie considérable du point de vue physionomique et floristique. Les arbres caractéristiques de la forêt secondaire ont un certain nombre de propriétés communes. Si elle n'est pas modifiée, la forêt secondaire sera progressivement envahie par les espèces arborées climaciques. Cependant, cette évolution durera de nombreuses années et, très souvent, la succession sera interrompue à un stade jeune ou intermédiaire. Lorsque la perturbation cesse, la succession recommence. Des modifications répétées, telles que les feux, conduisent souvent à une succession régressive dont les résultats sont des prairies, des formations arbustives ou des forêts claires. Les transformations induites par la sylviculture modifient également, ou bouleversent complètement, l'écosystème (par exemple, dans le cas des plantations forestières à des fins industrielles).

Les connaissances des événements se déroulant après la modification de l'écosystème forestier tropical humide demeurent lacunaires. Le transfert de l'expérience d'une région à l'autre est délicat, à moins qu'on ne connaisse exactement les conditions dans lesquelles cette expérience a été acquise; en outre, le transfert d'une génération à la suivante n'est pas facile. La condition préalable à la manipulation et à l'exploitation forestière de l'écosystème est une meilleure connaissance des causes et des effets des modifications provoquées par l'homme.

Une excellente revue de la littérature sur les forêts et sur des questions qui leur sont associées a été préparée par Hemmings (1974). Elle se réfère à de nombreux ouvrages introductifs aussi bien qu'à des publications spécialisées dans différents domaines d'étude, y compris la gestion et l'écologie des forêts.

Les recherches nécessaires et les priorités

Les recherches relatives aux forêts tropicales humides devraient porter sur les domaines suivants :

Étude des modifications de nature faunistique, floristique et structurale qui accompagnent les perturbations provoquées par l'homme dans les forêts tropicales humides peu ou pas manipulées. Ces recherches permettront d'élucider les points suivants : où et sous quelle forme se trouvent les diaspores dans les éclaircies opérées dans la canopée (graines dans le sol, dont la dormance a été levée, graines introduites après la création des clairières, germinations et jeunes plants présents sur le terrain avant la création des clairières); effet sur l'environnement des dimensions et du type de clairière; conditions de la survie ou de la disparition des espèces colonisatrices importantes et développement ultérieur du recrû dans les clairières.

Étude des changements de nature faunistique, floristique et structurale qui se produisent dans la végétation secondaire sur des sites précédemment occupés par des forêts tropicales humides, et notamment : effet de la durée, de la taille, de la composition floristique et faunistique originelles et de l'utilisation antérieure des terres sur le processus de succession; effet de la composition de la végétation antérieure et de la végétation adjacente sur le sens, la vitesse et la nature de la succession; effet spécifique de la composition floristique et de la structure des différentes phases de la succession sur les derniers stades; influence des types de sol et des conditions édaphiques sur l'installation et la constitution des successions initiales; productivité des divers stades de la sère par rapport à celle de la forêt évoluée.

Ces études pourraient se faire sous forme d'une analyse de l'écosystème grâce à une série d'expériences en nombre suffisant et soigneusement conçues, dans des zones d'étude permanentes, surveillées et protégées, afin de mettre en évidence les rythmes de la succession dans le cas d'opérations variées, l'accumulation des éléments nutritifs essentiels et les relations entre le sol, les micro-organismes, les plantes et les animaux.

Étude autécologique et écophysiologique des principales espèces. Ces travaux permettraient de comprendre le rôle de chaque espèce à l'intérieur de l'écosystème et d'identifier les caractères spécifiques qui conditionnent leur réussite dans la régénération. Ces recherches pourraient concerner la phénologie de la floraison et de la fructification, les moyens, l'efficacité et la sûreté des mécanismes de dissémination, les conditions requises pour la germination et la croissance initiale, la durée de vie et la capacité germinative des graines dans diverses conditions, le degré de sciaphilie à différents stades de la croissance et dans les cas d'intervention d'autres facteurs limitants, la durée pendant laquelle les espèces peuvent se maintenir et reprendre une croissance active dans des conditions d'éclairement accru, ainsi que les vitesses de croissance dans des conditions mésologiques particulières.

Recherches sur les groupes d'organismes ou sur des éléments de l'écosystème dans la mesure où ils sont liés à la succession. Ces groupes pourraient être des consommateurs ou des décomposeurs, des mycorrhizes, des reptiles, des prédateurs de graines, etc. Une certaine priorité devrait être accordée à ces derniers. Le rôle de ces organismes dans la succession devrait être élucidé afin de pouvoir établir des modèles relatifs aux interactions dans l'ensemble du système.

D'autres études spécifiques pourraient être entreprises sur : les facteurs physiques influant sur le microclimat au cours de la succession, les cycles biogéochimiques pendant et après la modification, le rôle des conifères tropicaux, leur régression ou leur expansion en fonction de l'abattage, des feux et du pâturage, l'écotone forêt-savane dans des parcelles protégées des feux et du pâturage, etc.

Enfin, des études devraient être entreprises sur les moyens et les méthodes de manipulation de la remontée biologique. Si le processus peut être accéléré en introduisant des organismes ou des éléments nutritifs essentiels ou par toute autre intervention, les conséquences négatives d'une

modification du milieu pourraient être réduites (voir chapitre 20).

Ce type de recherche est essentiellement autécologique et il pourrait faciliter l'aménagement de certaines forêts. Si des informations suffisantes étaient recueillies sur des espèces particulières, les caractères de la forêt, considérée comme un ensemble, pourraient être synthétisés, mais cela peut ne pas être vrai pour les forêts tropicales complexes où les propriétés globales ne peuvent être déduites d'événements isolés. C'est ainsi que Hopkins, Webb et Williams (1975, non publié) partent de l'hypothèse qu'une forêt tropicale complexe est un système stochastique et non déterminé dont la régénération est comparable au processus d'autocicatrisation d'un organisme vivant. Les propriétés générales du système stochastique ne peuvent être déduites d'une étude détaillée des propriétés de quelques éléments constitutifs. On peut mesurer de nombreux éléments de la structure, de la croissance et des cycles biologiques de certaines essences forestières; toutefois, ce ne sont pas les valeurs elles-mêmes mais leur répartition ainsi que les paramètres qui contrôlent cette répartition qu'il est nécessaire de connaître. Hopkins, Webb et Williams proposent de rassembler des données sur les répartitions dans le temps et dans l'espace qui sont les plus utiles dans l'immédiat, c'est-à-dire celles de la floraison, de la viabilité des graines et des ouvertures de la canopée de diverses dimensions. Dans ce genre de recherches, l'identification des essences n'est pas nécessaire; cette opération n'aurait en effet qu'un intérêt : savoir quelles sont les espèces qui se trouvent à la limite des distributions et, partant, dans une situation particulièrement favorable ou défavorable au point de vue de la régénération. Une fois ces distributions connues, il sera peut-être possible de simuler sur ordinateur le processus de régénération et, par voie de conséquence, de rechercher les conditions limites dans lesquelles le système devient instable et, finalement, cesse de fonctionner.

Bibliographie sélective

ANAYA, A. L. ; ROVALO, Y. M. Alelopatía en plantas superiores : diferencias entre el efecto de la presión osmótica y los alelopáticos sobre la germinación y crecimiento de algunas especies de la vegetación secundaria de una zona cálido húmeda de México. In : Gómez-Pompa, A. ; Vázquez-Yanes, C. (eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz.* México, Inst. Biol. UNAM, 1975.

AUBRÉVILLE, A. La forêt coloniale : les forêts de l'Afrique occidentale française. *Annales Acad. Sci. Colon.* (Paris), 9, 1938, p. 1-245.

BATCHELDER, R. B. Spatial and temporal patterns of fire in the tropical world. In: *Proc. Sixth Annual Conf. Tall Timbers Fire Ecology* (Tallahassee, Florida), 1967, p. 171-190.

BAUR, G. N. *The ecological basis of rain forest management.* Forestry Commission of New South Wales, Australia, 1961-62, 499 p. Rome, FAO, André Meyer Fellowship Programme Report, 1962, 499 p.

BOURLIÈRE, F. The comparative ecology of rain forest mammals in Africa and tropical America: some introductory remarks. In: Meggers, B. J.; Ayensu, E. S.; Duckworth, W. D. *Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review*, p. 279-292. Washington, D.C., Smithsonian Institution Press, 1973, 350 p.

BRETSKY, P. W.; BRETSKY, S. S.; LEVINTON, J.; LORENZ, D. M. Fragile ecosystems. *Science*, 177, 1973, p. 1147.

BUDOWSKI, G. Distribution of tropical American rain forest species in the light of successional processes. *Turrialba* (Costa Rica), 15, 1965, p. 40-42.

——. Fire in tropical American lowland areas. In: *Proc. Fifth Annual Conf. Tall Timbers Fire Ecology* (Tallahassee, Florida), 1966, p. 5-22.

CATINOT, R. Sylviculture en forêt dense africaine. *Bois et Forêts des Tropiques*, n° 100 à 104, 1965.

CENTRE TECHNIQUE FORESTIER TROPICAL (CTFT). *Caractères des espèces forestières secondaires.* Nogent-sur-Marne, Publ. multigr., 1974, non publié.

COUSENS, J. E. Some reflections on the nature of Malayan lowland rain forest. *Malayan Forester*, vol. 28, no. 2, 1965, p. 122-128.

DOBBEN, W. H. van; LOWE-MCCONNELL, R. H. (eds.). *Unifying concepts in ecology.* Report of the plenary sessions of the first international congress of ecology (The Hague, September 8-14, 1974). The Hague, W. Junk B. V. Publishers; Wageningen, Centre for agricultural publishing and documentation, 1975, 302 p.
Chapters on 'Flow of energy and matter between trophic levels'; 'Comparative productivity in ecosystems'; 'Diversity, stability and maturity in natural ecosystems'; 'Diversity, stability and maturity in ecosystems influenced by human activities'; 'Strategies for management of natural and man-made ecosystems'.

DONIS, C. A. Shifting agriculture (Shag). In: *Proc. Duke Univ. Tropical Forestry Symp.* (Durham, USA), 1965, p. 30-43.

FAO. *Tropical silviculture*, vol. I, II. Rome, 1958, 190 p., 415 p.

FARNWORTH, E. G.; GOLLEY, F. B. (eds.). *Fragile ecosystems. Evaluation of research and applications in the Neotropics.* Berlin, New York, Springer Verlag, 1974, 258 p.

FRASER DARLING, F. Impact of man on the biosphere. L'impact de l'homme sur la biosphère. *Unasylva* (Rome, FAO), vol. 22 (2), no. 89, 1968, p. 3-13.

FRESON, R.; GOFFINET, G.; MALAISSE, F. Ecological effects of the regressive succession muhulu—miombo—savanna in Upper-Shaba (Zaire). In: *Proc. First Intern. Congr. of Ecology* (The Hague), 1974, p. 365-371.

GOLLEY, F. B.; MCGINNIS, J. T.; CLEMENTS, R. G.; CHILD, G. I.; DUEVER, M. J. *Mineral cycling in a tropical moist forest ecosystem.* Athens, Georgia, Univ. of Georgia Press, 1975, 248 p.

GÓMEZ-POMPA, A.; VÁZQUEZ-YANES, C.; GUEVARA, S. The tropical rain forest: a non-renewable resource. *Science*, 177, 1972, p. 762-765.

GÓMEZ-POMPA, A.; VÁZQUEZ-YANES, C. Studies on the secondary succession of tropical lowlands: the life cycle of second-

ary species. In: *Proc. First Intern. Congr. of Ecology* (The Hague), 1974, p. 336–342.

GUEVARA, S.; GÓMEZ-POMPA, A. Seeds from surface soils in a tropical region of Veracruz, Mexico. *J. Arnold Arboretum*, 53, 1972, p. 312–335.

HEMMINGS, E. F. *A review of forestry and allied literature.* London, The British Council, 1974.

JANZEN, D. H. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* (Chicago), 104, no. 940, 1970, p. 501–528.

JONES, E. W. Ecological studies on the rain forest of southern Nigeria. IV. The plateau forest of the Okomu Forest Reserve. Part I. The environment, the vegetation types of the forest and the horizontal distribution of species. *J. Ecol.*, 43, 1955, p. 564–594.

——. Ecological studies on the rain forest of southern Nigeria. IV (continued). The plateau forest of the Okomu Forest Reserve. Part II. The reproduction and history of the forest. *J. Ecol.*, 44, 1956, p. 83–117.

JORDAN, C. F. A world pattern in plant energetics. *Amer. Sci.*, 59, 1971a, p. 425-433.

KEAY, R. W. J. Seeds in forest soils. *Nigeria Forestry Inform. Bull.* (new series), 4, 1960, p. 1–12.

KELLMAN, M. C. Some environmental components of shifting cultivation in upland Mindanao. *J. Trop. Geogr.*, 28, 1969, p. 40–56.

——. *Secondary plant succession in tropical montane Mindanao.* Canberra, Australia, Australian National University, Dept. Biogeogr. Geomorph., Publ. BG/2, 1970, 174 p.

——. The viable weed seed content of some tropical agricultural soils. *J. Appl. Ecol.*, 11, 1974, p. 669–678.

KIRA ; SHIDEI, T. Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the western Pacific. *Japanese Journal of Ecology*, vol. 17, no. 2, 1967, p. 70-87.

KLINE, J. R. *Terrestrial ecosystems.* Contribution to mineral cycling in south-eastern ecosystems, May 1974. Augusta, Ga., 1975.

LEBRUN, J.; GILBERT, G. *Une classification écologique des forêts du Congo.* Publ. INEAC (Bruxelles), Sér. scient., n° 63, 1954, 89 p.

LIEW, T. C.; WONG, F. O. Density recruitment mortality and growth of dipterocarp seedlings in virgin and fogged-over forests in Sadak. *Malayan Forester*, vol. 36, no. 1, 1973, p. 3–15.

MEGGERS, B. J.; AYENSU, E. S.; DUCKWORTH, W. D. *Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review.* Washington, D.C., Smithsonian Institution Press, 1973, 350 p.

MICHELSON, A. *Considérations sur la forêt spontanée africaine et son exploitation. Statistiques relatives à la régénération naturelle de cette forêt.* Étud. Forest., Comité national du Kivu, Nouv. Sér., n° 5, 1953, 91 p.

NOAKES, D. S. P. Mangrove. In: *Tropical silviculture*, vol. II, p. 309–318. Rome, FAO, 1958, 415 p.

NYE, H. Some soil processes in the humid tropics. I. A field study of a catena in the West African forest. *J. Soil Sci.*, 5, 1954, p. 7–21.

NYE, P. H. ; GREENLAND, D. J. *The soil under shifting cultivation.* Technical Comm. no. 51. Harpenden, Commonwealth Bureau of Soils, 1960, 156 p.

RICHARDS, P. W. *The tropical rain forest: an ecological study.* Cambridge Univ. Press, 1952, 450 p., 4th ed. with corrections, 1972.

ROLLET, B. *L'architecture des forêts denses humides sempervirentes de plaine.* Nogent-sur-Marne, Centre technique forestier tropical (CTFT), 1974, 298 p.

ROSS, R. Ecological studies on the rain forest of southern Nigeria. III. Secondary succession in the Shasha Forest Reserve. *J. Ecol.*, 42, 1954, p. 259–282.

SCHNELL, R. *Introduction à la phytogéographie comparée des pays tropicaux.* 2 vol. Paris, Gauthier-Villars, 1970, 500 p.; 1971, 452 p.

SCHULZ, J. P. *Ecological studies on rain forest in northern Surinam.* Verhand. Koninkl. Nederl. Akad. van Wetensch. 2/LIII, no. 1, 1960.

SNEDAKER, S. C. *Ecological studies on tropical moist forest succession in eastern lowland Guatemala.* Unpublished Ph. D. thesis, University of Florida (Gainesville), 1970, 131 p.

STEENIS, C. G. G. J. Van. Basic principles of rain forest sociology. In: *Study of tropical vegetation. Proceedings of the Kandy Symposium*, p. 159–163. Paris, Unesco, 1958, 226 p.

TRICART, J.; CAILLEUX, A. *Le modelé des régions chaudes — forêts et savanes. Traité de géomorphologie*, vol. V. Paris, Société d'édition de l'enseignement supérieur, 1965, 322 p.

VÁZQUEZ-YANES, C. Studies on the germination of seeds of *Ochroma lagopus* Swartz. *Turrialba* (Costa Rica), vol. 24, no. 2, 1974, p. 176–179.

WEBB, L. J.; TRACEY, J. G.; WILLIAMS, W. T. Regeneration and pattern in the sub-tropical rain forest. *J. Ecol.*, vol. 60, no. 3, 1972, p. 675–695.

WHITMORE, T. C. *Tropical rain forests of the Far East.* Oxford, Clarendon Press, 1975, 278 p., 550 réf.

10 Production primaire brute et nette, paramètres de croissance

Introduction
Définitions

Facteurs de la production

Problèmes d'échantillonnage
Production primaire brute
Production primaire nette
Taille des parcelles
Nombre d'échantillons
Relation entre le poids et le diamètre du tronc
Époque et durée d'échantillonnage
Évaluation de la biomasse hypogée
Résumé

Évaluation de la production
Production primaire brute et nette
Production de litière
Production des divers constituants des arbres
Résumé

Les recherches nécessaires et les priorités

Bibliographie

Introduction

La matière organique végétale est principalement produite par photosynthèse. Une partie de la production correspond à une augmentation de biomasse, récoltable par l'homme ou par d'autres consommateurs. Une autre partie est utilisée par la végétation pour son propre entretien. L'activité photosynthétique se déroule dans les feuilles vertes, réparties sur les branches d'individus eux-mêmes groupés en populations formant des communautés ou des peuplements forestiers. Les communautés forment à leur tour une mosaïque d'unités de paysages végétaux. On peut traiter de la production à n'importe quel niveau de cette hiérarchie. Cependant, pour bien comprendre la production à chacun de ces niveaux, il est nécessaire d'étudier celui qui le précède et celui qui le suit. Par exemple, l'étude de la production d'une espèce ligneuse requiert au préalable celle des facteurs de l'environnement qui conditionnent la composition par âge, la taille et la localisation des individus. Les conclusions sur cette population doivent être interprétées dans le contexte global de toutes les espèces, végétales et animales, constitutives de la forêt. Les écologistes et les forestiers ont ainsi étudié la production de la forêt tropicale dans son ensemble, en tant qu'entité abstraite, mais aussi celle de communautés forestières, de populations, d'espèces distinctes d'arbres et d'individus. Toutes ces études sont nécessaires pour bien comprendre la production des forêts tropicales; malheureusement, l'accent n'a pas été mis de façon identique ou convenable à tous les niveaux.

Définitions

Les définitions classiques de la production forestière, utilisées dans le Programme biologique international (PBI), sont directement reprises de Newbould (1967) :

« L'assimilation de matière organique par une communauté végétale pendant un laps de temps donné (par exemple, une année), y compris la quantité dépensée par respiration, est appelée *production primaire brute.* La production brute moins la respiration, c'est-à-dire la formation de tissus et de substances de réserve pendant cette période, correspond à la *production primaire nette,* PPN, parfois simplement dénommée production primaire. Quand la production est mesurée en poids sec, cela comprend des sels minéraux intégrés aux produits de la photosynthèse. On doit parler de *production organique* lorsqu'on déduit le pourcentage de

cendres ou que la méthode utilisée ne permet d'estimer que la quantité de substances organiques.

» En général, on compare les productions primaires d'origine photosynthétique à partir de la courbe cumulée d'*assimilation nette*' (production nette de matière sèche par les organes verts) sur une ou plusieurs années ou cycles de végétation. Celle-ci peut être établie à partir de la somme de divers éléments déterminés périodiquement tout au long de l'année : *a*) variation de la biomasse; *b*) pertes par mort et formation de litière épigée et hypogée; *c*) récolte par l'homme (dans certains cas); *d*) consommation par les animaux (déterminée à partir d'études botaniques et zoologiques).

» L'unité d'étude est généralement un système biologique global, c'est-à-dire : la somme des biomasses sur pied des organismes vivants considérés, sur une surface et à un moment donnés. La biomasse est l'ensemble de la matière vivante présente à un moment déterminé dans le système (c'est-à-dire les plantes photosynthétisantes constituant un peuplement forestier). Elle inclut le bois et l'écorce (qui peuvent être morts) mais non les racines et les branches mortes (sans bourgeons viables). Elle sera ici exprimée en poids de matière sèche, global ou sans les cendres (= poids de matière organique). La biomasse peut être déterminée directement par pesée ou indirectement, par mesure du volume et de la densité des divers composants. »

Ces définitions usuelles se rapportent à l'ensemble des plantes formant l'élément premier ou primaire des écosystèmes forestiers. Cependant, les plantes, ou producteurs primaires, ne sont qu'un des éléments des écosystèmes, chacun de ces éléments pouvant avoir une production propre. De plus, l'écosystème, considéré comme un ensemble, peut également avoir une production; c'est la production globale de l'écosystème, distincte de la production primaire végétale. Dans un écosystème climacique, en équilibre, la production nette de l'écosystème (production primaire nette moins respiration totale de l'ensemble des hétérotrophes) est voisine de zéro; cette valeur pouvant évidemment beaucoup varier sur de petites surfaces.

Facteurs de la production

La production est essentiellement un processus physiologique qui synthétise la matière organique par photosynthèse. Les plantes se divisent en deux types photosynthétiques : les plantes en C_3 où l'acide phosphoglycérique est le produit de fixation primaire du gaz carbonique et les plantes en C_4 avec, à la place, les acides malique et aspartique (Hatch et Slack, 1966). Les plantes en C_3 ont une photorespiration réduisant l'efficacité de la photosynthèse; les plantes en C_4 ne semblent pas avoir de photorespiration. Les plantes en C_4 paraissent spécialement adaptées aux milieux chauds et secs bien qu'on les trouve aussi ailleurs. Beaucoup de Graminées tropicales sont des plantes en C_4. L'étude du rôle écologique des plantes en C_4 vient juste de commencer et elle constitue un sujet d'un intérêt considérable.

Chez les plantes en C_3, plus caractéristiques des forêts tropicales, la photosynthèse est limitée par le processus chimique lui-même et par la physiologie et l'architecture du feuillage. Par exemple, Bonner (1962) fait remarquer que le taux d'efficacité de la photosynthèse est, en théorie, d'environ 20 %. En réalité, la feuille n'accroît pas sa production avec l'augmentation d'énergie lumineuse au-delà d'un seuil de saturation atteint au vingtième ou au dizième de l'éclairement solaire total. En revanche, la photorespiration augmente avec l'énergie lumineuse. Il faut en outre tenir compte du chevauchement des feuilles dans la canopée. Wadsworth (1941-1947) décrit les effets de ce recouvrement (ombrage) dans une forêt humide de basse altitude (forêt de Tabanuco) à Porto Rico. Au bout de trois ans, la croissance moyenne annuelle du diamètre du tronc est la plus forte chez les individus de la classe dominante, exposés à la pleine lumière (tableau 1). La croissance en diamètre des arbres poussant à l'ombre est égale au tiers environ de celle des dominants. Ces données sont confirmées par les mesures directes de photosynthèse de feuilles d'ombre et de lumière faites par Stephens et Waggoner (1970). Ces divers phénomènes provoquent un taux d'efficacité relativement faible dans l'utilisation de l'énergie solaire par la végétation, puisqu'il est souvent de l'ordre de 2 à 3 %.

De plus, la production est conditionnée par plusieurs facteurs du milieu. Lieth et Box (1972) ont rassemblé des données de production primaire, de température et de précipitations et ils ont proposé un modèle de production primaire à l'échelle du globe. Comme la plupart des processus écologiques, la production atteint son maximum pour un niveau moyen du facteur du milieu considéré. Ainsi, la production augmente avec la température jusqu'à un certain niveau au-delà duquel l'accroissement thermique entraîne une diminution de la production. Lieth et Box ont décrit les modalités globales de la production primaire en fonction des variations de l'énergie, de la température, de l'eau et de l'apport d'éléments nutritifs. La production primaire observée sur le terrain est l'intégration de toutes ces variations en un lieu donné et pour un peuplement végétal déterminé.

TABLEAU 1. Croissance annuelle des diamètres du tronc d'arbres répartis en quatre classes de houppier, dans une forêt humide montagnarde de basse altitude de Porto Rico (d'après Wadsworth, 1941-1947). Ces données ont été obtenues sur des arbres de plus de 1,5 pouce (3,8 cm) de diamètre d'une parcelle de 1,8 acre (0,73 ha). Elles proviennent de mesures faites pendant 3 ans sur 931 arbres appartenant à 57 espèces différentes

Classes de houppier	Nombre d'arbres	Croissance moyenne annuelle du diamètre	
		Pouces	mm
Individus dominants	67	0,25	6,35
Codominants	100	0,23	5,84
Intermédiaires	509	0,14	3,55
Du sous-bois	255	0,08	2,03
	Total 931	Moyenne 0,14	3,55

On peut considérer la température et la pluie comme des facteurs primaires de régulation de la structure et du fonctionnement de l'écosystème et les caractéristiques édaphiques comme des facteurs secondaires (ou de variabilité) exerçant souvent leurs effets les plus marqués dans les premiers stades de l'évolution des peuplements. L'absence d'une grande saison froide permet une croissance continue tout au long de l'année dans les zones tropicales, pour autant que les conditions d'humidité demeurent favorables. C'est seulement à des altitudes élevées que les températures peuvent devenir inhibitrices. D'autres facteurs que la température réduisent la productivité végétale en altitude : par exemple, les vents, les substrats de mauvaise qualité ou instables et les conditions de nutrition. On trouve des hypothèses selon lesquelles le niveau élevé des températures moyennes annuelles des régions tropicales provoquerait des intensités respiratoires importantes, réduisant ainsi la production primaire nette ; selon Walter (1971), il n'y a pas d'arguments décisifs qui les soutiennent. Sous les tropiques, il semble que la température agisse surtout sur des relations hydriques des communautés végétales.

A cause des intensités d'évapotranspiration réelle élevées sous les latitudes tropicales, la quantité de pluie nécessaire à maintenir un type de végétation particulier est plus élevée que sous de plus hautes latitudes. La pluie et l'évapotranspiration réelle annuelle sont d'égale importance pour conditionner le type de végétation d'une station donnée. Ce sont donc des facteurs importants de la production primaire nette.

L'effet de la pluie sur la production primaire nette est le plus évident pour les types de végétation dont l'alimentation en eau est limitée. Dans beaucoup de régions forestières tropicales, la périodicité de la pluviosité est aussi importante pour la productivité que le total annuel des précipitations.

Bien que la production primaire nette soit le plus souvent limitée par la faiblesse des précipitations, il arrive que de très fortes pluviosités associées à une grande humidité atmosphérique puissent également l'inhiber.

La production d'un écosystème dépend des propriétés physico-chimiques du sol. Les sols sableux, aérés, permettent une percolation rapide des eaux de pluie vers la nappe phréatique, en grande partie inaccessible aux plantes. Ainsi, pour une même pluviosité, la végétation des sols sableux présente un aspect différent de celle des sols moins poreux.

La plupart des éléments nutritifs d'un écosystème tropical climacique sont plutôt dans la végétation que dans le sol. La suppression de la végétation laisse en général un terrain à fertilité trop faible pour supporter des taux élevés de productivité agricole ou autre. En particulier, les sols sableux sont généralement pauvres en éléments nutritifs.

Best (1962), analysant la production agricole en milieux tropical et tempéré, souligne l'importance des différences de rayonnement solaire journalier aux diverses latitudes pendant la saison de croissance. Les longues saisons de croissance des tropiques réduisent la production des plantes annuelles alors que les plantes pérennes peuvent profiter d'une croissance continue tout au long de l'année. Ainsi, les plantes annuelles tropicales peuvent avoir une productivité inférieure à celle de leurs homologues des zones tempérées. Par exemple, Best cite des productions grainières de riz de l'ordre de 2 t/ha sous les tropiques comparées aux 4-5 t/ha récoltées dans les régions tempérées. Au contraire, des cultures d'espèces pérennes comme la canne à sucre bénéficient d'une croissance continue sous les tropiques et produisent 260 t/ha/a de matière verte alors que la betterave à sucre ne produit que 120 t/ha pendant les sept mois que dure la saison de croissance en pays tempéré.

Jordan (1971*a*, *b*), analysant les tendances de la production organique dans le monde, conclut que la production de bois reste constante le long d'un gradient d'énergie solaire décroissante de l'équateur aux pôles alors que la production de feuilles diminue. On ne possède pas d'explications satisfaisantes de ce type de relation. Bien que Jordan suggère qu'une croissance ligneuse rapide soit un avantage dans les zones où l'énergie solaire est plus faible, rares sont les cas où la végétation utilise plus que quelques pour cent de l'énergie incidente.

Ces brèves considérations sur les facteurs de la production donnent à penser que l'énergie lumineuse, l'alimentation hydrique et minérale sont les facteurs clés pour la mise au point de modèles prévisionnels de la production forestière tropicale. Beaucoup d'autres données sont nécessaires pour bien montrer comment les interactions de ces facteurs, entre eux et avec la végétation, sont à l'origine des résultats observés. Pour combler cette lacune, il est obligatoire de mesurer, en même temps et au même endroit, l'éclairement, la pluviosité et la production végétale, les données des stations météorologiques étant rarement très utiles.

Problèmes d'échantillonnage

Production primaire brute

La production primaire brute des forêts a été définie comme l'assimilation de la matière organique par une communauté végétale pendant un laps de temps déterminé, y compris la quantité dépensée par la respiration des végétaux. On peut estimer ce dernier paramètre en mesurant l'absorption d'oxygène ou la perte de gaz carbonique en 24 heures. Dans le cas le plus simple l'absorption de gaz carbonique pendant les heures du jour représente la production moins les produits de la photosynthèse utilisés dans la journée pour la respiration. On avait admis que les respirations diurne et nocturne se faisaient avec la même intensité et que, par conséquent, on pouvait déduire l'une de l'autre. En réalité, l'intensité respiratoire diurne est probablement supérieure à celle de la nuit à cause des différences thermiques. Ce problème soulève des difficultés techniques et oblige à de nouvelles recherches.

En admettant que ces problèmes de mesure soient résolus, il est alors nécessaire d'estimer le métabolisme gazeux de l'échantillon (au niveau d'une population ou de tout autre élément de la forêt) et d'étendre cette estimation à l'ensemble de la forêt. Dans le cas idéal, cette méthodologie

impliquerait d'échantillonner chaque élément et de calculer la variation et le nombre d'échantillons nécessaires pour obtenir une estimation au seuil de sécurité choisi. En pratique, les forêts sont si grandes, d'une telle biomasse et d'une telle diversité que personne n'a mis au point de méthode d'estimation de la variance de leur production brute. Les procédés varient de la méthode du cylindre (Odum et Jordan, 1970) à des méthodes aérodynamiques (Lemon *et al.*, 1970) et à la méthode de sommation de sous-éléments (Yoda *et al.*, 1967). Dans tous les cas, ils donnent au mieux une approximation grossière de la production.

Production primaire nette

La production primaire nette se rapporte à l'accroissement de matière végétale que l'on peut souvent observer par la croissance et mesurer par une pesée. Pour cette raison, on peut fournir une évaluation raisonnable puisqu'il est seulement nécessaire de mesurer l'augmentation du poids dans le temps. Ces intervalles de temps constituent un paramètre fondamental des mesures car le système est dynamique et, pendant que certains tissus augmentent de poids, d'autres diminuent ou meurent. De plus, pendant cette période, des herbivores consomment une partie de ces tissus et cette perte fait également partie de la production.

La principale méthode pour estimer la production primaire nette est celle de la récolte (Kira *et al.*, 1967) : des échantillons successifs de la végétation sont ramassés et pesés et la différence entre deux pesées, corrigée par la mort d'éléments végétaux et la consommation par les herbivores pendant ce temps, correspond à la production nette. La précision de l'évaluation dépend de la procédure d'échantillonnage puisque la production forestière varie dans l'espace et dans le temps. Dans une technique d'estimation où la forêt est considérée comme un complexe d'individus de taille et de composition différentes, où la production est faite de l'accroissement du volume des tiges, des feuilles et d'autres matériaux tombés au sol, les échantillons doivent être assez grands et nombreux pour couvrir la variation spatiale de ce type de forêt. Réciproquement, si la technique est centrée sur des espèces particulières d'arbres, chaque espèce doit être correctement échantillonnée pour que la contribution de chacune d'elles à la production totale de la forêt puisse être évaluée. Cette dernière technique est la plus efficace lorsque la forêt est composée de peu d'espèces.

Taille des parcelles

On ne connaît vraiment pas la taille optimale d'une parcelle d'étude de la production forestière ; elle doit faire l'objet de nouvelles recherches. Brünig (1973) a montré qu'il y a une limite supérieure à la taille des parcelles puisque de grandes superficies augmentent la diversité et ne représentent plus le type de forêt étudié. Il conclut que les parcelles doivent couvrir 0,2 à 0,5 ha pour rester homogènes. Agrandir les parcelles au-delà de cette taille introduit une hétérogénéité excessive en incluant des milieux et des peuplements différents. Brünig conclut que pour échantillonner la biomasse le chercheur doit utiliser des parcelles relativement petites et procéder à une stratification selon le milieu et la composition spécifique, en complétant les données obtenues sur la parcelle par une prospection approfondie des zones environnantes pour déceler les différences locales. Ces suggestions fournissent des orientations sérieuses pour échantillonner la biomasse et la production au niveau actuel des connaissances des forêts tropicales.

Nombre d'échantillons

Le nombre de parcelles requis pour échantillonner la biomasse de la forêt constitue un autre problème. Klinge et Rodrigues (1973) ont trouvé que des parcelles de 900 m² ou de 100 m² ne conviennent pas pour mesurer la biomase sur 2 000 m² avec une précision d'au moins 5 %. Hozumi *et al.* (1969) ont utilisé 20 parcelles d'un mètre carré pour analyser la végétation au sol d'une forêt humide sempervirente du Kampuchéa démocratique (ex. Cambodge) et ils ont découvert qu'il faudrait plus de 300 parcelles pour obtenir une estimation d'un niveau de confiance de 95 %. De même, pour échantillonner les petits arbres (diamètre < 4,5 cm), il faudrait multiplier par 20 les 15 parcelles de 2 × 2 m utilisées, pour obtenir le même niveau de confiance. Ce problème d'échantillonnage doit être résolu par le chercheur en utilisant les méthodes statistiques classiques. On ne peut fournir de règles générales pour les forêts tropicales.

Relation entre le poids et le diamètre du tronc

Dans la plupart des études de production forestière, on ne coupe ni ne pèse toute la végétation de la parcelle. Pour les grands arbres, on détermine la fréquence de distribution des diamètres et on échantillonne la biomasse de chaque classe ainsi obtenue ; la biomasse moyenne de chaque classe est alors multipliée par le nombre de troncs correspondant et l'on peut reconstituer la biomasse globale de la forêt. Les chercheurs japonais (Ogawa *et al.*, 1965) ont montré qu'en Thaïlande, on trouvait les corrélations les plus significatives entre le poids de l'arbre et d^2h (d est le diamètre du tronc à 1,3 m du sol (DBH) et h est la hauteur de l'arbre). Chaque forêt possède ses propres relations allométriques car les rapports entre d, h, le volume et le poids des arbres sont liés aux conditions du milieu. La technique employée par les écologistes japonais est susceptible de donner des résultats fructueux et il paraît utile de la détailler :

« Une parcelle carrée de 40 m de côté était délimitée dans chaque peuplement. Pour tous les arbres et lianes ligneuses de plus de 4,5 cm de diamètre présents sur la parcelle, on mesurait la hauteur totale et celle de la branche vivante la plus basse. Pour les arbres dont les contreforts dépassent 1,3 m de hauteur, on substituait au DBH le diamètre du tronc juste au-dessus de l'extrémité du contrefort. Le diamètre du tronc des lianes était mesuré à 1,3 m de hauteur lorsque ce dernier se dressait vers la voûte, quelle que soit la distance le séparant alors de la base du pied. Le diamètre était mesuré à l'aide de rubans ou de pieds à coulisse.

On mesurait directement avec un ruban la hauteur des arbres abattus, alors que celle des arbres en place était estimée à l'aide de l'hypsomètre de Weise. Une perche métallique graduée, de 7 m de long, servait également à mesurer la hauteur des arbres de taille plus faible.

» Après avoir recensé tous les arbres, des individus appartenant à chacune des espèces et à chaque classe de taille étaient abattus à l'intérieur et à côté de la parcelle. On notait le poids de matière fraîche des troncs, des branches et des feuilles de tous les arbres. On déterminait ultérieurement en laboratoire (au Japon) le poids de matière sèche (à l'étuve) d'échantillons séchés à l'air sur le terrain. On définissait également sur place les rapports entre la surface foliaire et le poids de matière fraîche des feuilles.

» Le tronc des feuillus tropicaux se divisant très souvent en branches de presque égale épaisseur, la distinction entre tronc et branche est inévitablement arbitraire. En pratique, la branche qui atteint la plus grande hauteur est artificiellement considérée comme axe principal ou comme l'extension du fût. Pour les lianes, la séparation des individus était à peu près impossible; elles unissent souvent deux arbres ou plus, passant de l'un à l'autre jusque dans les hauteurs de la voûte ou rampant au sol sur de grandes distances. On déterminait alors leur biomasse, en prenant comme unité l'arbre hôte qui était abattu. Il était généralement nécessaire de couper les lianes le long de l'arbre hôte avant d'abattre ce dernier; les feuilles des lianes qui s'étaient alors desséchées se dispersaient et étaient perdues à la suite de la chute de l'arbre hôte; le tiers des feuilles des lianes ligneuses était ainsi perdu.

» La méthode d'estimation de la biomasse végétale utilise les régressions allométriques établies à partir des mensurations des arbres échantillonnés; on relie les poids de tronc, de feuilles et autres à des mesures linéaires comme le DBH ou la hauteur de l'arbre, pour déduire les premières valeurs des secondes, plus faciles à obtenir. On perfectionne beaucoup les détails de la méthode, spécialement en ce qui concerne l'évaluation de la biomasse foliaire.

» Évaluation du poids du tronc. Le poids sec du tronc (W_s) des arbres échantillonnés est étroitement corrélé au carré de leur DBH (D) multiplié par leur hauteur (H), comme le montre la figure 1. On n'a pas trouvé de différences significatives entre les relations $W_s \sim D^2H$ des divers types de forêt. On peut écrire cette relation générale sous la forme :

$$W_s = 0{,}0396(D^2H)^{0.9326} \qquad (1)$$
$$[W_s] : \text{kg} \quad [D] : \text{cm} \quad [H] : \text{m}$$

» On s'attend que D^2H soit proportionnel au volume ou au poids du tronc, à condition que celui-ci ait approximativement la forme d'un cône. En fait, la constante allométrique (0,9326) de l'équation (1) est voisine de l'unité. Eu égard au grand nombre d'espèces présentes, il est plutôt surprenant que les valeurs observées soient si proches d'une régression simple. Les diverses espèces ont un bois dont la densité spécifique apparente varie largement. De telles différences peuvent entraîner des erreurs importantes dans l'évaluation du poids du tronc des individus à l'aide de l'équation (1); mais, sur la figure 1, on observe que les valeurs sont distribuées plus ou moins au hasard autour de la ligne de régression, ce qui montre que les erreurs faites au niveau des individus peuvent se compenser dans le calcul de la biomasse globale des troncs du peuplement.

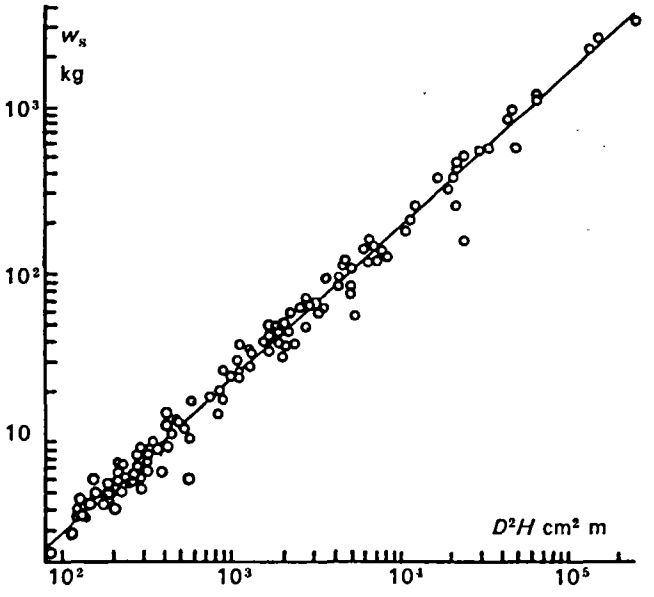


FIG. 1. Allométrie simple entre le poids de matière sèche du tronc (W_s) et D^2H (D : diamètre du tronc à hauteur de la poitrine; H : hauteur de l'arbre), représentée par la relation linéaire entre les logarithmes des deux valeurs.
On ne trouve aucune différence significative entre les divers types de forêt au niveau de la régression $W_s \sim D^2H$.

» Évaluation du poids de branches. Il existe une relation allométrique similaire entre le poids de branches par arbre (W_B) et D^2H, mais les erreurs faites au niveau des individus sont beaucoup plus grandes que pour le poids du tronc, comme le montre la grande dispersion des valeurs observées sur le diagramme $\log W_B . \log D^2H$ (fig. 2). La ligne de régression ne représente alors qu'une tendance approximative. Sur la figure 2, on a omis les arbres lourdement chargés de lianes; souvent, chez ces derniers, la quantité de branches est inhabituellement faible, moins du dixième de ce que l'on attendrait par la régression. Il n'est donc pas raisonnable d'estimer le poids de branches par l'équation (2) :

$$W_B = 0{,}006002(D^2H)^{1.027} \qquad (2)$$

» Évaluation du poids de racines. Le poids des organes souterrains n'a en réalité été mesuré que sur trois individus seulement. Le plus grand d'entre eux n'avait que 15,1 cm de diamètre (DBH); il n'a pas été possible d'extraire les racines d'arbres plus importants, à cause de l'énorme travail que cela aurait nécessité. Avec ces trois échantillons, on a cependant pu dégager une équation allométrique s'appliquant très étroitement aux résultats des mesures :

$$[W_R] = 0{,}0264(D^2H)^{0.775} \qquad (3)$$
$$[W_R] : \text{kg} \quad [D] : \text{cm} \quad [H] : \text{m}$$

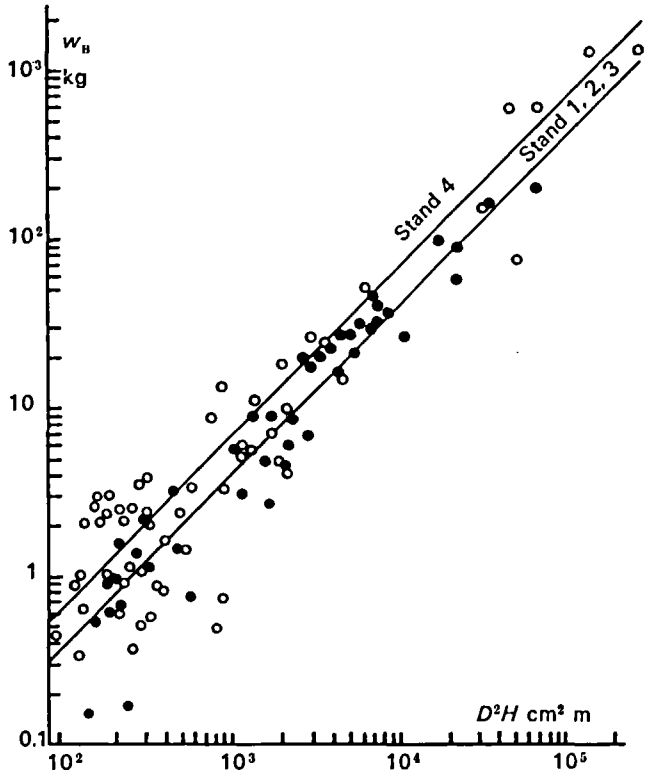


FIG. 2. Allométrie simple entre le poids de matière sèche des branches (W_B) et D^2H. Bien que les variations individuelles soient fortes, on peut distinguer les régressions obtenues dans les forêts caducifoliées (peuplements 1, 2 et 3) et dans les pluviisylves (peuplement 4).

La constante allométrique (0,775) de l'équation (3) est significativement inférieure à l'unité alors qu'elle est pratiquement égale à 1 pour les troncs et branches. Cela montre que le rapport du poids de racines au poids des organes aériens diminue quand l'arbre augmente de taille (fig. 3).

» Évaluation du poids de feuilles. La quantité de feuilles portées par un arbre est si sensible à des facteurs tels que l'intensité de la lumière incidente atteignant le houppier, la densité du peuplement, l'âge des arbres, etc., que son estimation est sujette à une erreur importante. L'ajustement des relations entre la quantité de feuilles et D ou D^2H à une régression allométrique est encore moins satisfaisant, surtout par rapport au poids de branches. Le plus remarquable est que la quantité de feuilles tende asymptotiquement vers une certaine valeur avec l'augmentation de la taille de l'arbre. La régression entre le poids de matière sèche de feuilles par arbre (W_L) et la taille ou la quantité d'autres organes n'est pas linéaire (en coordonnées logarithmiques), contrairement aux cas de régression allométrique ordinaire, mais prend la forme d'une hyperbole (fig. 4).

» Après divers essais, on a trouvé que la relation poids de feuilles - poids de tronc était la plus simple et la plus constante et pouvait être valablement assimilée à une hyper-

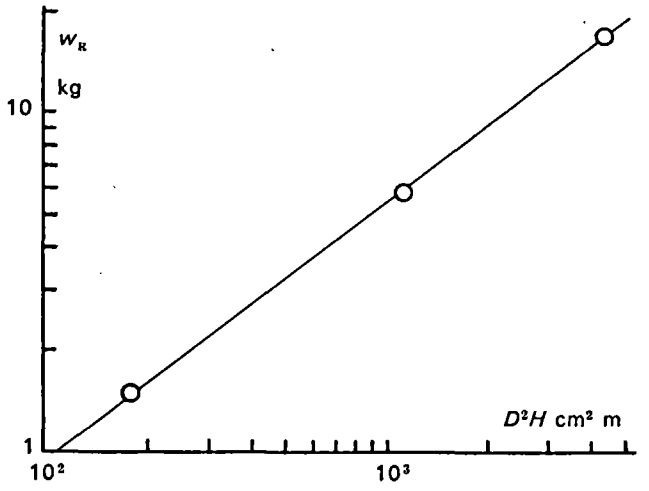


FIG. 3. Allométrie simple entre le poids de matière sèche des racines (W_R) et D^2H pour 3 arbres échantillonnés dans le peuplement 4.

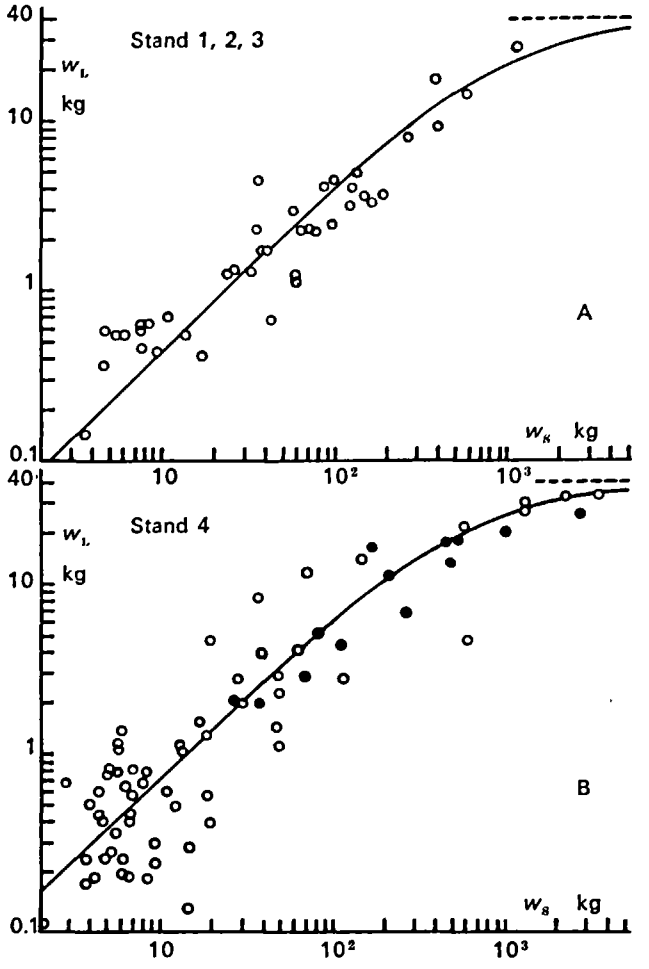


FIG. 4. Relations hyperboliques entre le poids de matière sèche de feuilles par arbre (W_L) et celui du tronc (W_S). Le pointillé représente l'asymptote (W_L = 40 kg/arbre) au-delà de laquelle la quantité de feuilles d'un arbre ne peut augmenter, quelle que soit la taille de l'arbre. Les cercles pleins indiquent la somme des feuilles de l'arbre et des feuilles des lianes qu'il porte.

bole. Les équations montrent que la quantité de feuilles portées par un arbre ne peut dépasser 40 (= 1/0,025) kg, aussi grand que cet arbre puisse être. On peut s'attendre à cela pour des arbres poussant en peuplements par agrégats. La tentative d'estimation de la quantité de feuilles par l'allométrie $W_L \sim D$ ou $W_L \sim D^2H$, fréquemment utilisée dans les recherches récentes, provoque probablement une sérieuse surestimation, surtout pour les grands arbres de plus de 40 cm de DBH.

» Il faut noter l'influence des lianes sur la quantité totale de feuilles liées à un arbre hôte. La diminution de la masse de branches d'un arbre portant des lianes a déjà été soulignée. De même, le poids des feuilles d'un arbre chargé de lianes est considérablement réduit, souvent à moins du dixième de la valeur attendue. Néanmoins, si l'on additionne le poids des feuilles des lianes à celui des feuilles de l'arbre hôte, leur somme tend vers la quantité attendue. En d'autres termes, les lianes réduisent la quantité de feuilles de l'hôte en couvrant la surface du houppier de ce dernier; mais cette diminution est pratiquement compensée par les feuilles des lianes. Ce fait est très important puisqu'il permet d'estimer la biomasse foliaire totale des arbres et des lianes à partir de la taille du tronc des arbres seuls. La biomasse foliaire est ainsi censée représenter la valeur de l'ensemble de la voûte forestière, qu'il y ait ou non des lianes. » (Ogawa *et al.*, 1965.)

Époque et durée d'échantillonnage

Échantillonner la production forestière implique une programmation dans le temps. Presque toujours, les forêts tropicales sont sujettes à des variations saisonnières qui reflètent la périodicité des ressources en eau, de l'énergie lumineuse et de la photo-période et d'autres facteurs du milieu. Il y a eu de nombreuses études sur la phénologie des forêts (Lieth, 1974 ; voir le chapitre 8). Cinq phénomènes sont étudiés : émergence des feuilles, chute des feuilles, floraison, fructification et croissance. Dans les forêts tropicales les plus humides, il semble que la production de feuilles, la floraison et la fructification aient lieu tout au long de l'année ; cependant, la plupart des espèces ont un maximum d'activité, celle-ci diminuant généralement à la saison sèche (Richards, 1952). Lorsque la durée de la saison sèche augmente, les variations saisonnières de la production deviennent plus nettes. La pousse des feuilles peut se produire en saison sèche, de même que la floraison de la majorité des espèces. La chute des feuilles est liée à la sécheresse et elle atteint donc un maximum à la saison sèche. De plus, Hopkins (1970) a observé que les différences phénologiques interannuelles étaient plus faibles que celles d'un individu à l'autre la même année ; il suggère que des facteurs génétiques ou de micro-milieu sont plus importants que les facteurs climatiques. C'est une raison supplémentaire pour considérer la forêt comme un tout, sur une superficie suffisante pour inclure l'amplitude des effets génétiques ou de micro-hétérogénéité présents dans le système.

Les observations phénologiques suggèrent que les études de production devraient être basées sur une connaissance des conditions de pluviosité et de température d'une station, selon le schéma de Walter et Lieth (1960). Si la station est soumise à une saison sèche et à une saison humide, chacune d'elles doit être correctement échantillonnée. De plus, il faut tenir compte des variations interannuelles.

Les effets des variations de la biomasse forestière dans le temps et dans l'espace sont surtout significatifs quand la production nette est mesurée directement comme c'est le cas dans la récolte de la litière ou dans la mesure de la croissance en diamètre et en hauteur de l'arbre. On mesure habituellement la litière des feuilles à l'aide de 6 à 10 pièges de 1 m² distribuée au hasard dans les parcelles et relevés tous les 15 jours.

En Côte-d'Ivoire, la litière est récoltée chaque semaine sur 1/4 d'hectare dans 10 cadres à fonds grillagés pour les feuilles et sur 10 surfaces de 4 m² pour les bois, fleurs et fruits. Toutes les litières sont séchées à 70 °C, puis pesées (Laudelout et Meyer, 1954 ; Bernhard, 1970). Cette méthode est de loin préférable aux estimations globales (Müller et Nielsen, 1965), elle rend compte des cycles phénologiques globaux de la forêt.

On mesure normalement la croissance du bois par des rubans ou des dendomètres qui peuvent être fixés aux arbres choisis et relevés régulièrement. Il est essentiel de procéder à un échantillonnage adéquat en fonction de l'espace, du temps et des espèces (voir le chapitre 8).

Évaluation de la biomasse hypogée

Jeník (1971) affirme : « A la différence des forêts et des plantations dominées par une espèce, l'identification des espèces auxquelles appartiennent les racines est pratiquement impossible dans les forêts tropicales mélangées. C'est exceptionnellement que quelques fines radicelles possèdent des caractéristiques morphologiques et/ou anatomiques qui peuvent être utilisées lors du tri fastidieux des racines. Le grand nombre d'espèces et la grande gamme des tailles des arbres ajoutent aux difficultés de l'estimation quantitative de la biomasse hypogée. Jusqu'à présent, on n'a pu faire que des évaluations grossières.

» On recommande de procéder en cinq étapes successives pour déterminer grossièrement la biomasse hypogée des forêts tropicales.

1. Évaluation de la biomasse des racines maîtresses.
2. Extraction de blocs de sol.
3. Séparation des racines des blocs de sol.
4. Tri des racines et détermination du poids de matière sèche.
5. Calculs et interprétation des résultats.

» A l'intérieur de la parcelle, d'une superficie de 50 × 50 m par exemple, toutes les grosses racines horizontales proches de la surface du sol peuvent être directement mesurées et leur volume rapidement calculé. Les parties situées hors du sol doivent être soustraites des parties souterraines. La taille et le volume des pivots, des racines plongeantes et des racines horizontales profondes sont estimés à l'aide de puits, en forme de coin, creusés dans le sol au pied des arbres les plus représentatifs. Ces derniers sont sur-

tout choisis en fonction de la forme des contreforts, des racines échasses et des racines traçantes. La coupe du sol doit se trouver entre deux grosses racines horizontales, sa profondeur augmentant à l'approche de la souche. Toutes les racines principales à l'intérieur d'un certain volume de sol sont extraites, séchées et pesées. On peut également calculer la biomasse approximative en utilisant le volume et la densité spécifique du bois des racines des arbres tropicaux. D'après notre expérience, une densité de 0,6 serait une valeur raisonnable pour un tel calcul.

» Pour estimer la biomasse des petites racines lignifiées et des radicelles, les blocs de sol sont extraits soit au hasard dans la parcelle, soit le long d'une ligne reliant deux grands arbres pris au hasard. Il faut éviter les souches et les racines maîtresses. Dans les sols ferrallitiques, les blocs de sol doivent avoir une dimension de 25 × 25 cm. Dans l'horizon édaphique superficiel, on a creusé deux rectangles de 5 cm d'épaisseur. Pour estimer grossièrement la biomasse hypogée dans les sols ferrallitiques, il semble qu'il faille au mieux 10 blocs d'au moins 50 cm de profondeur pour comprendre la majorité des racines.

» C'est par la méthode de flottaison successive dans des bacs de lavage que l'on extrait le mieux les racines des échantillons de sol. Une fois trempés, ces derniers sont plusieurs fois remués et, après dépôt des particules minérales lourdes, les racines sont tamisées et enlevées de la surface de l'eau. Un équipement plus compliqué, à base de tamis en série, tend à augmenter l'erreur à cause des pertes dues aux racines qui restent mêlées à la fraction minérale du sol, prises dans les tamis ou entraînées par le courant d'eau.

» L'évaluation totale de la biomasse hypogée ne nécessite aucun autre tri des racines, une fois celles-ci lavées de la terre. Cependant, de nombreux problèmes écologiques ne peuvent être étudiés qu'après le tri des racines selon leur taille. Le plus important vient des petites racines inférieures à 2 mm de diamètre. Ces racines permettent d'établir une bonne stratification verticale qui n'est que peu perturbée par la présence accidentelle des grosses racines. Comme on l'a fait remarquer plus haut, il est très difficile de classer les racines en fonction des espèces auxquelles elles appartiennent. En Afrique tropicale, *Chlorophora excelsa* possède des radicelles d'un jaune vif, comme le sont les lenticelles des racines plus âgées; malgré cela, les difficultés rencontrées dans le tri de ces racines paraissent insurmontables.

» Le poids de matière sèche des racines séparées des blocs de sol est ramené à la surface totale de la parcelle et l'on y ajoute le poids des grosses racines. On exprime le résultat en biomasse totale de racines/ha ou en pourcentage de la biomasse totale de l'écosystème. »

D'après Huttel et Bernhard-Reversat (1975), la méthode la plus juste serait de conjuguer la mesure des racines de moins de 1 cm de diamètre par sondage dans les 130 premiers centimètres du sol avec le calcul volumétrique des grandes racines par planimétrie et cubage, la somme des deux résultats permettant d'obtenir la biomasse totale.

Résumé

Pour déterminer la production des forêts tropicales, il est par conséquent nécessaire de définir la taille de la parcelle, le nombre d'échantillons et la fréquence des relevés. Une détermination rigoureuse de la production ne peut se faire sans une étude préliminaire soigneuse de la méthodologie à suivre, à partir des méthodes décrites par Snedecor (1953), Greig-Smith (1964) et d'autres auteurs. Dans un travail préliminaire, il peut être suffisant d'examiner des parcelles de 0,25 ha, en prenant 10 % des individus de chacune des classes définies. De plus, il faudra 20 à 100 pièges à litière de 1 m². Il est actuellement difficile de recommander les nombres optimaux relatifs à la taille et au nombre des parcelles pour échantillonner la biomasse des racines. Le travail nécessaire pour estimer cet élément est considérable et l'on ne sait pas encore clairement comment déduire la production des estimations de biomasse. Il est possible que des prélèvements périodiques faits au hasard dans toute la parcelle puissent montrer l'évolution des parties vivantes et mortes des racines. Enfin, il faudrait prélever au cours des saisons des échantillons caractéristiques de la croissance, du développement foliaire, de la floraison et de la fructification. Ces données permettront de bâtir des hypothèses que l'on pourra alors tester par des observations de terrain plus rigoureuses.

Évaluation de la production

Production primaire brute et nette

Un essai d'estimation de la production nette a été fait dans une forêt dense humide sempervirente de Basse Côte-d'Ivoire (Anguédédou) par Müller et Nielsen (1965) ; la plupart des éléments intervenant dans la production nette n'ont pas été calculés mais estimés ; les calculs ultérieurs faits en Côte-d'Ivoire ont montré qu'une telle méthode n'était pas à l'abri de toute critique.

Le calcul du poids de matière sèche pour une superficie déterminée (tonnes par hectare) est de plus en plus difficile au fur et à mesure que la complexité du milieu végétal croît. En Côte-d'Ivoire, Huttel (1967) a fait des récoltes dans un chablis naturel et a calculé que le bois représentait 406-491 kg/ha et les feuilles 9 294 kg/ha. Ces nombres étaient très supérieurs aux 242 t/ha donné par Müller et Nielsen (1965), pour une forêt de Basse Côte-d'Ivoire. Ce procédé n'est pas à l'abri de toute critique : limitation arbitraire du chablis, surface réduite non répétition, prise en considération des seules parties aériennes. L'évaluation de la biomasse du sous-bois ne présente pas de difficultés, car elle intervient assez peu dans le résultat final ; mais il n'en est peut-être pas de même pour celle des lianes. Un moyen d'obtenir la biomasse aérienne consiste à se baser sur les volumes calculés en fonction du diamètre et de la hauteur pour une espèce donnée : coefficient de forme de Müller et Nielsen (1965) et tarif de cubage. En définitive, les mesures de biomasse et encore plus celles de productivité réelle en forêt dense et humide sont très peu nombreuses ; « pour des raisons de

temps et de coût, elles n'ont pu être conduites d'une manière statistique ; elles sont sans répétition et généralement inférieures à un quart d'hectare » (Rollet, 1974).

Des inventaires cités par Rollet (1974) pour le Gabon et la Côte-d'Ivoire, on obtient une moyenne de 570 m^3/ha pour les troncs de diamètre égal ou supérieur à 10 cm. Ce résultat est obtenu à partir des volumes calculés sur des parcelles de 0,25 ha, dont la moyenne est de 142,5 m^3. Les volumes calculés pour des parcelles distantes de quelques kilomètres peuvent être voisins et très différents pour des parcelles presque contiguës ; un tel résultat doit mettre en garde contre les généralisations hâtives en l'absence de répétition.

Les inventaires de forêts ne tiennent compte que de la partie de l'écosystème intéressante pour l'exploitation immédiate, c'est-à-dire du volume de bois (par espèce) immédiatement ou potentiellement commercialisable. Ils contiennent peu d'informations utiles sur la végétation ligneuse non exploitable ou sur l'ensemble des constituants de la forêt et ils ne peuvent donc servir à déterminer la production primaire nette.

La moyenne des quatorze valeurs consignées dans le tableau 2 est d'environ 20 t/ha/a et varie de 9 à 32 t/ha/a. On voit également que les valeurs les plus fortes tendent à se trouver dans les régions où l'humidité est la plus constante et que les plus faibles apparaissent dans les zones à saison sèche étalée ou soumises à tout autre facteur limitant.

L'âge du peuplement a une influence déterminante sur la production nette totale et sur les proportions relatives de la production de bois, de feuilles et de racines. On s'attendrait que la production primaire nette des forêts évoluées soit inférieure à celle des peuplements jeunes puisque la majeure partie de la production brute devrait y être utilisée à l'entretien. Effectivement, cette partie est d'environ 70 % dans les forêts évoluées contre 40 % dans les peuplements jeunes (Golley, 1972*a*). Malheureusement, on ne connaît pas d'exemple d'une seule forêt tropicale typique qui illustre ce phénomène. Cependant, les plantations forestières sont souvent censées avoir des taux de production primaire égaux ou supérieurs à ceux des forêts naturelles. La production nette de plantations d'*Elaeis guineensis* âgées de 14 ans (Yangambi, Zaïre) est de 37 t/ha/a (Westlake, 1963) et celle de plantations de *Shorea robusta* vieilles de 37 à 44 ans, à Dehra Dun (Inde), atteint à peine ce niveau (Subba Rao *et al.*, 1972). Ces valeurs sont légèrement supérieures à celles citées au tableau 2 pour les forêts tropicales naturelles, plus vieilles et plus complexes ; en réalité, ces résultats sont difficilement comparables (voir le chapitre 8 pour plus de données sur les plantations).

En plus de ces valeurs, on trouve un bon nombre de données sur la croissance d'arbres de forêts tropicales exploitées. Elles sont souvent très élevées et elles ne devraient pas servir à déduire des valeurs réalistes de production primaire nette de peuplements forestiers. Cela, parce que ces arbres ont souvent moins de 20 ans et qu'ils sont pris dans des parcelles de première génération après la forêt naturelle ou la brousse secondaire ; il est douteux que leurs performances représentent une production de bois d'œuvre soutenue. Au mieux, ces données montrent la capacité de ces espèces à survivre et à croître dans certaines conditions et fournissent le schéma général de leurs rythmes de croissance.

Les quelques résultats obtenus dans le monde entier permettent de faire les constatations générales suivantes :

Le matériel ligneux domine très largement ; le poids des feuilles, fleurs et fruits est relativement faible ou très faible ; de même, le sous-bois ne représente qu'une petite proportion de l'ensemble ; en revanche, la masse des racines n'est pas négligeable ;

Les méthodes de calcul du volume ligneux doivent être généralisées largement à partir des tarifs de cubage ;

En conséquence, on devra concentrer l'effort sur l'estimation du volume et de la masse des arbres dont le diamètre est égal ou supérieur à 10 cm. « Il serait, en effet, ricidule de finasser sur des fractions infimes de la biomasse, si on commet des erreurs élevées sur la fraction, de loin la plus importante. Une autre conséquence est qu'il faut utiliser des techniques d'échantillonnage adéquates pour constituer un échantillon représentatif optimisé, calculé à partir d'inventaires expérimentaux » (Rollet, 1974).

TABLEAU 2. Évaluation de la production primaire nette (t/ha/a) de forêts tropicales. L'astérisque signifie que l'évaluation ne comprend pas les racines

Type de forêt	Site	Production	Auteurs
Forêt équatoriale	Yangambi, Zaïre	32	Bartholomew *et al.* (1953)
Forêt équatoriale	Khao Chong, Thaïlande	29	Kira *et al.* (1964)
Forêt secondaire, âgée de 40 ans	Kade, Ghana	24	Nye (1961)
Forêt de basse altitude, à Diptérocarpacées	Pasoh, Malaisie	22	Bullock, dans Gist (1973)
Bambous (forêt de mousson)	Birmanie	20*	Rozanov et Rozanova (1964)
Forêt subéquatoriale (plateau du Banco)	Côte-d'Ivoire	17	Lemée *et al.* (1975)
Bambous (pluviisylve)	Birmanie	16*	Rozanov et Rozanova (1964)
Forêt sèche, caducifoliée	Bénarès, Inde	16	Misra (1972)
Forêt de montagne basse	El Verde, Porto Rico	16	Odum (1970)
Forêt subéquatoriale (plateau de Yapo)	Côte-d'Ivoire	15	Lemée *et al.* (1975)
Forêt humide, semi-caducifoliée	Anguedédou, Côte-d'Ivoire	13	Müller et Nielsen (1965)
Mangrove	Porto Rico	9	Golley *et al.* (1962)

Il convient de noter que les connaissances sur la biomasse des forêts denses tropicales en Afrique progressent à la suite de la réalisation d'inventaires papetiers par le Centre technique forestier tropical et portant sur tous les arbres d'un diamètre égal ou supérieur à 10 cm. Ces inventaires ont porté par exemple dans les pays suivants sur des surfaces importantes :

République Populaire du Congo (Forêt de Dimonika	:	65 000 ha
Gabon (Forêt de Kango)	:	275 000 ha
Cameroun (Forêt de la Mangombé)	:	100 000 ha
Côte-d'Ivoire (Forêt de San Pedro)	:	225 000 ha

et ils ont concerné, chacun, un type forestier différent sur le plan écologique.

Production de litière

Les évaluations des productions primaires brute et nette nécessitent toutes deux des investissements assez importants en travail et en temps, pour obtenir un échantillonnage représentatif de la station. En revanche, il est plus facile de mesurer la perte en matière organique de la végétation sous la forme de parties végétales mortes. Cette matière est appelée litière. En réalité, les mesures de litière ne tiennent compte que de la chute des feuilles, des fruits, des fleurs et des brindilles. Les troncs et racines morts ne sont pas compris dans les mesures de litière qui, de ce fait, n'est pas une véritable évaluation de la production nette. Cependant, la chute de litière fournit une bonne estimation de la dynamique de production des éléments de la végétation à croissance rapide.

Les chutes de fleurs, de fruits, de brindilles et de feuilles s'élèvent en moyenne à 10 t/ha/a, soit environ la moitié de la production primaire nette moyenne. La distribution des fréquences de ces données sur la litière suggère qu'il puisse y avoir quatre groupes représentant les forêts très sèches, les forêts sèches, les forêts semi-caducifoliées et les forêts humides. La médiane de la distribution établie par classes de 2 t est égale à 7-8 t/ha/a. Les chutes de litière les plus fortes étaient de 23 à 25 t/ha/a et correspondaient à la pluviisylve équatoriale et à la forêt-galerie sempervirente.

En Côte-d'Ivoire, les récoltes de litière ont été faites pendant 2 et 3 ans dans deux stations différentes de deux types de forêts sempervirentes ; la durée de l'expérience permet de saisir les variations d'une année à l'autre et les cycles annuels. Dans une forêt sur sol ferralitique sableux, la production de litière a été, la première année, de 11 330 et 9 640 kg/ha dans les deux stations retenues ; la seconde année de 7 230 et 7 150 kg/ha ; dans la seconde forêt, sur sol ferralitique sablo-argileux, elle était égale à 9 170 et 8 620, puis à 10 060 et 9 840 kg/ha (Bernhard, 1970 ; tableau 3). Dans tous les cas, la chute des feuilles est importante d'octobre à mai, faible de juin à septembre.

Production des divers constituants des arbres

Les divers constituants des arbres ont été traités séparément par quelques auteurs et les productions de feuilles, de troncs, de branches et de racines sont récapitulées au tableau 4. Dans les forêts autres que celles étudiées par Lemée *et al.* (1975) en Côte-d'Ivoire, la production nette provient essentiellement des troncs et des branches, même dans des forêts évoluées. De plus, la production de feuilles semble beaucoup plus importante que celle des racines. Ces résultats sont assez troublants. On s'attendrait en effet à des taux de production plus élevés pour les racines qui sont très actives, mais il est possible que ce dynamisme ne concerne que les poils absorbants et les radicelles qui n'ont qu'une faible biomasse. On s'attendrait aussi à ce que les forêts évoluées possèdent de faibles taux de recyclage du bois. Il est clair que seules des études ultérieures pourront résoudre les problèmes de la production des constituants particuliers de la forêt. Les productions de racines et de feuilles semblent être respectivement égales à 12 et 63 %.

Résumé

Les données sur la production sont très restreintes. Les relations entre la production nette et des facteurs du milieu tels que la pluviosité et l'éclairement ont été décrites par

TABLEAU 3. Production de litière dans deux types de forêt de Côte-d'Ivoire, exprimée en kg/ha/an (d'après Bernhard, 1970)

	Forêt sur sol ferralitique sableux				Forêt sur sol ferralitique sablo-argileux			
	Plateau		Thalweg		Plateau		Thalweg	
	1re année	2e année	1re année	2e année	1re année	2e année	1re année	2e année
Feuilles	8 150	9 190	7 850	7 290	6 640	7 600	5 720	6 780
Fleurs et fruits	980	1 220	390	940	1 320	780	660	410
Bois	2 200	2 960	1 400	780	1 210	1 680	1 880	2 650
Total	11 330	13 370	9 640	9 010	9 170	10 060	8 260	9 840

TABLEAU 4. Production des divers constituants des arbres dans quelques forêts tropicales (t/ha/a)

Type de forêt	Feuilles	Troncs et branches	Racines	Auteurs
Forêt équatoriale	9,5	19,2	2,8	Bartholomew *et al.* (1953)
Forêt subéquatoriale (Banco)	11,7*	4,6	0,6**	Lemée *et al.* (1975)
Forêt subéquatoriale (Yapo)	10,2*	4,6	0,7**	Lemée *et al.* (1975)
Forêt humide, semi-caducifoliée (Anguédédou)	2,1	9,1	1,5	Müller et Nielsen (1965)
Forêt secondaire	6,9	13,6	2,3	Nye (1961)
Forêt équatoriale	12,0	16,2	0,4	Kira *et al.* (1964)
Forêt sèche, caducifoliée	6,2	9,3	—	Misra (1972)

* Y compris les fleurs et les fruits.
** Pour une biomasse à 23,8 ± 7,4 t/ha par HUTTEL (1967).

Lieth et Box (1972), par Rosenzweig (1968) et par d'autres auteurs et l'on peut en théorie déduire dans n'importe quelle zone la production à partir des données disponibles sur l'environnement. Le manque de données pour vérifier de telles estimations est une des lacunes importantes de la connaissance. Enfin, il faut souligner que des évaluations de biomasse sur pied ne sont pas des évaluations de productivité ; la biomasse est une donnée de base à partir de laquelle on mesure la production, mais la productivité nécessite la répétition de mesures dans le temps.

Les recherches nécessaires et les priorités

Pour l'aménagement des écosystèmes forestiers, il est nécessaire de disposer de données sur le sol, le climat, les micro-organismes, les animaux et sur les végétaux inférieurs aussi bien que sur les arbres. Il faut examiner la production dans le contexte de la structure et du fonctionnement de tous les éléments de l'écosystème. Il faut espérer que ces études puissent être conduites dans chaque région forestière, sur différents types de forêts et avec des répétitions adéquates dans l'espace et dans le temps. Cet effort nécessiterait de grands investissements en main-d'œuvre et en moyens financiers ; cependant, des études pourraient débuter par étapes et conduire à des objectifs plus larges, à condition que le projet global ait été bien préparé au départ. De plus, ce projet pourrait incorporer des études de productivité déjà en cours dans plusieurs parties du monde.

Pour étudier la production forestière du point de vue écologique, il faudrait considérer les priorités suivantes :

1. Déterminer régulièrement les variations de production primaire brute et nette selon les années et les milieux;
2. Recueillir beaucoup plus de données sur la production hypogée;
3. Évaluer le rôle de certains éléments de l'écosystème comme les épiphytes, les lianes, les algues, les lichens et les mousses qui sont rarement examinés dans les études de production;
4. Prêter beaucoup plus d'attention à l'évolution de la végétation morte, y compris la chute de feuilles, de branches et de troncs et leurs vitesses de décomposition, ainsi qu'à celle des arbres morts sur pied;
5. Étudier enfin les modalités de la production sous l'effet de contraintes du milieu physique (comme la fertilité du sol ou l'eau disponible) et vivant (intensité de la consommation par les herbivores, par exemple).

Plutôt que de multiplier les mesures de biomasse très coûteuses et très longues, on s'attachera à évaluer l'importance relative des différents éléments, dont le plus important est représenté par les bois de diamètre égal ou supérieur à 10 cm ; il suffirait donc de connaître les proportions relatives des bois inférieurs, des feuilles, fleurs et fruits, des lianes, des épiphytes, du sous bois et des racines. Ces mesures de biomasse devraient s'appuyer sur les inventaires forestiers (harmonisation des méthodes). Il ne faudrait pas négliger les formations non climaciques, mais procéder à des calculs de la biomasse des stades de reconstitution.

La méthodologie relative aux pertes directes est au point pour ce qui est de la litière, mais pas pour les racines. Il en est presque de même pour les études de respiration, à peu près au point pour les parties aériennes, mais qui sont loin de convenir aux racines.

Pour une planification à long terme, il importe de comparer la productivité et, par conséquent, les bénéfices retirés dans les deux grands systèmes d'exploitation les plus courants de nos jours : mise en valeur sélective de la forêt tropicale naturelle ou mise en place de plantations d'espèces à croissance rapide et à rotation relativement courte (voir chapitres 20 et 21). Dans un cas comme dans l'autre, la connaissance de la production primaire et des facteurs qui la contrôlent sera utile à la prise de décision par le planificateur.

Bibliographie

BARTHOLOMEW, W. V.; MEYER, J.; LAUDELOUT, H. *Mineral nutrient immobilization under forest and grass fallow in Yangambi (Belgian Congo) region, with some preliminary results on the decomposition of plant material on the forest floor.* Publ. INEAC (Bruxelles), Sér. sci., n° 57, 1953, 27 p.

BERNHARD, F. Étude de la litière et de sa contribution au cycle des éléments minéraux en forêt ombrophile de Côte-d'Ivoire. *Oecol. Plant.*, 5, 1970, p. 247–266.

BERNHARD-REVERSAT, F.; HUTTEL, C.; LEMÉE, G. Quelques aspects de la périodicité écologique et de l'activité végétale saisonnière en forêt ombrophile sempervirente de Côte-d'Ivoire. In: Golley, P. M.; Golley, F. B. (eds.). *Tropical ecology with an emphasis on organic production*, p. 217–234. Athens, Univ. of Georgia, 1972, 418 p.

BEST, R. Production factors in the tropics. *Netherlands J. Agric. Sci.*, vol. 10, no. 5, 1962, p. 347–353.

BONNER, J. The upper limit of crop yield. *Science*, 137, 1962, p. 11–15.

BRAY, J. R.; GORHAM, E. Litter production in forests of the world. In: Cragg, J. (ed.). *Advances in ecological research*, 2, p. 101–157. Academic Press, 1964.

BRÜNIG, E. F. Biomass diversity and biomass sampling in tropical rain forest. In : Young, H. E. (ed.). *IUFRO biomass studies*, p. 269-293. Orono, Univ. of Maine, 1973.

COSTES, C. (ed.). Photosynthèse et production végétale. Paris, Gauthier-Villars, 1975, 284 p.

DOBBEN, W. H. van; LOWE-MCCONNELL, R. H. (eds.). *Unifying concepts in ecology.* Report of the plenary sessions of the first international congress of ecology (The Hague, 8–14 September 1974). The Hague, W. Junk B. V. publishers; Wageningen, Centre for agricultural publishing and documentation, 1975, 302 p.
Chapters on "Flow of energy and matter between trophic levels"; "Comparative productivity in ecosystems"; "Diversity, stability and maturity in natural ecosystems"; "Diversity, stability and maturity in ecosystems influenced by human activities"; "Strategies for management of natural and man-made ecosystems".

GIST, C. S. *Some tropical modelling efforts.* Ecology Center, Utah State University (Logan, Utah), 1973, multigr.

GOLLEY, F. B. Energy flux in ecosystems. In: Wiens, J. A. (ed.). *Ecosystem structure and function*, p. 69–90. Corvallis, Oregon State Univ. Press, 1972.

——. Summary. In: Golley, P. M.; Golley, F. B. (eds.). *Tropical ecology with an emphasis on organic production*, p. 407–413. Athens, Univ. of Georgia, 1972a, 418 p.

——; ODUM, H. T.; WILSON, R. F. The structure and metabolism of a Puerto Rican red mangrove forest in May. *Ecology*, 43, 1962, p. 9–19.

——; LIETH, H. Bases of organic production in the tropics. In: Golley, P. M.; Golley, F. B. (eds.). *Tropical ecology with an emphasis on organic production*, p. 1–26. Athens, Univ. of Georgia, 1972, 418 p.

GREIG-SMITH, P. *Quantitative plant ecology.* 2nd ed. London, Butterworth, 1964, 207 p.

HATCH, M. D.; SLACK, C. R. Photosynthesis by sugar cane leaves. A new carboxylation reaction in the pathway of sugar formation. *J. Biochem.*, 101, 1966, p. 103–111.

HOPKINS, B. Biological productivity in Nigeria. *Sci. Assoc. Nigeria Proc.*, vol. 1, no. 3, 1962, p. 20–28.

——. Vegetation of the Olokemeji Forest Reserve, Nigeria. IV. The litter and soil with special reference to their seasonal changes. *J. Ecol.*, 54, 1966, p. 687–703.

——. Vegetation of the Olokemeji Forest Reserve, Nigeria. VI. The plants on the forest site with special reference to their seasonal growth. *J. Ecol.*, 58, 1970, p. 765–793.

HOZUMI, K.; YODA, K.; KIRA, T. Production ecology of tropical rain forest in southwestern Cambodia. II. Photosynthetic production in an evergreen seasonal forest. *Nature and Life in S.E. Asia*, 6, 1969, p. 57–81.

HUTTEL, C. *Rapport d'élève.* Centre ORSTOM d'Adiopodoumé (Côte-d'Ivoire), 1967, Document ronéotypé.

HUTTEL, C.; BERNHARD-REVERSAT, F. Biomasse végétale et productivité primaire, cycle de la matière organique. In : Recherches sur l'écosystème de la forêt sub-équatoriale de basse Côte-d'Ivoire. *La Terre et la Vie* (Paris), 29, 1975, p. 169–264.

JENÍK, J. Root structure and underground biomass in equatorial forests. In: *Productivity of forest ecosystems*, p. 323–330. Paris, Unesco, 1971, 707 p.

JORDAN, C. F. A world pattern in plant energetics. *Amer. Sci.*, 59, 1971a, p. 425–433.

——. Productivity of a tropical forest and its relation to a world pattern of energy storage. *J. Ecol.*, 59, 1971b, p. 127–242.

KIRA, T.; OGAWA, H.; YODA, K.; OGINO, K. Primary production by a tropical rain forest of southern Thailand. *Bot. Mag. Tokyo*, 77, 1964, p. 428–429.

——; ——; OGINO, K. Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation in Thailand. IV. Dry matter production with special reference to the Khao Chong rain forest. In: Kira, T.; Iwata, K. (eds.). *Nature and Life in S.E. Asia*, 6, 1967, p. 149–174. Fauna and Flora Research Society (Kyoto), 1967.

KLINGE, H. RODRIGUES, Biomass estimation in a Central Amazonian rain forest. *Act. Cient. Venez.*, 24, 1973, p. 225–237.

LAUDELOUT, H.; MEYER, J. Les cycles d'éléments minéraux et de matière organique en forêt équatoriale congolaise. In: *Trans. 5th Int. Cong. Soil Sci.*, 2, 1954, p. 267–272.

LEMÉE, G.; HUTTEL, C.; BERNHARD-REVERSAT, F. Recherches sur l'écosystème de la forêt sub-équatoriale de basse Côte-d'Ivoire. *La Terre et la Vie* (Paris), 29, 1975, p. 169–264.

LEMON, E. R.; ALLEN, L. H.; MULLER, L. Carbon dioxide exchange of a tropical rain forest. Part II. *Bio-Science*, vol. 20, no. 19, 1970, p. 1054–1059.

LIETH, H. (ed.). *Phenology and seasonality modelling.* Berlin, New York, Springer Verlag, Ecological Studies no. 8, 1974, 444 p.

——; BOX, E. Evapotranspiration and primary productivity: C. W. Thornthwaite memorial model. In: Mather, J. R. (ed.). *Papers on selected topics in climatology*, vol. 2, p. 37–46. New York, Elmer, Thornthwaite memorial volume 2, 1972.

——; WHITTAKER, R. H. *Primary productivity of the biosphere.* Berlin, New York, Springer Verlag, Ecological Studies no. 14, 1975, 340 p.

MALAISSE, F.; ALEXANDRE, J.; FRESON, R.; GOFFINET, G.; MALAISSE-MOUSSET, M. The miombo ecosystem: a preliminary study. In: Golley, P. M.; Golley, F. B. (eds.). *Tropical ecology with an emphasis on organic production*, p. 363–405. Athens, Univ. of Georgia, 1972, 418 p.

——; FRESON, R.; GOFFINET, G.; MALAISSE-MOUSSET, M. Litter fall and litter breakdown in miombo. In: Golley, F. B.; Medina, E. (eds.). *Tropical ecological systems: trends in terrestrial and aquatic research*, p. 137–152. Berlin, New York, Springer Verlag, Ecological Studies no. 11, 1975, 398 p.

MEDINA, E.; ZELVER, M. Soil respiration in tropical plant communities. In: Golley, P. M.; Golley, F. B. (eds.). *Tropical ecology with an emphasis on organic production*, p. 245–269. Athens, Univ. of Georgia, 1972, 418 p.

MISRA, R. A comparative study of net primary productivity of dry, deciduous forest and grassland of Varanasi, India. In: Golley, P. M.; Golley, F. B. (eds.). *Tropical ecology with an emphasis on organic production*, p. 279–293. Athens, Univ. of Georgia, 1972, 418 p.

MÜLLER, D.; NIELSEN, J. Production brute, pertes par respiration et production nette dans la forêt ombrophile tropicale. *Det Forstlige Forssvaesen i Danmark*, 29, 1965, p. 69–160.

NEWBOULD, P. J. *Methods for estimating the primary production of forests*. London, Blackwell Scientific Publications, IBP Handbook no. 2, 1967.

NYE, P. H. Organic matter and nutrient cycles under moist tropical forest. *Plant and Soil*, vol. 13, no. 4, 1961, p. 333-346.

ODUM, H. T. Summary: an emerging view of the ecological system at El Verde. In: Odum, H. T.; Pigeon, R. F. (eds.). *A tropical rain forest. A study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico*, p. I–191 to I–289. Division of Technical Information, U.S. Atomic Energy Commission (USAEC), 1970, 1 678 p.

——; JORDAN, C. F. Metabolism and evapotranspiration of the lower forest in a giant plastic cylinder. In: Odum, H. T.; Pigeon, R. F. (eds.). *A tropical rain forest. A study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico*, p. I–165 to I–189. Division of Technical Information, U.S. Atomic Energy Commission (USAEC), 1970, 1 678 p.

OGAWA, H. ; YODA, K. ; KIRA, T. ; OGINO, K. ; SHIDEI, T. ; RATANAWONGSE, Duongkeo ; APASUTY, Charn. Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation tn Thailand. I. Structure and floristic composition. in : Kira, T. ; Iwata, K. (eds.). *Nature and Life in S.E. Asia*, 4, 1965, p. 13-48.

PESSON, P. (ed.). *Écologie forestière. La forêt : son climat, son sol, ses arbres, sa faune*. Paris, Gauthier-Villars, 1974, 282 p.

REES, A. R.; TINKER, P. B. H. Dry matter production and nutrient content of plantation oil palms in Nigeria. *Plan: and Soil*, 19, 1963, p. 19–32.

REICHLE, D. E.; FRANKLIN, J. F.; GOODALL, D. W. (eds.). *Productivity of world ecosystems*. Washington, D.C., National Academy of Sciences (NSF), 1975, 166 p.

RICHARDS, P. W. *The tropical rain forest: an ecological study*. Cambridge University Press, 1952, 450 p. 4th reprint with corrections, 1972.

ROLLET, B. *L'architecture des forêts denses humides sempervirentes de plaine*. Nogent-sur-Marne, CTFT, 1974, 298 p.

ROSENZWEIG, M. L. Net primary productivity of terrestrial communities: prediction from climatological data. *American Naturalist*, 102, 1968, p. 67–74.

ROZANOV, B. G.; ROZANOVA, I. M. Biological cycle of bamboo (*Bambusa* spp.) nutrients in the tropical forests of Burma. *Bot. Zhur.* (Moscow), 49, 1964, p. 348–357.

SNEDECOR, G. W. *Statistical methods*. The Iowa State College Press (Ames, Iowa), 1953, 485 p.

STEPHENS, G. R.; WAGGONER, P. E. Carbon dioxide exchange of a tropical rain forest. Part I. *Bio-Science*, vol. 20, no. 19, 1970, p. 1050–1053.

SUBBA RAO, B. K.; DABRAL, B. G.; PANDE, S. K. Litter production in forest plantations of Chir (*Pinus roxburghii*), Teak (*Tectona grandis*) and Sal (*Shorea robusta*) at New Forest, Dehra Dun. In: Golley, P. M.; Golley, F. B. (eds.). *Tropical ecology with an emphasis on organic production*, p. 235–243. Athens, Univ. of Georgia, 1972, 418 p.

WADSWORTH, F. H. Growth in the lower montane rain forest of Puerto Rico. *Caribbean Forester*, 8, 1941–47, p. 27-43.

WALTER, H. *Ecology of tropical and sub-tropical vegetation*. Van Nostrand Reinhold, 1971, 539 p.

——; LIETH, H. *Klimadiagramm-Weltatlas*. Jena, Gustav Fischer, 1960–1967, 245 p.

WESTLAKE, D. F. Comparisons of plant productivity. *Biological Review*, 38. 1963, p. 385–425.

WHITTAKER, R. H., LIKENS, G. E. The primary production of the biosphere. *Hum. Ecol.*, 1, 1973, p. 301–369.

YODA, OGAWA, H.; KIRA, T. Structure and productivity of a tropical rain forest in West Malaysia. Paper presented to the *12th Int. Cong. Botany* (Leningrad, 1975), 23 p. multigr.

11 Production secondaire

Introduction

Données sur la production secondaire

Les recherches nécessaires et les priorités

Bibliographie

Introduction

La production secondaire donne lieu aux mêmes problèmes de définition que la production primaire. De nombreux écologistes la définissent comme l'élaboration des nouveaux tissus qui s'ajoutent à la biomasse animale ou au poids vif considéré (McCullough, 1970). Cette définition est techniquement correcte mais insuffisante parce que la production secondaire peut être appréhendée à chaque niveau de l'organisation des écosystèmes et que le concept n'a pas la même signification à chacun d'entre eux. Ainsi, la croissance d'un animal représente la production secondaire de cet individu. La production secondaire d'une population est l'accroissement de biomasse de l'ensemble des individus de cette population; c'est la somme des croissances individuelles diminuée des pertes de poids, compte tenu de la natalité, de la mortalité, de l'immigration et de l'émigration caractérisant la population. De la même façon, on peut considérer l'ensemble des animaux de l'écosystème en tant qu'hétérotrophes. La production secondaire de cette faune n'est pas la somme des productions des différentes populations puisque les unes peuvent se nourrir aux dépens des autres transférant ainsi de la matière organique entre compartiments du même ensemble hétérotrophe. A ce niveau d'organisation la production secondaire est plutôt l'accroissement de biomasse de l'ensemble de la faune. Il est évident que l'intervalle de temps considéré est extrêmement important pour le calcul de chacune de ces productivités. La période de temps de référence est généralement la durée de vie de l'individu pour la production individuelle, une année ou une saison pour la population et une ou plusieurs années pour l'écosystème.

Lorsque l'on considère la production secondaire il est donc nécessaire de préciser le niveau d'organisation et l'intervalle de temps. Les données sur la production secondaire des individus, des populations et du compartiment hétérotrophe des écosystèmes sont relativement abondantes pour les faunes tempérées mais très rares pour les forêts tropicales. Ainsi, les modalités de croissance des individus font partie des connaissances générales des biologistes et l'explication détaillée des processus impliqués se trouve dans les ouvrages élémentaires de physiologie ou de biologie animales. Divers facteurs de nature écologique et génétique influent sur la croissance des individus, parmi lesquels la température et la nutrition sont particulièrement importants. Il n'est pas prouvé que les animaux tropicaux présentent un mode de croissance fondamentalement différent de celui de leurs homologues tempérés (voir chapitre 7).

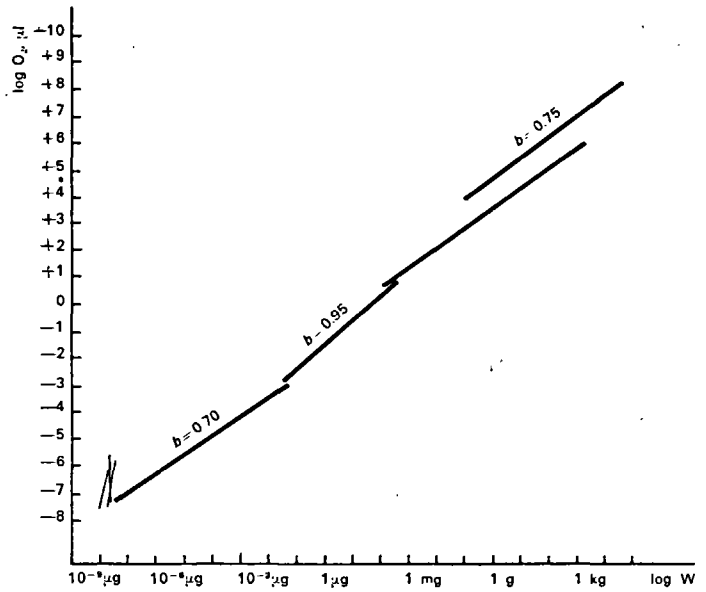


FIG. 1. Relation entre le métabolisme basal (log 0_2 en µl) et le poids corporel (log W, en µg, mg, g et kg) chez divers organismes.

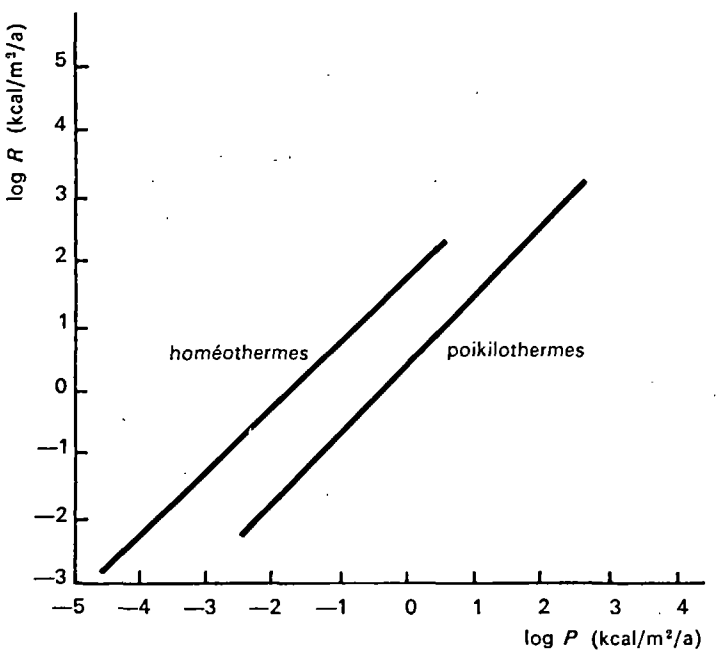


FIG. 2. Relation entre la production (log P en kcal/m²/a) et le métabolisme (log R en kcal/m²/a) dans quelques populations naturelles.

On en sait beaucoup moins au sujet de la production des populations et des lois générales dans ce domaine ne sont pas encore admises. La production secondaire des populations est fonction des gains et des pertes : que les gains l'emportent sur les pertes et il y aura mise en réserve, c'est-à-dire accroissement de biomasse, donc, par définition, production secondaire. Les intrants sont représentés par la consommation alimentaire, la natalité et l'immigration; les extrants par les excreta (fèces, urine, gaz de rumination), la mortalité et l'émigration. Le calcul de la production secondaire des populations est donc évidemment compliqué puisqu'il est rarement possible de peser la population entière à deux reprises pour déterminer ses gains ou ses pertes.

Il n'y a que très peu d'études de production concernant des espèces animales de forêts tropicales qui aient été poursuivies une année entière. Il existe beaucoup de travaux sur la taxinomie, la biogéographie et l'histoire naturelle des animaux de forêt tropicale mais de telles informations sont rarement directement utilisables pour estimer la production secondaire. Elles sont en revanche tout à fait utiles pour interpréter des différences dans l'écologie de la production ou le comportement trophique des individus, des populations ou des faunes des divers types de forêts tropicales (voir chapitres 6 et 7).

Un autre moyen de déterminer la production secondaire consiste à récolter des individus des différentes espèces, à établir les caractéristiques de l'écologie de la production d'une espèce, puis à extrapoler les résultats à l'ensemble du peuplement. Par exemple, les oiseaux caractéristiques du sous-bois peuvent être capturés au moyen de filets. La consommation, l'assimilation, la croissance, la natalité et la mortalité des espèces les plus communes peuvent être déterminées et, en supposant que ces espèces communes sont représentatives du peuplement total, la production de l'avifaune peut être évaluée. La validité de cette hypothèse a rarement, sinon jamais, été éprouvée. Les différences interspécifiques pourraient être plus importantes dans les forêts tropicales où les espèces sont plus nombreuses et la dominance souvent moins marquée que dans le cas des faunes des régions tempérées. Malgré cela, l'écologie de la production de groupes d'animaux tels que granivores, phytophages arboricoles, faune du sol, faune de la litière, petits mammifères et oiseaux, est occasionnellement étudiée globalement.

Une grande quantité de données sur les besoins métaboliques et la production secondaire est disponible pour certaines populations et certains individus. Si la diversité interindividuelle des hétérotrophes et leur taille corporelle ou leur poids sont connus il est possible de déterminer leur métabolisme basal à partir d'abaques (fig. 1). Pour tenir compte des dépenses d'activité, de nourrissage et de thermorégulation il est nécessaire de corriger l'intensité du métabolisme de base; de telles corrections peuvent être faites pour de nombreux types de populations (Golley, 1968).

Si les dépenses métaboliques annuelles de la population sont connues, il est alors possible d'évaluer sa production puisque, dans les populations naturelles, comme l'ont montré McNeil et Lawton (1970), production et métabolisme sont liés (fig. 2). Pour un même niveau métabolique, l'intensité de production est plus basse chez les organismes homéo-

thermes (10 espèces d'oiseaux et de mammifères) que chez les organismes poikilothermes (42 espèces d'invertébrés et de poissons).

La production et le métabolisme représentent ensemble la quantité de matière assimilée par la population. Si le taux d'assimilation est connu, on déduit aisément la consommation de la population. Malheureusement les taux d'assimilation varient selon le type de nourriture consommée, les conditions physiologiques ainsi que le type de tube digestif considéré. Certains vertébrés peuvent assimiler 80 à 90 % de la nourriture ingérée tandis que certains organismes détritivores tels que des Isopodes ou des Myriapodes n'en assimilent pas plus de 10 à 30 %. Il est cependant possible, pour un milieu et une saison donnés, d'extrapoler à l'ensemble de la population les données relatives à quelques individus déterminés. Davantage de données de ce type sont cependant requises.

Données sur la production secondaire

Les données fondamentales pour évaluer la production des organismes hétérotrophes sont la densité et la biomasse. Il n'y a eu que très peu de tentatives pour déterminer la densité ou la biomasse de faunes tropicales forestières. Les seules données disponibles se rapportent à une mangrove (Golley, 1968), une pluviisylve de faible altitude (Odum *et al.*, 1970), une forêt amazonienne de terre ferme (Fittkau et Klinge, 1973) et l'écosystème miombo (Malaisse *et al.*, 1972). En outre, une estimation de la dynamique de la faune d'une forêt tropicale humide a été présentée par Golley *et al.* (1975).

Dans ces écosystèmes tropicaux les biomasses animales sont les suivantes (en kg/ha) :

Forêt amazonienne de terre ferme	210
Pluviisylve de faible altitude	118
Forêt claire miombo	76
Mangrove	64
Forêt tropicale humide	73

Aucune de ces estimations ne s'appuie, malheureusement, sur des échantillonnages adéquats pour tous les groupes et toutes les saisons. D'ailleurs, dans la plupart des cas, les auteurs présentent eux-mêmes ces résultats comme incomplets et préliminaires. Toutefois, les biomasses réelles ne devraient pas dépasser le double de ces valeurs préliminaires. Si cette hypothèse est correcte la biomasse animale des forêts tropicales est bien moindre que la seule biomasse des vertébrés, y compris les grands ongulés, des savanes et prairies africaines. Les prairies de l'Afrique orientale peuvent supporter jusqu'à 100 à 300 kg/ha des seuls grands herbivores (Bourlière, 1963; Lamprey, 1964). Cependant, dans une savane à épineux d'Afrique orientale, Hendrichs (1970) trouve 50 kg d'ongulés, 4 kg de petits mammifères et 250 kg d'animaux endogés par hectare, ce qui correspond à peu près à la biomasse animale observée en forêt.

Les travaux sur la densité, les variations saisonnières, l'alimentation et la production des petits mammifères de forêt tropicale sont peu nombreux. Dans la synthèse de ces données, Fleming (1975) conclut que, bien que les faunes de petits mammifères soient plus riches en zone tropicale qu'en zone tempérée (par exemple la partie continentale des États-Unis renferme environ 267 espèces tandis que Panamá, sur une surface cent fois moindre, en héberge 166), la dominance d'un petit nombre d'espèces y est la règle comme dans les forêts tempérées. Les petits mammifères tropicaux réagissent à la périodicité des pluies et leurs effectifs ainsi que leur reproduction peuvent varier selon les saisons mais la production globale de progéniture semble inférieure à celle des espèces des régions tempérées. Les biomasses de petits mammifères sont connues pour quelques localités, mais ces données sont trop peu nombreuses pour permettre des généralisations. Des variations saisonnières de la biomasse ont été enregistrées.

Karr (1975) a comparé les principaux éléments du bilan énergétique des avifaunes forestières de zone tropicale et de zone tempérée. Ses données proviennent d'études effectuées à Panamá, au Libéria et dans l'Illinois. Le nombre des espèces est supérieur de 75 % et celui des individus de 49 % dans les milieux forestiers tropicaux. Cependant les besoins énergétiques d'entretien sont très voisins en zone tropicale et en zone tempérée : 420 kcal/ha/jour à Panamá et 410 kcal/ha/jour dans l'Illinois. En outre, le poids moyen des oiseaux tropicaux était inférieur à celui des oiseaux tempérés. La biomasse, la consommation d'énergie et les besoins d'entretien des peuplements étaient relativement semblables (tableau 1). En définitive, l'avifaune utilise environ 0,2 % de la production primaire nette annuelle de la forêt, aussi bien en zone tropicale qu'en zone tempérée. Karr conclut que l'augmentation de la diversité spécifique des peuplements d'oiseaux de forêt tropicale est imputable à la variété de

TABLEAU 1. Biomasses et besoins énergétiques d'entretien d'avifaunes forestières résidantes (d'après Karr, 1975)

	Biomasse (g/ha)		Besoins énergétiques d'entretien[c] (kcal/ha/jour)	Poids moyen (g)
	Biomasse réelle[a] (poids vif)	Biomasse consommante[b]		
Illinois	1,21	0,25	0,41	49,5
Libéria	1,24	0,30	0,47	34,9
Panamá	1,32	0,34	0,42	36,2
Ile Puercos	0,95	0,30	0,44	22,1

a. Biomasse réelle (poids vif) $= \sum_{i=1}^{s} (Ai)\,(Wi)$

b. Biomasse consommante $= \sum_{i=1}^{s} (Ai)\,(Wi^b)$

c. Énergie d'entretien $= \sum_{i=1}^{s} (a)\,(Ai)\,(Wi^b)$

où Ai = abondance de l'espèce i; Wi = poids vif individuel de l'espèce i; b = pente de la droite de régression poids/métabolisme; a = intersection par cette droite de régression de l'axe des ordonnées (y).

ressources alimentaires supplémentaires (fruits par exemple).

La majeure partie de la biomasse des organismes hétérotrophes est représentée par la faune du sol et de la litière. La biomasse des saprophages équivaut à 5 ou 6 fois celle des herbivores et des carnivores, ainsi que le montrent les données suivantes :

	Biomasse (kg/ha)		
	Faune du sol	Herbivores	Carnivores
Pluviisylve amazonienne	165	30	15
Pluviisylve de faible altitude	80	25	10
Mangrove	52	8	4

(A noter que ces résultats ne coïncident pas exactement avec ceux donnés précédemment parce qu'ils ont été calculés à partir d'une gamme de données fournies par différents auteurs.) L'importance de la décomposition est probablement liée à la résistance du bois et des feuilles, plus grande en forêt qu'en savane, aux difficultés que rencontrent les herbivores sylvicoles à se nourrir de feuilles, de fleurs et de fruits situés jusqu'à 90 m au-dessus du sol, ainsi qu'à des différences dans la phénologie et la disponibilité saisonnière.

Bien qu'il existe divers travaux relatifs à une population ou un peuplement déterminés dans un certain nombre de localités, la seule étude sur la production secondaire conduite, en zone tropicale, au niveau de l'écosystème tout entier se rapporte à la savane à rôniers de Lamto, en Côte-d'Ivoire (Lamotte, 1975). Les résultats n'en seront donc pas présentés ici puisque seuls sont concernés les écosystèmes *forestiers* tropicaux. Voir Unesco (1979, 1980).

Golley (1972) a fait remarquer que la relation entre la biomasse d'un compartiment de l'écosystème et le flux à travers ce compartiment traduit le rôle de ce dernier dans les processus de régulation de l'écosystème. Les compartiments dont la masse est petite, la vitesse de renouvellement élevée et qui sont traversés par un flux important doivent vraisemblablement jouer un rôle capital dans la régulation de l'écosystème. Il y a peu de données sur la proportion de la biomasse de feuilles ou de la production de feuilles directement consommée par les herbivores dans les forêts tropicales. Dans une pluviisylve de faible altitude Odum et Ruiz-Reyes (1970) ont estimé que 7 % de la surface foliaire étaient consommés par les animaux ; cette proportion était de 6 % au Costa Rica (de la Cruz, 1964) et de 10 % à Panamá (Golley *et al.*, 1975). Bray et Gorham (1964), pour un grand nombre de forêts en majorité tempérées, ont conclu que la consommation annuelle des insectes représentait 6 à 10 % de la surface foliaire totale. A l'opposé, Klinge et Rodrigues (1973) considèrent, d'après Eidmann (1942, 1943) et Hopkins (1967), que 25 à 60 % de la biomasse foliaire peuvent être consommés par les herbivores. Cette proportion semble peu vraisemblable étant donné la biomasse des herbivores de forêt, mais elle pourrait traduire des cas particuliers.

Ainsi, il existe en forêt une importante biomasse foliaire dont une faible partie seulement est consommée. Golley (1973) et d'autres auteurs ont suggéré que certains organismes hétérotrophes, particulièrement des insectes, pourraient opérer comme des régulateurs cybernétiques de l'écosystème, y compris au niveau de la production primaire. Les insectes phytophages, par exemple, occupent la position stratégique de régulateurs potentiels dans la mesure où ils consomment des feuilles, qui sont le lieu principal de fixation de l'énergie et de biosynthèse des plantes. Aussi, les espèces d'insectes phytophages sont-elles généralement coextensives avec les espèces végétales, de sorte que celles-ci se rencontrent rarement sans leurs consommateurs. De surcroît, ces deux ensembles d'êtres vivants sont depuis longtemps associés au cours de l'évolution. En définitive, plantes et insectes présentent des interactions sur le plan physiologique, écologique et évolutif. Ils peuvent donc être considérés comme deux sous-systèmes évoluant de concert, concurrents et interdépendants (voir chapitre 8).

Les insectes et autres consommateurs réagissent aux diverses conditions de l'hôte, telles que la valeur nutritive de la plante, la présence ou l'absence de substances capables de régler la croissance des insectes et la spécificité de composés volatils (essences) produits par le métabolisme de la plante. Il existe de nombreux exemples de pullulements d'insectes dans des régions tempérées, liés à des conditions trophiques ou hygrométriques contraignantes pour la végétation. Il est également bien connu que les arbres vieux, affaiblis ou agressés sont plus vulnérables à l'attaque des insectes que les arbres vigoureux. Il semble évident que, lorsque change l'état des plantes hôtes avec le vieillissement ou sous l'effet d'agressions climatiques ou autres, les insectes consommateurs peuvent percevoir ces variations et y réagir. L'un des mécanismes en cause pourrait résider dans la modification des teneurs en sucres ou en azote du feuillage (Schwenke, 1968). (Voir aussi le chapitre 14.)

Si les insectes réagissent aux changements d'état de l'hôte par une reproduction accrue, une rétroaction peut se manifester au niveau de l'hôte par le biais de l'activité des insectes. Par exemple, une défoliation massive peut changer brutalement l'état physiologique des hôtes et accroître la chute des feuilles, entraînant un apport accru d'éléments nutritifs au système sol-litière. Les plantes âgées ou affaiblies meurent généralement après une telle défoliation, modifiant ainsi le milieu physique. Il en résultera finalement une augmentation des ressources en nutriments, en lumière et en humidité, disponibles pour les plantes survivantes, et donc une accélération probable de la croissance. Ainsi, les consommateurs peuvent contribuer à la restauration de l'intensité optimale de la production primaire et du recyclage des éléments nutritifs. De tels changements interviennent à la suite de la modification de l'efficacité du processus photosynthétique, de la mobilisation et de l'utilisation de réserves, de l'interaction et de la différenciation des primordia de bourgeons ainsi qu'à la suite d'une modification de la répartition verticale de la production de biomasse. Les organismes brouteurs peuvent agir directement sur les éléments producteurs des forêts tropicales et exercer une influence notable sur les autres constituants de sorte que le faible taux de consommation devrait être considéré comme l'expression de l'efficience élevée d'organismes

dont le rôle principal est de contrôler le fonctionnement de l'écosystème.

En revanche, la litière des écosystèmes forestiers doit être décomposée rapidement afin que les macro-éléments immobilisés dans la biomasse deviennent utilisables pour les plantes. Dans les forêts tropicales la production de litière peut dépasser 20 t/ha/an. Cela entraîne un important travail de décomposition pour l'écosystème. Les champignons y ont une importance plus grande que dans les forêts tempérées et assureraient la première étape des processus de décomposition (Went et Stark, 1968). De nombreux auteurs ont aussi démontré le rôle essentiel des termites. Dans une forêt sempervirente du Zaïre, par exemple, Maldague (1970) a trouvé 870 colonies de termites/ha, soit une biomasse de 16 t/ha. Ces colonies immobilisaient 2,6 t de matière organique/ha, dont 0,7 t de calcium et 61 kg d'azote. Ces termites auraient consommé environ 6 t/ha/an. Huttel et Bernhard-Reversat (1975) ont relevé des densités de termites analogues pour une forêt subéquatoriale de Côte-d'Ivoire.

A côté des termites, vers de terre et micro-arthropodes peuvent être aussi importants dans les forêts tropicales. Dans une forêt subéquatoriale de Côte-d'Ivoire localisée sur un thalweg, Huttel et Bernhard-Reversat (1975) ont enregistré une grande abondance de turricules de vers de terre ; ceux-ci traduisent un remaniement du sol et une minéralisation de l'azote qui contribuent à enrichir de façon notable l'horizon superficiel du sol (tableau 2). Le rôle exact des micro-arthropodes endogés est mal connu et les nombres élevés enregistrés dans le sol et la litière suggèrent des effectifs encore plus importants (tableau 3).

TABLEAU 3. Nombre de micro-arthropodes par m² dans l'horizon superficiel du sol de forêts tropicales

Banco, plateau	(Côte-d'Ivoire; Huttel et Bernhard-Reversat, 1975)	54 000
Banco, thalweg		17 500
Yapo		26 000
Zaïre (Maldague, 1970)		64 000-72 000
Nigéria, sol et litière (Madge, 1969)		65 200
Porto Rico (Wiegert, 1970)		1 890- 7 620
Amazonie (Beck, 1971)		14 700

Les recherches nécessaires et les priorités

L'écologie des organismes hétérotrophes dans son ensemble nécessite une plus grande attention. Tandis que l'étude de la production secondaire est de peu d'intérêt pour la compréhension des écosystèmes, les mesures des flux d'énergie et de matière à travers le réseau trophique sont très importantes. Les recherches devraient se dérouler suivant les étapes suivantes :

Échantillonnages pour dénombrer les différentes espèces d'hétérotrophes;

Identification de tous les hétérotrophes se trouvant dans ces échantillons;

Détermination de leur régime alimentaire;

Élaboration d'un réseau trophique, précisant les changements dans l'espace et dans le temps du régime alimentaire;

Mesure des quantités de nourriture consommées et, donc, des flux à travers le réseau trophique;

Détermination de la teneur en énergie et en éléments minéraux des aliments et expression des flux en ces termes;

Intégration des données de fonctionnement des hétérotrophes et de celles relatives à la végétation pour établir la dynamique globale de l'écosystème.

Qu'il n'y ait jamais eu en zone tropicale une description satisfaisante de réseau trophique indique bien l'ampleur de la tâche. Le problème vient en partie du fait que peu d'écologistes ou de taxinomistes sont capables d'étudier tous les groupes animaux. Ce sont, plutôt, des équipes de chercheurs qu'il faudrait, mais même lorsque celles-ci existent il est rarement possible d'éviter que chaque spécialiste ne travaille séparément et selon ses habitudes; il en résulte que l'étude globale s'achève sous la forme d'un grand nombre de travaux individuels, à différents stades d'avancement, et qui ne peuvent être intégrés. Une solution probable est de s'orienter sur les flux qui constituent la trame du réseau trophique plutôt que sur les espèces elles-mêmes; cela n'exclut pas la nécessité de connaître largement la biologie des espèces (voir chapitres 6 et 7).

Enfin, il faut souligner que les organismes hétérotrophes accomplissent, par leurs activités alimentaires, un autre ensemble de fonctions importantes mais qui n'apparaît pas dans les calculs de flux d'énergie et de matière. Il s'agit

TABLEAU 2. Comparaison des teneurs en macroéléments du sol de surface et des turricules (Huttel et Bernhard-Reversat, 1975)

	C ‰	N total ‰	P total ‰	Bases échangeables (m. équiv./100 g de sol)				*p*H
				Capacité d'échange	Mg	K	Ca	
Turricules	30,0	1,88	0,69	7,5	0,61	0,16	0,79	4,3 ± 0,2
	24,5	1,33	0,83	6,5	0,37	0,12	0,34	
Sol	13,2[a]	0,96[a]	0,45	4,6	0,33	0,08	0,30	4,3 ± 0,2
(0-10 cm)			0,37	4,8	0,14	0,19	0,39	

a. Moyenne annuelle.

notamment de la pollinisation, de la dissémination des graines et de la prédation s'exerçant sur les semences et les fruits, processus qui semblent extrêmement importants dans les forêts tropicales. On en sait encore peu de choses et rien quant à leur signification quantitative dans l'écosystème. C'est là une lacune majeure qui devrait représenter à l'avenir un domaine de recherche privilégié (voir chapitre 8).

En résumé, il existe une bibliographie abondante sur la biologie des divers organismes hétérotrophes vivant dans les forêts tropicales — de telles données se sont accumulées depuis aussi longtemps que les scientifiques et les naturalistes visitent les régions tropicales. Il n'existe cependant aucune étude complète sur l'ensemble des hétérotrophes d'une forêt. Les recherches devraient donc se concentrer sur quelques sites déterminés où des études exhaustives pourraient être alors réalisées. En attendant, aucune spéculation sur le rôle des hétérotrophes — mis à part les plus générales — ne saurait être considérée comme sérieuse.

Le vaste domaine de l'activité des hétérotrophes demande une attention accrue de la part des chercheurs. Les recherches doivent être réalisées dans la perspective d'une analyse de système en s'attachant aux relations trophiques et autres interactions aussi bien qu'à la dynamique des constituants essentiels du système. Par exemple, l'étude du métabolisme d'une population devrait comprendre une évaluation des sources d'énergie pour cette population. A côté du développement des recherches sur la biomasse et la dynamique des peuplements forestiers, il est aussi capital de considérer les autres fonctions qu'assurent les animaux à l'intérieur de l'écosystème. Le flux d'énergie et de matière qui passe par les herbivores est relativement accessoire par rapport à celui de la faune du sol et de la litière, mais le rôle des herbivores dans le fonctionnement de l'écosystème peut être extrêmement important. On ne sait encore que très peu de choses sur les aspects quantitatifs de ces rapports de nature fonctionnelle.

Bibliographie

BECK, L. Bodenzoologische Gliederung und Charakterisierung des amazonischen Regenwaldes. *Amazoniana*, 3, 1971, p. 69–132.

BOURLIÈRE, F. Observations on the ecology of some large African mammals. *African Ecol. Human Evol.*, 36, 1963, p. 43–54.

BRAY, J. R.; GORHAM, E. Litter production in forests of the world. In: Cragg, J. B. (ed.). *Advances in ecological research*, vol. 2, p. 101–157. London, Academic Press, 1964.

CRUZ, A. de la. A preliminary study of organic detritus in a tropical forest ecosystem. *Rev. Biol. Trop.*, 12, 1964, p. 175–185.

EIDMANN, H. Der tropische regenwald als Lebensraum. *Kolonial forstl. Mitt.*, 5, 1942, p. 91–147.

——. Zur Ökologie der Tierwelt. *Beitr. Kolonial forstl.*, 2, 1943, p. 25–45.

FITTKAU, E. J.; KLINGE, H. On biomass and trophic structure of the Central Amazonian rain forest ecosystem. *Biotropica*, vol. 5, no. 1, 1973, p. 2–14.

FLEMING, T. H. The role of small mammals in tropical ecosystems. In: Golley, F. B.; Petrusewicz, K.; Ryszkowski, L. (eds.). *Small mammals, their productivity and population dynamics*, p. 269–298. Cambridge, Cambridge Univ. Press, 1975.

GOLLEY, F. B. Secondary productivity in terrestrial communities. *Am. Zoologist*, 8, 1968, p. 53–59.

——. Summary. In: Golley, P. M.; Golley, F. B. (eds.). *Tropical ecology with an emphasis on organic production*, p. 407–413. Athens, Univ. Georgia, 1972, 418 p.

——. Impact of small mammals on primary production. In: Gessaman, J. A. (ed.). *Ecological energetics of homeotherms, a view compatible with ecological modelling*, p. 142–174. Utah State University (Logan), Mono. Series, vol. 20, 1973.

——; MCGINNIS, J. T.; CLEMENTS, R. G.; CHILD, G. I.; DUEVER, M. J. *Mineral cycling in a tropical moist forest ecosystem.* Athens, Georgia, Univ. of Georgia Press, 1975, 248 p.

HENDRICHS, H. Schätzungen der Huftierbiomasse in der Dornbuschsavanne nördlich und westlich der Serengeti steppe in Ostafrika nach einem neuen Verfahren und Bemerkungen zur Biomasse der anderen pflanzenfressenden Tierarten. *Säugetierkund. Mitt.*, 18, 1970, p. 237–255.

HOPKINS, B. A comparison between productivity in forest and savanna in Africa. *J. Ecol.*, 55, 1967, p. 19–20.

HUTTEL, C.; BERNHARD-REVERSAT, F. Biomasse végétale et productivité primaire, cycle de la matière organique. In: Recherches sur l'écosystème de la forêt sub-équatoriale de basse Côte-d'Ivoire, p. 203–228. *La Terre et la Vie* (Paris), 29, 1975, p. 169–264.

KARR, J. Production, energy pathways and community diversity in forest birds. In: Golley, F. B.; Medina, E. (eds.). *Tropical ecological systems: trends in terrestrial and aquatic research*, p. 161–176. Berlin, New York, Springer Verlag, Ecological Studies no. 11, 1975, 398 p.

KLINGE, H.; RODRIGUES, W. A. Phytomass estimation in a Central Amazonian rain forest. In: Young, H. E. (ed.). *IUFRO Biomass Studies*, p. 337–350. Orono, Univ. Maine, 1973.

LAMOTTE, M. The structure and function of a tropical savanna ecosystem. In: Golley, F. B.; Medina, E. (eds.). *Tropical ecological systems: trends in terrestrial and aquatic research*, p. 179–222. Berlin, New York, Springer Verlag, Ecological Studies no. 11, 1975, 398 p.

LAMPREY, H. F. Estimation of the large mammal densities, biomass and energy exchange in the Tarangire game reserve and the Masai Steppe in Tanganyika. *East African Wildlife J.*, 2, 1964, p. 1–46.

MADGE, D. S. Field and laboratory studies on the activity of two species of tropical earthworms. *Pedobiologia*, 9, 1969, p. 188–214.

MALAISSE, F.; ALEXANDRE, J.; FRESON, R.; GOFFINET, G.; MALAISSE-MOUSSET, M. The miombo ecosystem: a preliminary study. In: Golley, P. M.; Golley, F. B. (eds.). *Tropical ecology with an emphasis on organic production*, p. 363–403. Athens, Univ. Georgia, 1972, 418 p.

MALDAGUE, M. E. *Rôle des animaux édaphiques dans la fertilité des sols forestiers.* Publ. INEAC, Sér. sci., n° 112, 1970, 245 p.

MCCULLOUGH, D. R. Secondary production of birds and mammals. In: Reichle, D. E. (ed.). *Analysis of temperate forest ecosystems*, p. 107–130. Berlin, New York, Springer Verlag, Ecological Studies no. 1, 1970.

McNeil, S.; Lawton, J. H. Annual production and respiration in animal populations. *Nature*, 225, 1970, p. 472–474.

Odum, H. T.; Abbott, W.; Sleander, R. K.; Golley, F. B.; Wilson, R. F. Estimates of chlorophyll and biomass of the Tabanuco forest of Puerto Rico. In: Odum, H. T.; Pigeon, R. F. (eds.). *A tropical rain forest*, p. I-3 to I-19. Division of Technical Inf., United States Atomic Energy Commission (USAEC), 1970, 1 678 p.

——; Ruiz-Reyes, J. Holes in leaves and the grazing control mechanism. In: Odum, H. T.; Pigeon, R. F. (eds.). *A tropical rain forest*, p. I-69 to I-80. Division of Technical Inf., USAEC, 1970, 1 678 p.

Pesson, P. (ed.). *Ecologie forestière. La forêt : son climat, son sol, ses arbres, sa faune*. Paris, Gauthier-Villars, 1974, 282 p.

Schwenke, W. New indicators of the dependence of population increases of leaf and needle-feeding forest insects on the sugar content of their diet. *Z. fur Angew. Entomol.*, 61, 1968, p. 365–369.

UNESCO. *Tropical grazing land ecosystems. A state of knowledge report prepared by Unesco/UNEP/FAO*. Paris, Unesco, Natural Resources Research XVI, 1979, 655 p. *Écosystèmes pâturés tropicaux. Un rapport sur l'état des connaissances préparé par l'Unesco, le PNUE et la FAO*. Paris, Unesco, Recherches sur les ressources naturelles XVI, 1980, 675 p.

Wanner, H. Soil respiration, litter fall and productivity of tropical rain forest. *J. Ecol.*, 58, 1970, p. 543–547.

Went, F. W.; Stark, N. The biological and mechanical role of soil fungi. *Proc. National Acad. Sci.* (Washington), 60, 1968, p. 497–504.

Wiegert, D. F. Effects of ionizing radiation on leaf fall, decomposition and the litter micro-arthropods of a montane forest. In: Odum, H. T.; Pigeon, R. F. (eds.). *A tropical rain forest*, p. H-89 to H-100. Division of Technical Inf., USAEC, 1970, 1 678 p.

12 Bilan hydrique et sols

Bilan hydrique
- Pluviosité
- Pénétration des pluies à travers le couvert
- Écoulement le long des troncs
- Interception
- Évapotranspiration
- Ruissellement et drainage
- Variations de la réserve en eau du sol
- Conclusions : les recherches nécessaires et les priorités

Sols
- Sols des écosystèmes forestiers tropicaux : classification, propriétés physiques et chimiques, fertilité
  - Caractéristiques générales des sols des écosystèmes forestiers tropicaux
- Facteurs physiques de la fertilité
  - Profondeur du sol et différenciation des horizons
  - Texture
  - Structure
  - Porosité et perméabilité
  - Propriétés hydrodynamiques
- Facteurs chimiques de la fertilité
  - Matière organique, azote et soufre
  - Soufre
  - Phosphore
  - Cations alcalins et alcalino-terreux
  - Oligoéléments
  - Aluminium
  - Fer
  - Silice
- Conclusions : les recherches nécessaires et les prioritsé

Érosion
- Introduction
- Causes de l'érosion
- Facteurs modifiant l'érosion potentielle
  - Couvert végétal et techniques culturales
- Travail du sol
  - Pente
  - Érodibilité des sols
  - Pratiques antiérosives
- Conclusions : les recherches nécessaires et les priorités

Bibliographie sélective

Bilan hydrique

Le bilan hydrique d'une surface couverte de végétation forestière peut être exprimé par les deux formules générales suivantes :

(1) $$P = ETR + R + D \pm \Delta H$$

dans laquelle P, précipitations à découvert
ETR, évapotranspiration réelle
R, eau de ruissellement
D, eau d'infiltration
ΔH, variations de la réserve en eau du sol;

(2) $$P = P_{sol} + E_t + I$$

dans laquelle P, précipitations à découvert
P_{sol}, précipitations à travers le couvert
E_t, écoulement le long des troncs
I, interception.

Pluviosité

La bonne connaissance des régimes pluviaux des zones tropicales humides est indéniable, ainsi que celle du caractère de grande variabilité des pluies d'une année à l'autre.

L'étude de l'Indonésie par Schmidt et Ferguson (1951) illustre bien l'usage qui peut en être fait. Ils ont établi une carte climatique de cette région en se fondant sur le rapport entre le nombre de mois secs et celui de mois humides au cours de l'année. Cela fournit une mesure des déficits hydriques en utilisant les plus simples stations météorologiques. Les aires ainsi délimitées montrent que les formations forestières sempervirentes sont associées aux climats qui ne présentent qu'un très petit nombre de mois secs. Whitmore (1975) a utilisé le même indice en Malaisie. Gaussen, Legris et Blasco (1967) ont étudié l'Indochine, la Thaïlande et la péninsule Malaise à l'aide de critères légèrement différents : ils ont compté le nombre de mois secs dans l'année en considérant comme tels ceux dont la pluviométrie en millimètres est inférieure à deux fois la température exprimée en degrés Celsius. Des études du même ordre ont été effectuées également en Afrique par Aubréville (1949), qui a considéré comme secs les mois recevant moins de 30 mm d'eau et très humides ceux qui reçoivent plus de 100 mm.

L'Afrique a été également le lieu d'études plus approfondies de pluviosité. Brunet-Moret (1963, 1967) a rassemblé et critiqué les données journalières pluviométri-

ques disponibles en Afrique de l'ouest. Il a publié une carte de répartition des hauteurs moyennes des pluies annuelles et a étudié parallèlement les intensités des averses exceptionnelles. En établissant des courbes « intensité × durée » pour des averses de fréquence variable, il a montré que l'intensité des averses rares est d'autant plus élevée que le montant moyen annuel des pluies est lui-même plus élevé.

Eldin (1971) pour sa part a défini 18 zones de régime hydrique en Côte-d'Ivoire en se fondant sur des cartes pluviométriques, d'ETP et de déficit hydrique.

Mais lorsqu'il s'agit d'une étude à l'intérieur des écosystèmes forestiers tropicaux, c'est-à-dire sous le couvert végétal, on constate que les précipitations reçues sont encore peu connues du fait du très faible nombre de postes permanents de mesure. Dans l'ensemble Afrique-Madagascar, une station convenablement équipée existe en forêt de Périnet, à Madagascar. Roose d'autre part a installé des postes pluviométriques équipés en pluviographes dans 11 stations de Côte-d'Ivoire. Il a en outre effectué des études pluviométriques détaillées sous forêt à Adiopodoumé (Côte-d'Ivoire) à l'aide de 12 pluviomètres et a montré que la proportion des pluies qui entrent à l'intérieur des écosystèmes forestiers varie d'une année à l'autre en fonction de l'importance des pluies et surtout de leur répartition. Tous les résultats obtenus sont consignés dans la publication de Roose (1981). Il convient de signaler en outre qu'en Guyane française trois stations ont fonctionné sous forêt : deux ont été exploitées par l'ORSTOM (Crique Virgile et Grégoire-forêt) et la troisième à Maripasoula-forêt par le Service météorologique national ; à Crique Virgile, on disposait d'une tour d'observation débouchant à 30 m au niveau moyen de la cime des arbres et des mesures ont pu être effectuées simultanément près du sol et au sommet de la canopée. Un effort est à faire dans la mise au point d'appareils d'enregistrement automatique de longue durée, voire de télétransmission (radio ou satellite), capables de résister à l'ambiance chaude et humide.

Il faudrait d'autre part porter une attention soutenue au problème du nombre, de la localisation et de la représentativité des postes pluviométriques (clairières sous forêt). Lorsqu'on constate qu'on fait état, bien souvent, de ruissellements mesurés atteignant 70 et même 90 % des pluies, on ne peut que soupçonner une sous-estimation notoire des précipitations. Il y a là un problème méthodologique qui ne se résoudra que par la définition de ce que doivent être les stations météorologiques à l'intérieur des forêts de la zone tropicale humide.

Pénétration des pluies à travers le couvert

Les connaissances dans ce domaine découlent plus de calculs que de mesures directes, à cause de lacunes méthodologiques. Elles permettent d'évaluer à 70 ou 80 % des précipitations annuelles la quantité d'eau qui atteint le sol par égouttement du feuillage. Ce pourcentage est indiqué, par déduction, par Mohr et Van Baren (1954) pour la forêt semi-caducifoliées d'Indonésie. Il se confirme par calcul en Afrique, où Malaisse (1973) constate la pénétration par égouttement dans le miombo zaïrois (forêt claire à *Brachystegia* et *Isoberlinia*) de 890 et 1 148 mm sur les 1 105 et 1 463 mm tombés respectivement en 1973 et 1974. Il est probable, à la lumière des connaissances acquises sur le ruissellement le long des troncs, l'interception réalisée par le feuillage et l'évapotranspiration, que ces pourcentages serrent la réalité d'assez près. Ces estimations se fondent sur un très petit nombre d'études.

Il y aurait grand intérêt à réaliser des mesures directes du phénomène, comme dans le cas de la méthode récemment mise au point en Côte-d'Ivoire par Roose (cité par Huttel dans Bernhard-Reversat, Huttel et Lemée, 1975) en se fondant sur une idée des forestiers des USA. Les précipitations sont recueillies par des auges rectangulaires de 500 cm² de surface collectrice et de profil évitant les pertes par éclaboussures. Ces pluviomètres sont placés à 50 cm au-dessus du sol et les eaux sont collectées dans des bidons de 25 litres. La précision de la mesure hebdomadaire approche le 1/10 de mm de pluie. Le nombre de pluviomètres placés dans la forêt du Banco a été porté de 3 à 12 puis à 24, car ce n'est qu'à partir de 12 pluviomètres que la précision obtenue sur la moyenne est de 10 % lorsque les précipitations dépassent des hauteurs de 5 mm. La répartition se fait au hasard pour permettre une analyse statistique des résultats.

Écoulement le long des troncs

Cet écoulement a été mesuré pendant plus d'une année dans la forêt sempervirente dense du Banco en Côte-d'Ivoire (Huttel, 1962) sur une parcelle de 300 m² portant 16 arbres, tous munis d'une gouttière en plastique enroulée en spirale à la base du tronc. Il s'est révélé faible : moins de 1 % des précipitations pénétrant sous forêt. Nye (1961) au Ghana, dans une forêt sempervirente semi-caducifoliée et Malaisse (1973) au Zaïre, dans une forêt claire (miombo), ont respectivement trouvé les valeurs de 1 % et 0,4-1,4 %. Par contre des valeurs sensiblement supérieures ont été recueillies au Brésil (Freise, 1936), 28 % ; et à Porto Rico, mais sous un ensemble de 27 arbres (Kline, Jordan et Drewry, 1968), 18 %. Des valeurs intermédiaires sont signalées par Dabral et Rao en Inde : 3,3 et 7,1 % sous *Pinus roxburghii* et *Tectona grandis* (1968), et 7,2 % sous *Shorea robusta* (1969).

La contradiction révélée par ces résultats conduit à estimer nécessaire la poursuite des mesures, mais par des méthodes normalisées car, étant donné la délicatesse des expérimentations, il est probable que la diversité des méthodes employées doit constituer la principale cause des écarts constatés (en particulier, nombre et éloignement des arbres entre eux). Il conviendrait en outre de prendre en considération certains facteurs susceptibles d'influencer le phénomène comme, par exemple, la hauteur et l'intensité des pluies, et l'effet du vent sur l'angle de chute des précipitations atmosphériques. Dans une étude toute préliminaire Dabral signale que, pour une même hauteur d'eau tombée, l'écoulement décroît avec l'accroissement de la durée de la pluie sur plantation de *Tectona grandis*, ce qui révèle l'influence de l'intensité pluviale.

Interception

Il s'agit de la quantité d'eau arrêtée par la végétation, c'est-à-dire celle qui n'atteint pas le sol ou ne ruisselle pas le long des troncs.

Les taux d'interception de forêts tropicales et subtropicales actuellement connus de par le monde sont également fort variables : 3 % au Nigéria (Hopkins, 1965) ; 5 % au Costa-Rica (McColl, 1970) ; 8 % en Malaisie (Chunkao, dans Anon., 1974) ; 12 % en Côte-d'Ivoire en forêt tropicale humide (Huttel, 1962) ; 12 à 26 % à Porto Rico (Kline, Jordan et Drewry, 1968) ; 18 à 20 % au Zaïre en forêt claire (Malaisse, 1973) ; 31 % à l'île Maurice (Vaugham et Wiehe) ; 35 % en Ouganda (Hopkins, 1960) ; 38 % en Inde, en plantation de *Shorea robusta* vieille de 37 ans (Dabral et Rao, 1969) et même 65-70 % au Brésil en forêt subtropicale (Freise, 1936). Ils représentent des moyennes calculées sur des durées plus ou moins longues et dérivent de comparaisons entre précipitations sous couvert et précipitations aux postes météorologiques à découvert les plus proches des lieux d'étude. Cette variation n'est pas étonnante puisque l'interception des pluies est, entre autres choses, fonction des caractéristiques du peuplement, comme l'indiquent Czarnowski et Olzewski (1968) en proposant la formule suivante :

$$I = f(H\sqrt{SN})$$

dans laquelle I, l'Interception, est fonction de
H, hauteur du peuplement
S, aire basale du peuplement (surface terrière)
N, densité du peuplement.

Il semble cependant que les recherches, dans ce domaine, ne soient pas assez poussées. La variabilité des pluies dans l'espace devrait faire l'objet d'une attention plus soutenue quand on applique les méthodes comparatives indiquées ci-dessus. Mais surtout, il faudrait s'attacher à des études plus fines comme celle de l'effet de la durée et de l'intensité des pluies sur l'interception (Malaisse, 1973, d'après ses premiers résultats obtenus au Zaïre, soupçonne leur importance) et celle de l'interception réalisée par le sous-bois et la strate herbacée.

Roose en Côte-d'Ivoire (1981) s'est lancé dans cette voie en étudiant de 1969 à 1975 l'interception d'un couvert d'une forêt secondaire dense humide à faciès littoral, riche en palmiers et fromagers. La moyenne annuelle de l'égouttement étant de l'ordre de 86 % de la hauteur d'eau tombée, l'interception dans le cas étudié a été évaluée à 14%. Roose a surtout montré que cette interception dépend avant tout de la surface foliaire au-dessus des pluviomètres capteurs et de l'architecture des arbres. L'influence de l'intensité pluviale semble secondaire par rapport à celle du couvert car une fois que toute la surface foliaire est recouverte d'un film d'eau, tout apport ultérieur n'est plus retenu. Il faut donc s'attacher à évaluer l'importance du nombre de pluies dont la hauteur dépasse une valeur critique dépendant de la capacité de rétention de la surface foliaire de la voute forestière.

Évapotranspiration

Les mesures directes de l'évapotranspiration réelle (*ETR*) étant très délicates, il a été le plus souvent fait appel à l'évapotranspiration potentielle pour son évaluation en période d'humidité, quand $P > ETP$, car alors *ETP* et *ETR* sont très semblables; en période d'assèchement, on passe par le biais de l'évaluation des réserves en eau utile du sol ou de la différence entre les précipitations (*P*) et le stock d'eau du sol pendant une période donnée.

C'est ainsi qu'ont été évaluées les évapotranspirations réelles annuelles d'un certain nombre de forêts tropicales et subtropicales.

Forêt sempervirente dense du Banco (Côte-d'Ivoire) : environ 1 150 mm (Huttel, 1962).

Forêt sempervirente semi-caducifoliée de Yapo (Côte-d'Ivoire) : 1 168 mm (Huttel, 1962).

Forêt claire du miombo zaïrois (Zaïre) : 1 050 mm (Malaisse, 1973).

Forêt claire du Nord-Est thaïlandais (Thaïlande) : 948 mm (Sabhasri *et al.*, 1970).

Plantation d'*Eucalyptus* (Bengale) : 1 136 mm (Banerjee, 1972).

Il est intéressant de constater que ces valeurs confirment une mesure directe de transpiration des feuilles, branches et sous-bois d'une forêt tropicale de montagne, jointe à une estimation d'évaporation du sol, faite à Java (Coster, 1937) : 870 et 200 mm respectivement, c'est-à-dire 1 070 mm d'évapotranspiration annuelle.

Il convient enfin de signaler l'emploi fréquent de formules pour évaluer l'évapotranspiration potentielle, Thornthwaite (1948), Mohr et Van Baren (1954), Turc (1961), entre autres. Si l'on peut s'interroger sur leur degré de véracité, du moins expriment-elles bien la variation du phénomène à l'échelle d'une région, mais nécessitent des ajustements d'une région à une autre.

Peu nombreux sont les pays tropicaux d'Afrique poursuivant des études d'évapotranspiration sous forêt : Côte-d'Ivoire, Zaïre. C'est dire combien l'extension géographique de telles études est nécessaire, d'autant plus qu'elles devraient porter sur différents types de forêts.

Les recherches nécessaires sur la transpiration des végétaux imposent une mise au point méthodologique approfondie (type d'appareils, techniques de mesure, interprétation des résultats). Étant donné d'autre part l'importance du phénomène pour la vie des plantes, un réseau de mesure de l'évaporation devrait toujours être combiné au réseau de stations météorologiques.

Ruissellement et drainage

C'est probablement l'un des termes du bilan hydrique dans les formations forestières à propos duquel les connaissances sont le moins développées et le moins précises. Très rares sont les études comme celle de Ruangpanit (1971, Thaïlande) qui a démontré la diminution du ruissellement en fonction de l'augmentation de la surface couverte par le feuillage, en mettant en lumière l'importance de la valeur critique de 60-70 % de couverture végétale et également le rôle de

l'intensité et de la durée des précipitations sur le volume d'eau ruisselé sous forêt (tableau 1).

Pourcentage de couverture de la frondaison	Ruissellements (m^3/ha) pour 3 classes d'intensité pluviale		
	0-10 mm/h	10-20 mm/h	> 20 mm/h
20-30	3,1	6,5	8,0
50-60	2,7	6,5	7,8
60-70	1,7	4,1	5,1
80-90	1,4	3,6	5,1

Pourcentage de couverture de la frondaison	Ruissellements (m^3/ha) pour 3 classes de durée pluviale		
	0-60 min	60-180 min	> 180 min
20-30	2,6	4,7	7,4
50-60	2,6	4,6	6,4
60-70	1,4	2,7	4,4
80-90	1,4	2,3	4,3

Le ruissellement sous forêt a été souvent évalué par les spécialistes à partir des cours d'eau. Ces estimations pourraient faire penser qu'il est élevé en zone tropicale humide. Cela est particulièrement vrai dans les régions très pluvieuses, où les précipitations annuelles dépassent 2 500 mm, car le coefficient d'écoulement des cours d'eau oscille alors autour de 50 à 70 %.

Cependant, dans une grande partie des forêts de basse altitude moins arrosées (1 600 à 2 200 mm), les écoulements annuels dépassent rarement 50 % des apports pluviaux et peuvent même s'abaisser à 10 à 30 % comme l'indique le Service hydrologique de l'ORSTOM pour l'Afrique. A Madagascar, sur des bassins d'une superficie d'environ 15 ha, à la station forestière de Périnet (1 800 mm/an), Bailly *et al.* (1974) ont relevé des coefficients d'écoulement annuel voisins de 36 % sous forêt naturelle, 20 % sous reboisement d'*Eucalyptus* et 56 % sous forêt dégradée en cours de reconstitution (forêt secondaire). Sur des bassins de l'ordre de 1 km^2, les coefficients d'écoulement annuel mesurés ont été de 43 % sous forêt naturelle et de 58 % sous forêt secondaire.

Mais, par ailleurs, Roose (1967) a étudié en Côte-d'Ivoire le ruissellement direct sous couvert forestier en diverses pentes, à l'aide de parcelles d'un type nouveau mises au point par lui-même ; il estime que celui-ci ne dépasse pas 1 %, ce qui laisse à penser que l'eau parvient aux rivières surtout par drainage interne, vertical ou oblique. Sur de très petits bassins (1,5 à 2 ha) les chercheurs du Centre technique forestier tropical (Bailly *et al.*, 1974) ont observé à Madagascar que la forêt secondaire ne laissait passer qu'un ruissellement de surface minime (3 % de la pluviosité annuelle sur 9 ans) considérablement plus faible que dans le cas des terrains défrichés.

Si l'on considère alors ce dernier point, on constate que l'exploration du régime hydrique des sols sous forêt en zone intertropicale s'est limitée généralement à la rhizosphère. Sauf de rares exceptions (Roose en Côte-d'Ivoire), on a peu étudié la totalité d'un profil. La mise au point de l'humidimètre à neutrons n'a pas modifié cette situation. Celle-ci n'est pas due non plus à une méconnaissance du rôle de l'eau comme agent principal de la pédogenèse puisqu'on la prend en considération aussi bien pour étudier l'hydrolyse que les solutions du sol, par exemple. Il semble, en réalité, qu'on ait préféré déduire l'histoire hydrique du sol des déplacements de matières qui résultent du mouvement de l'eau.

Le comportement du complexe sol-forêt reste encore mal compris. Il faudrait, pour remédier à cette lacune, tenir compte du rôle composite du sol. L'absence ou la rareté d'une litière végétale fait que ses horizons superficiels jouent un rôle primordial dans le partage entre ruissellement et infiltration. Les sols exercent leur action plus par l'intermédiaire de la structure que de la granulométrie, étant donné la nature kaolinitique des argiles et leur faible capacité de rétention d'eau. Cela est bien ressenti mais ne fait pas encore l'objet de démonstrations probantes. Une très récente comparaison entre les données obtenues en parcelles expérimentales identiques par Roose (1967), en Côte-d'Ivoire, et Blancaneaux (1979), en Guyane française, est significative à cet égard. En effet, l'une des raisons pour lesquelles le ruissellement annuel de surface égal à 1 % des précipitations dans le cas de la Côte-d'Ivoire est remplacé par un ruissellement de 56 % en Guyane française, réside dans la nature de l'horizon B des sols forestiers guyanais, qui est de structure massive compacte et imperméable. Une analyse fine de l'organisation interne du matériau devrait permettre d'apporter des éclaircissements sur cette question.

De premières notions apparaissent d'ailleurs dans ce domaine. Roose (1981) a vérifié qu'un sol à couvert forestier permet une infiltration quasi totale des pluies annuelles (2 % seulement de ruissellement). Mais en milieu subéquatorial recevant en moyenne plus de 2 500 mm de pluie par an il suffit qu'il existe dans le sol à 40 cm un horizon de profondeur qui se colmate et empêche l'eau d'atteindre la nappe pour que le ruissellement annuel s'élève à 20 % des précipitations annuelles et que, pour une averse rare, il s'élève même à 90 % de la pluie tombée.

Valentin et Collinet ont mis en évidence, en Côte-d'Ivoire, que l'état de surface du sol est plus important que le type de sol lui-même, quant au ruissellement, surtout en milieu dégradé par l'homme. Ils confirment l'importance des pellicules de battance.

Variations de la réserve en eau du sol

Elles sont surtout le fait de physiciens du sol et de géographes qui voulaient comparer la dynamique de l'eau dans des sols de savanes et de forêts. L'une des plus récentes études à ce sujet a été effectuée en Côte-d'Ivoire (forêts du Banco et de Yapo).

Conclusions : les recherches nécessaires et les priorités

Lorsqu'on reprend l'ensemble du bilan hydrique des écosystèmes forestiers tropicaux, une conclusion s'impose : il manque encore à l'heure actuelle, pour asseoir solidement les connaissances à ce sujet, des études complètes et cohé-

rentes de la dynamique hydrique sous divers types de forêt et sous différents régimes climatiques, pour fournir à ceux qui étudient les milieux cultivés les références aux milieux originels qui permettront de confronter l'état actuel créé à l'équilibre dynamique initial.

Pour cela s'impose un programme de recherche dont les points prioritaires sont les suivants.

1. Accroître partout le nombre et la densité des stations de mesures hydropluviométriques à l'intérieur des écosystèmes forestiers tropicaux. Pour cela un effort méthodologique considérable reste à faire :
   Mise au point d'appareils d'enregistrement automatique et de télétransmission adaptés au climat pour mesurer la pluie;
   Définition de méthodes et d'appareils pour mesurer directement la pénétration des pluies à travers le couvert, l'écoulement le long des troncs et l'interception par le couvert végétal. Cela suppose une étude précise de la localisation des appareils.
2. Lancer de nouvelles recherches sur l'évapotranspiration en multipliant :
   Les stations de mesure de l'évaporation du sol;
   Les mesures de transpiration des végétaux, qui nécessitent une mise au point méthodologique. Dans ce domaine, il semble que l'Afrique et l'Asie du Sud-Est aient déjà accompli quelques progrès qui manquent à l'Amérique latine.
3. Étudier le ruissellement sous forêt et le drainage interne du sol grâce à des parcelles expérimentales du type de celles mises au point par Roose à la Station ORSTOM d'Adiopodoumé (Côte-d'Ivoire, parcelles ERLO). Il ne semble pas qu'elles existent en dehors de l'Afrique de l'Ouest francophone et cela constitue une grande lacune à combler.
4. Multiplier partout les études de réserve en eau du sol sur toute l'épaisseur du profil grâce aux humidimètres à neutrons maintenant disponibles. Ces mesures devraient être couplées à des études de ruissellement de surface et de hauteur de la nappe phréatique.
5. Lancer des études intégrées de milieu forestier, en particulier en portant attention au bilan hydrique tout au long des toposéquences et à l'évolution, au cours de l'année, de la macroporosité des sols et de l'humidité des profils.

Sols

Une première propriété importante des sols tropicaux concerne le degré très poussé d'altération de leurs roches mères (Aubert, 1961). Cela découle en grande partie de la vitesse rapide de décomposition des roches, due à l'élévation de la chaleur et de l'humidité pendant de longues périodes. Placés à l'écart des glaciations du Quaternaire et lorsqu'ils ont été protégés par la forêt, donc lorsque les matériaux altérés sont restés sur place, les sols se sont développés sur une grande profondeur.

Ils possèdent une réserve minérale faible et la kaolinite prédomine largement dans leur fraction argileuse, d'où une faible capacité d'adsorption des cations. Ils sont riches en silice et en oxydes de fer libre, et la plupart d'entre eux contiennent également des quantités d'alumine libre parfois dominantes. Ils sont généralement acides et pauvres en éléments nutritifs majeurs. Cependant la présence de la forêt modifie cette dernière caractéristique, car les cycles biogéochimiques enrichissent alors l'horizon supérieur des sols en matière organique et en bases par décomposition des débris végétaux et de la litière.

Les sols sont enfin généralement bien drainés et leur structure entraîne une bonne aération. Ils présentent une sensibilité particulière au lessivage lorsque la forêt disparaît.

Les pédologues des différents continents les ont appelés de différents noms : latosols, sols ferrallitiques, kaolisols, oxisols, inceptisols.

Tous les sols tropicaux ne se sont pas seulement développés sur de vieux paysages ; les bas fonds et les montagnes sont des sources de différentiation. Lorsqu'on s'éloigne d'autre part de l'équateur, l'apparition de saisons sèches plus ou moins longues change les conditions de la pédogenèse et de l'évolution. Dans ce dernier cas des structures défavorables peuvent survenir en saison sèche, le processus d'érosion peut se déclencher plus facilement. Les oxydes de fer dominent largement. Ils ont été dénommés sols ferrugineux tropicaux, sols ferrallitiques lessivés, red yellow podzolics, ultisols ou gray podzolics. Ils ont été moins pris en considération dans ce chapitre concernant les sols des forêts, que ceux des savanes. Ce sont donc les principales caractéristiques physiques et chimiques de ceux de la première série indiquée ci-dessus qui sont passées ici en revue.

Sols des écosystèmes forestiers tropicaux : classification, propriétés physiques et chimiques, fertilité

Les propriétés des types de sols les plus répandus dans les régions couvertes par la forêt tropicale ont été relativement bien déterminées, même si la connaissance de la répartition spatiale de ces sols est encore incomplète. Le potentiel de fertilité de la grande majorité de ces sols résulte étroitement de l'action des facteurs chimiques et physiques très particuliers de la pédogénèse en milieu tropical humide ou équatorial.

Caractéristiques générales des sols des écosystèmes forestiers tropicaux

La presque totalité des sols peut être classée en se référant à la classification française (Commission permanente de la classification des sols, 1967 ; Aubert et Segalen, 1966) dans les classes des sols ferrallitiques, des sols à sesquioxydes (sols ferrugineux tropicaux), des sols hydromorphes, des andosols, des sols peu évolués. Dans la Taxonomie américaine, ils correspondent principalement aux oxisols, ultisols, alfisols, inceptisols, plus rarement aux mollisols (SSS. USDA. Soil Taxonomy 1975). Sur la carte des sols du Monde (FAO-Unesco), ils sont indiqués, suivant les points, le plus souvent, comme ferralsols, nitosols, acrisols, luvisols, gleysols, moins souvent comme arenosols, regosols, fluvisols et andosols.

Les sols les plus typiques de ces écosystèmes forestiers tropicaux — sols ferrallitiques, ferralsols, acrisols, oxisols, ultisols — sont caractérisés par une altération très poussée des minéraux des roches. Celle-ci est étudiée depuis fort longtemps (Chatelin, 1972) et une récente synthèse dans le domaine plus strictement ferrallitique (Chatelin, 1974) passe en revue les travaux les plus récents, qui sont l'œuvre de pédologues comme de géologues. Les transformations des minéraux des roches dans des conditions physico-chimiques variables essentiellement liées au drainage ont fait l'objet d'études sur le terrain comme au laboratoire (Bonifas, 1959 ; Leneuf, 1959 ; Gastuche *et al.*, 1961 ; Herbillon *et al.*, 1962 ; Pecrot *et al.*, 1962 ; Pedro, 1964 ; Delvigne, 1965 ; Lelong, 1969 ; Fripiat *et al.*, 1971) et l'introduction de la thermodynamique et de la modélisation (Tardy, 1969 ; Sarazin *et al.*, 1982) ont permis de mieux connaître les mécanismes intimes de cette altération et d'expliquer la dominance de la kaolinite (associé plus ou moins longtemps à l'halloysite et l'illite) dans les sols les plus évolués.

Dans le haut du profil aux transformations minéralogiques, désormais plus discrètes, s'ajoutent les transformations structurales, qui constituent la pédogenèse proprement dite, que ce soit la pédoplasmation à la base du profil (Beaudou *et al.*, 1979) ou des processus comme l'appauvrissement et l'induration.

Comme pour l'étude de l'altération, les toutes dernières techniques d'observation et d'analyse (microscopie optique ou électronique à transmission, microscopie électronique à balayage, microsonde de Castaing, rayons X sur échantillon perturbé ou sur lame mince) ont seules permis d'avancer dans ce domaine et d'expliquer les principales caractéristiques de ces sols et les transformations pédologiques anciennes, récentes ou actuelles qui les ont affectés (Segalen, 1957 ; Herbillon *et al.*, 1966 ; Bourgeat, 1972 ; Fauck, 1972 ; Fölster *et al.*, 1971 ; Levèque, 1975 ; Chauvel, 1977 ; Sieffermann, 1973 ; Roose, 1981).

La formation et la mobilité des hydroxydes (Segalen, 1964 ; 1973), le devenir du quartz et de la kaolinite (Gastuche *et al.*, 1954 ; Aubert, 1954 ; Fauck, 1970 ; Chauvel, 1972 ; Claisse, 1972 ; Muller *et al.*, 1980) et les réarrangements que subissent tous ces éléments (Beaudou *et al.*, 1977 ; Muller, 1977, 1978, 1981) explique aussi bien les principales caractéristiques physiques et hydrodynamiques de ces sols (Humbel, 1974, 1976 ; Roose, 1981) que les importantes accumulations qu'on y observe (Maignien, 1958, 1966 ; Boulvert, 1971 ; Boulangé *et al.*, 1973 ; Leprun, 1979 ; Muller *et al.*, 1980-1981).

Ces accumulations peuvent d'ailleurs constituer les premières contraintes physiques pour la végétation, quand elles sont peu profondes, ce qui diminue l'épaisseur de sol utilisable par les racines des plantes. La présence d'une nappe de gravats (stone-line des auteurs anglo-saxons) peut avoir les mêmes inconvénients que ces éléments pédogénétiques indurés. L'étude de la mise en place, sans doute ancienne, de ces nappes de gravats a progressé, (Aubert, 1950 ; Vogt, 1966 ; Collinet, 1969 ; Riquier 1969 ; Segalen, 1969 ; Levéque, 1975) sans qu'une seule explication générale et cohérente se soit finalement dégagée.

Dans la partie supérieure du profil ces sols subissent des actions beaucoup plus en rapport avec le climat et la végétation actuels ou leurs modifications récentes (Martin, 1973, 1977). L'un des processus le plus fréquemment observé est alors l'appauvrissement granulométrique, qui peut aussi être lié à la texture grossière du matériau. Le profil textural est alors très différencié, mais l'on n'a jamais observé nettement d'accumulation vraie et importante d'argile, cutanes et argilanes restant toujours discrets (Fauck, 1971 ; Muller, 1972). L'illuviation verticale paraît limitée et il s'agit souvent d'un double processus d'appauvrissement par érosion superficielle préférentielle et de formation de plasma par altération spécifique (Muller, 1972 ; Levèque, 1975). Dans certains cas limite il y a cependant une véritable transformation pédologique et passage d'un type de sol bien drainé à un nouveau sol beaucoup plus marqué par l'hydromorphie (Chauvel, 1977).

En rapport avec la variabilité de la couverture végétale et de l'intensité du facteur climat, les teneurs en matière organique des horizons humifères sont variables (Perraud, 1970, 1971 ; de Boissezon *et al.*, 1973 ; Martin, 1973 ; Humbel *et al.*, 1977). Mais il n'y a pas de litière importante et les horizons humifères ne sont jamais très épais car la minéralisation de la matière organique est rapide. Les acides fulviques, toujours dominants et très mobiles, migrent généralement en profondeur, mais peuvent avoir dans certains cas une action lessivante et même podzolisante.

La capacité d'échange de ces sols est essentiellement liée à la matière organique (de Boissezon, 1970 ; Martin, 1973) et n'atteint donc des valeurs correctes que dans l'horizon humifère : elle ne dépend que peu des teneurs en argile, celle-ci étant essentiellement la kaolinite à faible capacité d'échange naturelle. Le rôle exact des différents constituants de la capacité d'échange (humus, minéraux argileux, hydroxydes) et de leur mode de liaison n'a encore fait l'objet que de peu de recherches (Fripiat *et al.*, 1952 ; Sumner, 1963).

La dynamique des principaux cations commence à être mieux connue aussi bien théoriquement que d'après les résultats des essais de fertilisation ou de bilan géochimique. En particulier l'on sait maintenant que tous les sites d'échange ne sont pas utilisés de la même façon par les différents cations. Après les pays tempérés le phénomène a été étudié pour les sols tropicaux et en particulier pour le potassium (Sumner, 1966 ; Acquay *et al.*, 1967 ; Mohinder Sing, 1970 ; Boyer, 1972, 1973 ; Forster, 1972). De même le rôle de l'aluminium dans l'acidité des sols et son antagonisme avec d'autres cations, étudiés surtout aux États-Unis (Kamprath, 1972) et au Brésil ont fait également l'objet de recherches et d'observations en Afrique (Pieri, 1974 ; Velly, 1974 ; Boyer, 1976, 1978 ; Trinh, 1976, 1977). Des recherches de base sont cependant nécessaires dans ce domaine, aussi bien du côté du sol que des végétaux, pour asseoir sur des bases théoriques plus sûres tous les essais de fertilisation.

Ces sols ont des caractéristiques physiques assez variables. En général leur structure est peu accusée dans l'ensemble du profil mais améliorée en surface par la pré-

sence de matière organique. Dans les horizons B les structures les plus fréquentes sont du type polyédrique fine à très fine (sols riches en sesquioxydes) rarement moyenne (sols à illite). Les structures massives sont fréquentes dans les sols appauvris ou lessivés, ainsi que dans les sols cultivés. On connaît encore mal les facteurs qui la régissent et son évolution sous l'action directe du soleil et de l'atmosphère sèche, lorsque, après défrichement, le sol est nu et peu couvert. En dehors des structures les plus fines dues à la présence de pseudo-particules, on a peu étudié les liaisons entre les observations microscopiques et la structure vue à l'œil nu.

La plupart de ces sols sont très friables, la teneur en fer libre paraissant en être un des facteurs essentiels. La porosité faible, caverneuse ou tubulaire, dans les sols appauvris ou lessivés est meilleure dans l'ensemble des sols ferrallitiques ; elle peut y être nettement plus élevée dans le sens latéral que vertical, surtout dans certains horizons de faible profondeur et varier avec le climat (Humbel, 1974). Dans le cas d'horizon B compact, la pénétration de l'eau de pluie en profondeur diminue nettement (Roose, 1973, 1977). La réserve en eau utile est souvent faible dans la plupart de ces sols à argile kaolinitique peu expansible et à pseudo-particules (Martin, 1968). Par contre les andosols, bien que rares en Afrique (Sieffermann, 1973) ont, en raison de leur richesse en argile amorphe (allophane), de bonnes caractéristiques physiques très favorables au développement des végétaux.

Les propriétés chimiques diffèrent largement d'un type de sol à l'autre. Si les andosols sont riches en azote facilement disponible pour la végétation, les sols ferrallitiques en sont moins bien pourvus et encore moins les sols lessivés et appauvris (de Boissezon *et al.*, 1973).

La teneur et les formes du phosphore dans ces sols ont donné lieu à de nombreux travaux (Culot et Laudelout, 1957 ; Aubert, 1961 ; Bouyer et Damour, 1964 ; Dabin, 1967-1970 ; Roche, 1967 ; Pichot *et al.*, 1972). Sa dynamique dans des milieux souvent si riches en sesquioxydes de fer et d'aluminium est particulièrement complexe, allant jusqu'à la formation de phosphates de fer inclus, particulièrement inutilisables par les plantes. Les transformations des diverses formes les unes dans les autres ne sont encore que partiellement connues. Cet élément est aussi fortement fixé dans les andosols. Peu de recherches de base ont été consacrées à ce problème en Afrique.

Les bases alcalines et alcalino-terreuses sont bien représentées dans les sols lessivés des zones à saison sèche, tandis que leur teneur et répartition sont très variables dans les sols ferrallitiques (de Boissezon, 1970 ; Martin, 1973, 1977).

Il en est de même de beaucoup d'oligo-éléments (Hervieu et Nalovic, 1965 ; Aubert et Pinta, 1971 ; Nalovic et Pinta, 1972). Leur dynamique dans ces sols est encore insuffisamment connue. Celle du bore, ses interactions avec divers éléments et la matière organique ont été spécialement étudiées à Madagascar (Oliver *et al.*, 1974).

L'appréciation des potentialités des sols et de leur fertilité résulte surtout des études sur les écosystèmes forestiers transformés par l'homme soit pour mettre en place des cultures pérennes, soit pour entreprendre des cultures annuelles vivrières d'exploitation. Il convient de prendre en considération les données accumulées dans ces divers cas, car les risques de transformation du sol lors du défrichement ou de l'aménagement des forêts sont parfois suffisamment importants pour justifier une large diffusion des connaissances acquises. Des travaux sur la comparaison des sols sous forêt et savane et sous culture ont été effectués dans un certain nombre de régions (Bartolomew *et al.*, 1953 ; Laudelout, 1954 ; Pernet, 1954 ; Berlier *et al.*, 1956 ; Fauck, 1956 ; Bocquet *et al.*, 1961 ; Berger, 1964 ; Martin, 1968 ; Brams, 1971, 1973 ; Le Buanec, 1972, 1981 ; Morel *et al.*, 1972 ; Siban, 1972 ; de Blic, 1973 ; Godefroy, 1974 ; Ollagnier *et al.*, 1978 ; Valentin, 1978), mais leur interprétation d'ensemble est encore délicate et de nombreux problèmes sont encore à résoudre.

Facteurs physiques de la fertilité

Profondeur du sol et différenciation des horizons

Les inconvénients que représentent pour l'enracinement des cultures une profondeur de sol utile insuffisante et la présence d'horizons pédologiques très différents les uns des autres (horizons graveleux, hydromorphes, trop argileux, légèrement indurés ou stériles) ont été étudiés par Culot et Van Wambeke (1958) ; Dugain (1960) ; Berger (1964) ; Catherinet (1965) ; Dabin (1964) ; Godefroy (1969) ; Latham (1971), entre autres, mais beaucoup plus pour les plantes pérennes que pour les cultures vivrières. Il semble que le sous solage, associé si nécessaire au drainage, remédie à la plupart des difficultés aussi bien pour les cultures que pour les plantations forestières. Ceci n'est pas vrai lorsqu'il s'agit de gravillons ou d'horizons stériles.

Texture

De très nombreux auteurs ont cherché à discerner le rôle de la texture sur le rendement des plantes cultivées. A l'exception de certaines espèces (arachides, plantes à tubercules qui préfèrent les sols relativement légers), on conclut habituellement à une certaine indifférence de la plante, sauf aux textures extrêmes, très sableuses ou très argileuses. Toutefois, surtout lorsque les conditions climatiques ne sont pas optimales pour une plante donnée, on souligne volontiers l'importance de la texture pour l'alimentation hydrique des cultures de rente. (Culot et Van Wanbeke, 1958 ; Frankart et Croegaert, 1959 ; Ochs et Olivin, 1965 ; Latham, 1971). Il semble que peu de travaux existent pour les plantes vivrières. Par contre, l'évolution de la texture au cours des successions culturales a fait l'objet d'un certain nombre d'observations que l'on peut résumer en disant qu'elle est apparemment stable sauf en cas d'érosion différentielle (Le Buanec, 1972, 1981 ; Morel et Quantin, 1972 ; Roose, 1973).

Structure

Les sols des régions tropicales humides ne posent des problèmes de structure qu'en cas de disparition de la végétation de forêt ou de savane qui les protège de l'alternance des fortes dessications en saison chaude et sèche et de la battance des pluies en saison humide.

Bien qu'il y ait eu quelques études anciennes, les travaux sur la structure n'ont pratiquement débuté qu'à partir de 1960 avec l'application aux sols tropicaux de l'indice de Hénin (Combeau et Monnier, 1961 ; Hénin, Gras et Monnier, 1969, 2e édition) ou modifié (Dabin, 1964 ; Latham, 1971) ; un indice simplifié est également utilisé à Madagascar (Ngo Chan Bang, 1968).

Un certain nombre de travaux (Boyer et Combeau, 1960 ; Combeau et Quantin, 1963 ; Martin, 1963 ; Casabianca, 1967 ; Richard, 1967 ; Babalola *et al.*, 1972 ; Le Buanec, 1972 ; Morel et Quantin, 1972) ont permis de se rendre compte de l'affaiblissement de la stabilité structurale du sol après une succession de cultures et du rôle joué par la jachère et les enfouissements de matière organique (engrais vert, jachère herbacée, résidus de récolte) dans sa reconstitution et son maintien. Toutefois, malgré quelques expériences prometteuses (Le Buanec, 1972 ; Morel et Quantin, 1972, 1981) on connaît encore assez mal, selon le type de sol, le niveau admissible de structure compatible avec un bon rendement. On ignore à peu près tout de l'influence du pâturage, des jachères naturelles ou artificielles sur la structure. Cependant des études très poussées sont en cours en Côte-d'Ivoire, au centre de l'ORSTOM à Adiopodoumé sur les relations entre les cultures et les formes d'exploitation des sols par les enracinements.

On sait que la structure des sols ferrallitiques acides est conditionnée principalement par la présence de matière organique et de fer (dit libre) et fort peu par le calcium (Combeau et Quantin, 1963 ; Martin, 1968) ; le rôle des diverses fractions de la matière organique commence à être quelque peu connu. On peut donc envisager des améliorations par emploi d'amendements organiques ; par contre, on ne voit absolument pas comment utiliser, dans la pratique courante, cet élément essentiel de la structuration qu'est le fer.

Des travaux récents portant sur l'observation et l'étude macro- et micromorphologique de la surface et des premiers centimètres du sol (de Blic, 1973 ; Beaudou *et al.*, 1978 ; Moreau, 1978 ; Valentin, 1978 ; Collinet et Valentin, 1979) ont permis de préciser davantage, aussi bien en condition naturelle qu'artificielle (culture mécanisée), les conditions du maintien d'une bonne structure des horizons de surface, si strictement liée à l'hydrodynamique de ces sols et à leur résistance à l'érosion (Roose, 1981).

Porosité et perméabilité

Les sols ferrallitiques ont, à l'état vierge, une porosité de leur partie superficielle satisfaisante, et elle se conserve assez bien sous cultures ; de ce fait, sous réserve d'une texture et d'une structure favorables, la qualité de la porosité ne pose habituellement pas de problèmes dans le cas des cultures pérennes et lors de quelques années de cultures sarclées. Toutefois, dans le cas de rotation culturale dépassant 2 ans, on assiste à une baisse de la porosité et surtout de la macroporosité qui conditionne la perméabilité (Boyer et Combeau, 1960 ; Morel et Quantin, 1972) ; des enfouissements de matière organique (fumier de ferme, résidus de récolte) les restaurent sinon totalement du moins à un niveau apparemment acceptable.

Des recherches plus récentes (Humbel, 1974, 1976) sur la porosité et la perméabilité et leurs variations saisonnières et climatiques ont permis d'affiner la connaissance de ces caractéristiques pour une gamme variée de sols ferrallitiques du Cameroun : les résultats, obtenus en conditions naturelles, permettent de mieux savoir ce qui peut se passer en conditions artificielles (culture mécanisée ou non).

Propriétés hydrodynamiques

La grande majorité des sols ferrallitiques sont connus pour avoir une perméabilité élevée et quand celle-ci varie ou diminue en condition artificielle c'est le signe d'une dégradation du sol en surface ou en profondeur : la dynamique de l'eau dans le sol est alors modifiée et ainsi réunies les conditions pour une érosion superficielle plus ou moins importante. Aussi la connaissance de l'hydrodynamique des toposéquences ferrallitiques en milieu naturel ou cultivé a-t-elle fait l'objet de nombreuses recherches ces dernières années en vue d'applications plus ou moins immédiates dans l'utilisation agricole des sols (Bertrand, 1967 ; Roose, 1973 ; Talineau et Roose, 1973 ; Huttel, 1975 ; Lal, 1975, 1976 ; Lafforgue et Naah, 1976 ; Bois *et al.*, 1978 ; Poss, 1978 ; Colinet et Valentin, 1979 ; Roose, 1981). Les recherches dans ce domaine sont cependant à poursuivre et à affiner.

Facteurs chimiques de la fertilité

Les conditions d'une permanence de la fertilité en cultures pérennes ont été suffisamment étudiées et définies en Afrique francophone pour que l'on puisse conclure à la possibilité de cultiver, sinon indéfiniment, du moins sans échéance prévisible à l'échelle humaine, les divers sols des écosystèmes forestiers (andosols, sols ferrallitiques, sols hydromorphes), tout en leur conservant une fertilité proche de celle qu'ils avaient avant défrichement et même parfois supérieure, sous réserve d'apports minéraux pour compenser les pertes (exportations et lixiviation) et accroître les rendements (Deuss, 1967 ; Py, 1963 ; Martin Prevel, 1969 ; Godefroy, Lecocq et Lossois, 1969 ; Ollagnier et Ochs, 1973).

Il n'en est pas de même en cultures annuelles, où le sol est beaucoup plus sollicité et l'état des connaissances doit être envisagé pour chacun des différents facteurs de la fertilité.

Matière organique, azote et soufre

Tous les expérimentateurs confirment qu'après défrichement et mise en culture le taux de matière organique du

sol baisse fortement, des pertes de 20 à 35 % lors de la première année n'ayant rien d'exceptionnel (Fauck *et al.* 1969 ; Charreau et Fauck, 1970 ; Bouchy, 1973 ; de Blic, 1973 ; Moreau, 1978). Puis les teneurs en matière organique décroissent moins vite et à partir de la 5e année, tendent à se stabiliser au moins dans certains cas (Richard, 1967 ; Le Buanec, 1972) ; on observe parfois encore une décroissance appréciable à la 9e année de culture (Bouchy, 1973). La décomposition de cette matière organique se modifie également (Fauck *et al.*, 1969). par augmentation relative des fractions les moins polymérisées.

Quant à l'azote, il apparaît que l'on connaît au moins dans ses grandes lignes son évolution dans le sol (minéralisation de la matière organique, ammonification et nitrification), apparemment de façon plus complète en zone tropicale à saison sèche bien tranchée qu'en zone équatoriale humide (Jacquemin et Berlier, 1956 ; Dommergues, 1960 et 1962 ; Fauck, Moureaux et Thomann, 1964). On commence également à avoir des notions assez nettes sur la fixation symbiotique d'azote par les *Rhizobium* légumineuses (Dommergues, 1967) estimée suivant les cas entre 10 et 200 kg/ha, habituellement 50 à 100 kg/ha. Il semble que les principaux besoins en matière de recherches soient les suivants, étant donné l'insuffisance assez générale de l'azote fourni par le sol :

Possibilité de stimuler la fixation dans le sol d'azote atmosphérique par les bactéries non symbiotiques aérobies et anaérobies ;

Teneur et nature de la matière organique pour fixer, au moins momentanément, le plus possible d'azote sous forme organique ou ammoniacale, à défaut des nitrates dont l'existence est trop fugace ;

Expérimentation en milieu tropical des ralentisseurs de nitrification, qu'il s'agisse de procédés physiques (enrobage ou compactage des granulés d'engrais) ou biochimiques (substances inhibitrices de la nitrification).

Soufre

On sait depuis une vingtaine d'années qu'un certain nombre de sols tropicaux sont relativement carencés en soufre (Hesse, 1957 ; Braud, 1964 ; Forestier *et al.*, 1966 ; Charpentier, Martin et Prevel, 1965 ; Dabin, 1970 ; Ollagnier et Ochs, 1972). On sait empiriquement remédier à ces carences, en général par apport de sulfate d'ammoniaque. Ce n'est qu'assez récemment (Dabin, 1970) que la nature organique des réserves en soufre a été démontrée et qu'on a précisé les teneurs relatives et absolues de cet élément compatibles avec une croissance normale des plantes. Dans l'ensemble ces connaissances sont récentes et cachent mal un certain nombre de points obscurs :

Pourquoi les carences en soufre sont-elles fréquentes en savane et rares sous forêt ? est-ce dû à une nature particulière de la matière organique ou bien à une vitesse de minéralisation différente dans les deux milieux ?

Les carences en soufre s'atténuent après 2 ou 3 ans de culture, mais au détriment des réserves ; jusqu'à quel niveau peut-on aller sans craindre un épuisement irréversible ;

La dynamique du soufre dans les sols est actuellement assimilée sans doute sommairement à celle de l'azote. Pourtant il semble que l'anion SO^{4--} peut se fixer sur les colloïdes, en particulier dans les andosols. Quelles sont les formes de mise en réserve du soufre ?

Phosphore

Le problème du phosphore est peut-être l'un des plus difficiles auquel se heurtent les agronomes et les chimistes du sol travaillant en pays tropicaux. De très nombreuses méthodes sont utilisées pour l'analyse du phosphore et la comparaison des résultats est délicate. Les sols sont souvent relativement pauvres en phosphore dit total et les dosages de phosphore dénommé assimilable donnaient jusqu'à une date relativement récente des résultats difficilement interprétables (Culot et Laudelout, 1957 ; Bouyer et Damour, 1964 ; Enwezor *et al.*, 1966 ; Bouyer, 1967 ; Dabin, 1967, 1971 ; Roche, 1967 ; Bouchy, 1970) ; cependant les carences et déficiences en phosphore viennent en importance immédiatement après celles de l'azote (Chaminade, 1968). On connaît encore mal le devenir des engrais phosphatés dans les sols tropicaux souvent riches en hydroxydes et oxydes de fer et d'alumine dont la capacité de rétention ou rétrogradation pour le phosphore immobilise cet élément avec une force telle que les plantes l'utilisent mal et que l'effet résiduel de l'engrais ne dépasse pas en général 2 ans (Forestier, 1960 ; Braud, 1967), malgré une lixiviation négligeable.

Un grand nombre de méthodes de dosage du phosphore assimilable sont disponibles. Les méthodes isotopiques donnent souvent de bons résultats (Pichot et Roche, 1972 ; Truong *et al.*, 1973 ; Pichot *et al.*, 1978), mais elles ne sont pas toujours aisées à mettre en œuvre surtout en pays tropicaux ; aussi préfère-t-on souvent les méthodes chimiques (Dabin, 1964 ; Roche, 1967 ; Latham, 1971) plus simples et plus rapides, mais qui devraient certainement être améliorées. Une comparaison récente (Roche *et al.*, 1980) de nombreuses méthodes sur des sols variés a permis de clarifier le problème et tout au moins d'améliorer l'interprétation des résultats de certaines méthodes, en les mettant plus directement en liaison avec les besoins réels en phosphore des plantes.

Le problème de l'inassimilabilité progressive du phosphore par les sesquioxydes du sol a fait l'objet de nouvelles études qui expliquent un peu mieux le phénomène (Dabin, 1970 ; Pichot, Truong et Burdin, 1973). Le passage inverse à une forme assimilable paraît maintenant possible sous l'influence de chelatants, dont le plus aisé à mettre en œuvre est la matière organique. Cependant des problèmes théoriques concernant la chimie du phosphore en sols tropicaux et pratiques concernant la fertilisation phosphatée sont encore à résoudre.

Cations alcalins et alcalino-terreux

Les teneurs favorables aux cultures sont assez bien connues. Ainsi, en ce qui concerne le potassium échangeable du

sol, on connaît relativement bien les teneurs minimales et parfois optimales pour un certain nombre de cultures (Boyer, 1972) ainsi que les conditions d'emploi des engrais potassiques. Pour le magnésium, quelques travaux (Py, 1963 ; Celton, Roche et Vely, 1973 ; Pichot, Truong et Burdin, 1973) ont mis en évidence les seuils de carence et de déficience dans le cas de certaines cultures. Enfin quant au calcium, on s'accorde à reconnaître la nécessité d'un certain niveau calcique minimal pour l'arachide (Fauck, 1956 ; Bonnier, 1957 ; Martin, 1964) ou, au contraire, la nocivité de quantités élevées (Culot et Van Wambeke, 1958).

Un certain nombre de données éparses dans la littérature ont été recueillies sur les équilibres potassium-calcium-magnésium dans le sol (Boyer, 1978). Mais les connaissances restent très insuffisantes. Les pertes en cations dans les sols cultivés ont été évaluées de manière très incomplète. Comme dans les pays tempérés, on n'a souvent envisagé que le potassium. Cependant de nombreux auteurs ont rendu compte d'une diminution considérable non seulement de l'ion potassium mais aussi de l'ion calcium (Roche et Vely, 1962 ; Charreau et Fauck, 1969 ; Bouchy, 1973 ; Celton, Roche et Vely, 1973), alors que dans d'autres cas cette dernière reste peu significative (Le Buanec, 1972). En fait, on connaît fort mal le pouvoir de régénération des sols tropicaux pour les cations échangeables sous cultures continues et sous jachères.

Assez largement expérimentés à Madagascar (Roche et Vely, 1972 ; Celton, Roche et Vely, 1973), les amendements calco-magnésiens sont peu utilisés sur cultures annuelles en Afrique centrale et occidentale, sans doute à cause de leur prix de revient (Martin, 1964). Il serait bon de déterminer à quel moment il devient nécessaire de fournir potassium, calcium et magnésium, compte tenu du pouvoir de régénération des éléments échangeables, du potentiel de fixation sur le complexe absorbant et des besoins des plantes.

Oligoéléments

Grâce à un certain nombre de travaux (Hervieu et Nalovic, 1965 ; Nalovic, 1969 ; Aubert et Pinta, 1971 ; Nalovic et Pinta, 1972), on commence à connaître les teneurs en oligoéléments des sols tropicaux, non seulement globalement mais aussi celles des fractions présumées assimilables.

En Afrique francophone humide, on s'est préoccupé des toxicités manganiques (Franquin, 1958 ; Bouchy, 1970 ; Celton, Roche et Velly, 1973) et surtout des carences en bore (Culot et Van Wambeke, 1958 ; Birot, 1967 ; Braud, Fritz, Megie et Quillon, 1969 ; Bouchy, 1970 ; Oliver *et al.*, 1974), en cuivre et en zinc (Loue, 1957 ; Moity, 1961 ; Py, 1963) en manganèse (Culot et Van Wanbeke, 1958 ; Frankart et Croegaert, 1959 ; Fremont et Nucé de Lamothe, 1968, sur cocotier), en molybdène, en chlore (Ollagnier, 1973 ; Daniel et Manciot, 1973). Ces travaux se sont, en général, bornés à diagnostiquer les symptômes, le plus souvent par analyse foliaire, et à proposer des remèdes empiriques. A ce sujet, il serait nécessaire de réaliser un gros effort de méthodologie analytique afin de pouvoir déterminer par des tests chimiques ou autres, les quantités et les formes de chaque élément nécessaires et suffisantes pour chaque plante et probablement par type de sol.

Un autre domaine important de recherche est la dynamique de ces éléments dans le sol : les travaux réalisés à Madagascar sur le bore (Oliver *et al.*, 1974), montrent que les schémas d'assimilabilité des oligoéléments basés sur le *p*H sont insuffisants pour expliquer la nutrition des plantes en éléments mineurs, les interactions avec d'autres éléments et la présence de matière organique pouvant avoir un rôle important et parfois prédominant.

Aluminium

La connaissance de la toxicité aluminique (Segalen, 1973 ; Pieri, 1974 ; Boyer, 1976) s'est améliorée et quelques travaux ont été réalisés pour sa correction (Celton, Roche et Velly, 1973 ; Trinh, 1976), mais les toxicités manganiques ont le plus souvent masqué les toxicités aluminiques. Ces dernières ne sont d'ailleurs apparues qu'après plusieurs cycles culturaux, alors qu'en fait peu de terres forestières très acides ont été mises en valeur sur de grandes surfaces : il y a donc encore un vaste domaine à explorer dans le cas des sols à bas *p*H.

Fer

On n'a signalé que très peu de cas de chlorose dus à une mauvaise assimilation du fer (Culot, Van Wambeke, 1958, au Zaïre ; Frémond, 1968, sur cocotiers). Par contre, plusieurs auteurs ont souligné l'importance pour la structure des sols des liaisons entre le fer et les colloïdes organiques et minéraux (Martin, 1963 ; D'Hoore, 1964, 1968 ; Chauvel, 1977). Jusqu'à présent on voit fort mal le moyen pratique de mobiliser le fer du sol pour éviter les dégradations de la structure qui se produisent lors des cultures. Mais il serait utile d'explorer un peu plus cette voie de recherche.

Silice

La silice, élément toujours abondant dans les sols, a surtout préoccupé les chercheurs par son omniprésence et sa dynamique (en particulier D'Hoore et Segalen en Afrique) et fort peu par ses incidences sur la fertilité. Toutefois, on a commencé à se préoccuper sérieusement à Madagascar de l'alimentation en silice du riz (Roche, Celton et Velly, 1971). Des travaux similaires seraient utiles en Afrique.

Conclusions : les recherches nécessaires et les priorités

Les recherches pédologiques en Afrique humide ont porté sur des sujets variés, qu'il se soit agi d'expliquer la formation des sols ou d'étudier certaines de leurs caractéristiques ou leur évolution sous l'influence des cultures. C'est cependant ce dernier point qui est l'un des problèmes fondamentaux de la pédologie tropicale : la transformation radicale des propriétés physico-chimiques des sols, lorsque ceux-ci sont mis en culture, nécessite aussi bien

la connaissance des conditions de départ que le suivi de l'évolution de celles-ci.

Dans le domaine physique le point principal concerne les relations sol-eau-plante et il est nécessaire de poursuivre les études dans les domaines suivants :

Caractéristiques hydrodynamiques des sols et des toposéquences, liées aux principales propriétés physiques des sols (structure, porosité, perméabilité) ;

Étude des caractéristiques de surface des sols et de leur évolution (dégradation, amélioration) en liaison avec les processus de ruissellement et d'érosion.

Sous l'angle chimique une toute première priorité devrait être accordée aux questions suivantes :

Poursuite de l'étude de la matière organique et en particulier :

- Rôle des différentes fractions sur la structure ;
- Dynamique de l'azote organique ;
- Dynamique du soufre organique ;

Poursuite de l'étude de la fixation du phosphore dans les sols riches en hydroxides de Fe et Al ;

Étude des fractions du phosphore du sol directement assimilable par les plantes ;

Étude du potassium du sol : fixation sur le complexe absorbant, dynamique du potassium dans les écosystèmes cultivés en liaison avec la fertilisation ;

Étude des antagonismes entre cations et des équilibres pour la nutrition des plantes ;

Correction de l'acidité du sol et les problèmes liés à la présence d'aluminium échangeable ;

Statut des oligo-éléments dans le sol : déficiences, toxicités.

Érosion

Introduction

En Afrique tropicale humide, le sol est bien protégé des pluies violentes grâce à la couverture forestière. Tant que la population ne dépasse pas 20 à 40 hab/km², la culture itinérante (courte période d'exploitation intense sur brûlis, suivie d'une longue jachère forestière) de plantes associées permet d'assurer un certain équilibre. Mais avec l'augmentation de la population, son regroupement dans des centres administratifs et l'extension des cultures de rente, les sols ont été surexploités, les défrichements ont été étendus et mécanisés, la durée de la jachère a été réduite et de graves problèmes d'érosion sont apparus localement.

Devant l'échec trop souvent constaté de la mécanisation de l'agriculture en milieu tropical, les agronomes accusèrent la fragilité des sols tropicaux avant d'adapter aux conditions écologiques locales les techniques culturales mises au point en régions tempérées où les pluies sont beaucoup moins agressives.

Pour mieux comprendre l'influence relative des facteurs et les conditions de l'érosion, les chercheurs ont appliqué à l'Afrique de l'Ouest (Roose, 1973, 1976 ; Lal, 1975) l'équation empirique de prévision de l'érosion développée pour Wischmeier et Smith entre 1959 et 1978 et par une équipe de chercheurs du Service de conservation des sols américain à partir de plus de 10 000 résultats annuels de mesures sur parcelles et petits bassins versants. Cette équation

$$E = R.K.SL.C.P$$

signifie que les pertes en terre (E en t/ha/an) sont une fonction multiplicative de l'agressivité des pluies (R), de la résistance du sol (K), de la topographie (SL), de la couverture végétale et des techniques culturales (C) et des pratiques antiérosives (P).

Causes de l'érosion

L'érosion éolienne ne peut se développer qu'en zone aride à saisons contrastées (au nord du 12e parallèle en Afrique de l'Ouest). Par ailleurs, deux écoles se sont affrontées pour définir le principal responsable de l'érosion hydrique.

Pour les uns (dont Bennet, 1939), seul le ruissellement est capable de causer le ravinement qui est à l'origine des manifestations les plus spectaculaires de l'érosion ; la majorité des ouvrages antiérosifs sont donc destinés à freiner le ruissellement ;

Pour les autres, le ruissellement n'est qu'une conséquence de la dégradation des sols par la battance des pluies. Depuis Ellison (1945), on sait qu'en interceptant l'énergie des gouttes de pluie, on supprime les phénomènes d'érosion à leur origine. Hudson (1973) a montré en Rhodésie qu'une simple toile moustiquaire interceptant les gouttes réduit l'érosion au 1/100 de celle observée sur parcelle nue voisine. Dabin et Leneuf (1958) puis Roose (1973, 1981) en Côte-d'Ivoire ont prouvé qu'un paillis d'un centimètre d'épaisseur est aussi efficace qu'une forêt de 40 m de haut pour supprimer le ruissellement et l'érosion. Cependant, là où l'érosion linéaire domine l'énergie du ruissellement peut entraîner le ravinement et l'humidité du sol peut provoquer des mouvements de masse sur les versants instables.

Aux États-Unis d'Amérique, Wischmeier (1960) a proposé un indice d'agressivité des pluies ($R = EI_{30}$) qui tient compte à la fois de l'énergie cinétique des gouttes (force de détachement) et de l'intensité maximale des pluies pendant 30 minutes (saturation du sol). Cet indice varie en moyenne annuelle de :

50 à 600 aux États-Unis d'Amérique,
20 à 150 en climat tempéré océanique (Laurant et Bolline, 1978),
50 à 350 en zone méditerranéenne (Kalman, 1967 ; Masson, 1971),
200 à 600 en zone tropicale sèche (Roose, 1976),
500 à 1 500 en zone tropicale humide (Roose, 1976),
et jusqu'à 2 000 en région subéquatoriale en bordure du golfe de Guinée (Roose, 1973).

Les pluies sont donc extrêmement agressives dans les régions tropicales humides forestières.

Facteurs modifiant l'érosion potentielle

Ces facteurs de résistance du milieu à l'agressivité des pluies sont par ordre décroissant d'importance le couvert végétal et les techniques culturales, la pente, l'érodibilité des sols et les techniques antiérosives.

Couvert végétal et techniques culturales

Tant que le sol est complètement couvert, le ruissellement (KR = 0,5 à 5 % des pluies) et l'érosion (10 à 200 kg/ha/an) restent négligeables qu'il s'agisse d'une culture paillée, d'une savane dense non brûlée ou à fortiori d'une forêt tropicale. Plus la litière et le sous-bois sont épais et moins les gouttes (qui sous forêt ont tendance à se regrouper pour en former de plus grosses, donc plus dangereuses) ont de chance de battre la surface du sol et de disperser les agrégats (voir tableau 2). La mésofaune (rats, termites, fourmis, vers de terre et les fouisseurs en général) joue un rôle important ; d'une part, en perforant la surface du sol, elle améliore l'infiltration des eaux de pluies et réduit le ruissellement, mais d'autre part, elle ramène au-dessus de la litière protectrice des éléments terreux dénudés qui, soumis à la battance des pluies, sont à l'origine des horizons sableux superficiels et du recul des versants dans les zones bien protégées (Roose, 1976, 1981). De faibles pertes en terre sous forêt ont été observées non seulement en Afrique (Roose, 1973-1981) mais aussi en Guyane française, 0,4 t/ha à la Crique Grégoire, 0,2 à 1 t/ha/an sur les schistes de Bonidoro (Projet ECEREX), moins de 1 t/ha/an sur sol volcanique à Java (Gonggrijp, 1941) et à Madagascar (Perinet) (Bailly *et al.*, 1974). Dans les forêts tempérées des États-Unis d'Amérique, l'érosion serait encore plus faible ($E \leqslant$ 0,01 t/ha/an) (Bennett, 1939) ce qui s'expliquerait d'une part par des pluies moins agressives et d'autre part par des litières de débris végétaux plus épaisses et plus durables qu'en zone tropicale humide. Les formes les plus spectaculaires de l'érosion sous forêt sont les glissements de terrain dont l'extension est strictement limitée aux situations qui conjuguent à de fortes pentes des sols comportant un horizon imperméable servant de plan de glissement lorsque les horizons superficiels sont saturés, par exemple dans la bordure de la lagune Ebrié en Côte-d'Ivoire). L'examen des profils pédologiques laisse également penser que la reptation du sol peut (ou a pu) se produire sous forêt. Le rabotage des filons de quartz à un certain niveau des profils semble en fournir la preuve (Fournier, 1958) mais la mesure de ces mouvements en masse est actuellement très délicate (Rougerie, 1960).

Ce n'est qu'au cas où l'écosystème forestier est détruit que l'érosion s'accélère pour atteindre des valeurs catastrophiques (quelques dizaines ou centaines de tonnes/ha/an en fonction de la pente et de l'érodibilité du sol) si le sol est mal couvert durant les périodes où les pluies sont les plus agressives. Le ruissellement peut alors dépasser 25 à 40 % l'an et jusqu'à 80 % lors des plus fortes averses.

Certaines cultures ont la réputation d'être protectrices car elles recouvrent rapidement le sol ; c'est le cas des cultures forestières (palmier, hévéa, citrus, caféier, cacaoyer, qui acceptent un sous-bois ou des plantes de couverture), des pâturages non dégradés, de la canne à sucre, des cultures fourragères.

D'autres au contraire sont soupçonnées d'être dégradantes, soit que leur croissance soit assez lente (ex. légumineuses, manioc) soit qu'elles soient associées à des techniques culturales qui laissent le sol à découvert pendant les périodes fortement arrosées. C'est le cas du tabac, du coton, de l'arachide, du maïs et du sorgho semés à faible densité.

En réalité, l'adaptation des techniques culturales à l'agressivité du climat permettrait de classer la plupart des plantes cultivées comme plus ou moins protectrices du sol : la densité et la précocité de la plantation, le travail du sol et une fertilisation bien adaptés ainsi que l'aménagement des résidus de culture ou l'appoint éventuel d'un paillage jouent un rôle prépondérant sur les phénomènes d'érosion.

En comparant les pertes en terre sur parcelle cultivée à celles observées sur sol nu, on peut calculer le coefficient C de l'équation de Wischmeier et Smith, lequel traduit l'efficacité du couvert végétal et des techniques culturales utilisées. Ce facteur est de 1 sur sol nu et varie de 1 à 0,1 sous culture sarclée, de 0,1 à 0,01 sous prairie et cultures forestières à sous-étage, de 0,01 à 0,001 sous forêt et sous culture paillée.

Les feux de brousse ont un rôle indirect sur l'érosion en savane. Non seulement les incendies empêchent la régénération des arbres et appauvrissent la flore et la faune, mais ils minéralisent brutalement les matières végétales produites, dénudent le sol, diminuent le taux de matières organiques du sol et les activités biologiques (en particulier les vers de terre) et de ce fait, favorisent la dégradation de la structure des horizons superficiels, augmentent substantiellement le ruissellement et les risques d'érosion, comme le montre le tableau 3.

TABLEAU 3. Érosion et ruissellement observés à Gonse, en Haute-Volta (Roose, 1978). Pente = 0,5 %

	Protection intégrale	Feux précoces	Feux tardifs
Ruissellement			
KRAM * %	0,3 %	3 %	15 %
KRMAX ** %	1 %	10 %	50 à 73 %
Érosion kg/ha/an	30	150	400

* KRAM = coefficient de ruissellement annuel moyen exprimé en % des pluies.
** KRMAX = coefficient de ruissellement maximal observé au cours de l'averse de fréquence annuelle.

Les résultats des mesures de Collinet et Asseline en forêt de Taï (1980) (projet MAB en basse Côte-d'Ivoire) prouvent que si le ruissellement et l'érosion croissent après défrichement d'une forêt dense humide, cette croissance est limitée les premières années en cas de culture traditionnelle lorsque la litière, le réseau racinaire et les horizons humifères sont respectés. Ceci n'est pas le cas en culture mécanisée (cf. Séfa en Casamance) où toutes les grosses racines et les souches sont extirpées tandis qu'une partie des

TABLEAU 2. Ruissellement (en % des pluies annuelles ou des pluies unitaires) et érosion (t/ha/an) en Afrique de l'Ouest sous végétation naturelle, cultivée ou sur sol nu travaillé

STATIONS	Pente %	Ruissellement annuel moyen %			Ruissellement maximum journalier %			Érosion (t/ha/an)			Sources
		milieu naturel	sol nu	culture	milieu naturel	sol nu	culture	milieu naturel	sol nu	culture	
Adiopodoumé : ORSTOM, 1954-1975.	4,5	—	35	—	—	98	—	—	60	—	Roose, 1973-1979
Forêt dense sempervirente second.	7	0,1	33	0,5 à 30	0,7	95	60-87	0,017	138	0,1-100	
Pluie = 2 100 mm. en 4 saisons	11	0,3	—	—	1,3	—	—	0,034	—	—	
Ferrallitique sur sables III	20	0,5	24	—	3,2	76	—	0,052	570	—	
	65	1,2	—	hévéa	12	—	hévéa	0,455		hévéa	
Anguededou : IRCA-ORSTOM, 1966-1969	29	—	—	0,3 à 1			2 à 4			0,06 à 3	Roose, 1970
Hévéa sur terrasses				Md = 0,5			Md = 2,2			Md = 0,2	
Azaguie : IRFA-ORSTOM, 1966-1974				banane			banane			banane	Roose et Godefroy, 1977
Forêt dense sempervirente	14	0,4 à 5,5	—	5,5 à 12	3 à 39	—	25 à 74	0,05-1,4	—	0,7-4,5	
Pluie = 1 750 mm. en 4 saisons		Md = 2	—	Md = 9	Md = 14		Md = 60	Md = 0,15		Md = 1,8	
Sol ferrallitique sur schistes Chloriteux											
Divo : IFCC-ORSTOM, 1967-1974				cacao			cacao			cacao	Roose, Jadin, 1970-1979
Forêt dense semi-décidue	10	0,5 à 1,4	—	0,3-0,4	3 à 6	—	1 à 2,4	0,1 à 0,6	—	0,06-0,1	
Pluie = 1 450 mm. en 4 saisons											
Sol ferrallitique sur granite											
Bouaké : IRAT-ORSTOM, 1960-1973											Kalms, 1975
Savane arbustive dense		Pro. 0,03	15-49	0,1 à 26	Pro. 0,2	40 à 70	5 à 65	Pro. 0,001	11 à 52	0,1 à 26	Bertrand, 1967
Pluie = 1 200 mm. en 4 saisons	4	FP. 0,23			FP. 1			PF 0,050			Roose et Bertrand, 1972
Sol ferrallitique sur granite											Berger, 1964
Korhogo : ORSTOM, 1967-1974											
Savane arbustive claire dégradée	3	FP. 1 à 5	25-40		8 à 30	67 à 89	—	0,01-0,160	3 à 9	—	Roose, 1975-1979
Pluie = 1 400 mm. en 2 saisons		Md = 3,0	Md = 33		Md = 19			Md = 0,110	Md = 4		
Sol ferrallitique sur granite											
Saria : IRAT-ORSTOM, 1971-1974											
Savane arborée claire à épineux	0,7	Pro. 5-8	35 à 43	10 à 37	Pro. 20-30	69-71	40 à 65	Pro. 0,2-0,7	14-35	3-14	Arrivets, 1973
Pluie = 850 mm. en 2 saisons	1,7	Pat. 10			Pat. 41			Pat. 0,17	Mo = 20	Mo = 7,3	Roose *et al.*, 1974-1979
Sols ferrugineux sur cuirasse peu profonde		Pro. 0,4			Pro. 1 à 8			Pro. 0,10			
Gonsé/Campela : CTFT-ORSTOM, 1967/1974		Pro. 0,2			Pro. 1			Pro. 0,02-0,05			Roose et Birot, 1970
Savane arborée claire à épineux	0,4	FP 2,5			FP. 8-10			FP. 0,05-0,15			
Pluie = 850 mm. en 2 saisons		PT 15			FT. 50-70			FT. 0,41			
Sols ferrugineux trop. indurés sur granite											
< en profondeur	0,8				—	—	50-70	—	—	—	Roose, 1978
< en surface				2 à 45	—	—	50-70	—	10 à 21	0,6-10	CTFT, 1972
Séfa (Sénégal) : IRAT-ORSTOM, 1954-1963		Pro. 0,1-1,2						Pro. 0,02-0,2			Roose, 1967
Forêt sèche claire	1 à 2	PF 0,3-1,5	25 à 55	8 à 10	—	—	—	FP. 0,02-0,5	30 à 55	2 à 20	Charreau, 1972
Pluie 1 300 mm. en 2 saisons											
Sol ferrugineux tropical lessivé à taches sur granite											
Agonkamey (Dahomey) : ORSTOM, 1964-1969			après défrichement						17 à 28		Verney
Fourré dense	4,4	0,1 à 0,9	17	20 à 35	2,5	69	70-80	0,3 à 1,2	après	10 à 85	Volkoff
Pluie 1 300 mm. en 4 saisons									défri-		et Willaime, 1967
Sol ferrallitique/sables III									chement		Roose, 1973-1976
Ibadan (Nigéria) IITA 1972-1973	1		31-58	0,1-15	—	70-89	20-40		5-10	0-1,6	
Savane arbustive dense	5		38-62	3,2-36	—	70-100	40-50		43-156	0,1-11	Lal, 1975
Pluie 1 200 mm. en 4 saisons	10		36-57	3,4-26	—	80-94	40-70		59-233	0,1-7	
Sol ferrallitique/granite	15		30-57	2,9-25	—	70-88	30-60		116-229	0,1-43	

Pro = protection intégrale ; FP = feux précoces ; FT = feux tardifs ; Md = médiane ; Mo = moyenne arithmétique ; Pat = pâturage extensif.

horizons humifères est pulvérisée ou même (pire) décapée.

Si donc la dégradation de certaines propriétés du sol est inéluctable du fait de la déforestation et de la culture, la vitesse et l'amplitude de cette dégradation (donc des risques d'érosion) dépendent des techniques utilisées et des cultures introduites. Sous cacaoyère (Roose, 1981) et palmeraie (Olivin *et al.*, 1978), le potentiel de fertilité du sol et les risques d'érosion ont peu varié après des défrichements progressifs. Par contre sous cultures sarclées après défrichement mécanisé, la dégradation du potentiel de fertilité est très sensible dès les premières années (de Blic, 1976 ; Moreau, 1978).

C'est le facteur de résistance du milieu le plus efficace (1 à 1/1 000) ; c'est sur lui et sur le changement de pente que vont s'appuyer les méthodes biologiques de lutte antiérosives.

Il n'est pas étonnant qu'une enquête réalisée dans le cadre de la Décennie Hydrologique Internationale (Unesco, 1974) fournisse des estimations de transports de sédiments par les cours d'eau des régions tropicales forestières humides s'élevant à 18-37 t/km/an (Congo), 67 à 87 t/km²/an (Amazone), ce qui est très faible, alors que les bassins très cultivés du Sud-est asiatique fournissent aux océans des tonnages de terre pouvant atteindre 600 t/km²/an (Mahanadi en Inde ou Si-Kiang en Chine), voire plus de 1 500 t/km²/an (Damodar en Inde).

Travail du sol

Il est difficile de dissocier l'influence du couvert végétal de celle des techniques culturales généralement utilisées pour chaque type de plante. C'est pourquoi Wischmeier les a confondues dans le facteur *C*. On ne peut cependant ignorer le problème posé par le travail du sol. Celui-ci en effet augmente la porosité de l'horizon superficiel ainsi que l'infiltration des eaux de pluie et l'enracinement des plantes cultivées. Mais cet effet bénéfique est temporaire (environ 1 mois avec 100 à 150 mm de pluie) (Collinet et Valentin, 1979 ; Roose, 1981) et contrecarré par la diminution de cohésion du matériau (donc de sa résistance à l'érosion) et par le tassement des horizons sousjacents. On trouve donc deux écoles. L'une estime qu'il faut y toucher le moins possible et préconise des adaptations des méthodes de minimum ou « zero tillage » des américains ou de « stubble mulching » (Lal, 1976). L'autre qui estime que l'amélioration de l'infiltration par le travail du sol est une des clés principales de l'intensification de l'agriculture : si la culture est correctement menée, il ne devrait pas y avoir d'augmentation de l'érosion (Charreau et Nicou, 1971).

Tout dépend probablement du climat et du type de sol étudié ainsi que de l'état initial du sol et des quantit. de matières organiques dont on dispose pour maintenir une structure correcte de l'horizon superficiel. Il faut cependant souligner que l'utilisation très intensive des machines agricoles finit par détruire la structure de l'horizon superficiel (trop poudreux), par provoquer une épaisse semelle de labour difficile à détruire par sous-solage sans l'aide d'une prairie temporaire (2 ans) et que le gaspillage d'énergie se paye cher aujourd'hui. On recherche donc actuellement des méthodes où le travail du sol est limité et confié en partie à l'activité de la faune et la flore (labour biologique par les vers, etc.).

Pente

Lorsque le sol n'est pas totalement couvert, l'influence de la pente se fait sentir vigoureusement sur l'érosion et quelquefois moins nettement sur le ruissellement. Les transports solides sont plus importants si la pente du versant est convexe que si elle est homogène ou, à fortiori, concave. L'influence de la longueur de la pente (*L*) n'est ni constante, ni très élevée. Théoriquement, le refus à l'infiltration s'accumule tout au long du versant, la vitesse et l'énergie du ruissellement s'accroissent ainsi que les risques d'érosion linéaire (rigoles, ravines). De là se justifient les méthodes qui visent à cloisonner le paysage et en particulier les terrasses de diversion. En réalité, les rares expérimentations montrent que l'érosion et le ruissellement ne croissent pas forcément tout au long du versant en raison des forces de frottement développées par la rugosité de la surface du sol, et des variations de propriétés des sols.

En revanche, l'influence de l'inclinaison de la pente sur l'érosion est généralement déterminante : les pertes en terre croissent de façon exponentielle avec le pourcentage de pente, mais l'exposant varie substantiellement (de 1,2 à 2,5 en Afrique) en fonction des techniques culturales, des types de sols et de l'état de leur surface (rugosité, battance, humidité) *. Il faut noter en outre que les phénomènes d'érosion peuvent se manifester sur des pentes très faibles, en particulier sur les sols ferrugineux tropicaux pauvres en matières organiques, riches en limons et sables fins et mal structurés : sur des champs de sorgho de moins de 1 % de pente, le ruissellement atteint 25 à 40 % des pluies et l'érosion dépasse 10 t/ha/an. Le ruissellement n'augmente pas nécessairement avec la pente : ainsi le ruissellement atteint couramment 25 à 40 % sur des pentes de moins de 1 % en zone sahélienne tandis qu'en moyenne sur 5 ans près d'Abidjan il a diminué de 35 % sur une parcelle nue de 4 % de pente, à 25 % sur une parcelle nue de 20 % de pente (Roose, 1973, 1980).

Érodibilité des sols

Vers les années 1950, des agronomes attirèrent l'attention sur l'ampleur des phénomènes d'érosion observés en région tropicale. En l'absence du couvert végétal, ces sols s'épuisent et sont ravagés par l'érosion, même sur des pentes faibles (cultures mécanisées d'arachide à Séfa au Sénégal). En réalité, si les réserves en matières organiques et en nutriments assimilables de ces sols s'épuisent rapidement en zone tropicale, leur résistance à l'agressivité mécanique des pluies varie beaucoup (Roose, 1981).

* A une équation exponentielle, Wichsmeier a préféré une équation du second degré très voisine. Dans les conditions les plus courantes des plaines et collines cultivées en Afrique de l'Ouest, le facteur topographique (S.L.) varie de 0,1 à 5 (soit 1 à 50). Cela justifie pleinement les techniques antiérosives qui tendent à aplanir progressivement les champs cultivés.

Pour isoler ce facteur de résistance du milieu qui dépend des propriétés intrinsèques du sol, Wischmeier a défini une parcelle de référence qui consiste en une jachère nue, travaillée dans le sens de la pente, sans apport de matières organiques pendant 3 ans.

Aux États-Unis d'Amérique ce facteur « K » augmente de 0,05 à 0,70 avec l'érodibilité des sols. Sur les sols bruns lessivés tempérés, il varie de 0,30 à 0,50. En Afrique de l'Ouest, il varie de 0,03 à 0,20 sur les sols ferrallitiques, 0,20 à 0,30 sur les sols ferrugineux tropicaux, autour de 0,10 sur les vertisols et autour de 0,02 sur les sols gravillonnaires en surface.

L'érodibilité des sols tropicaux augmente au cours de la saison des pluies et au fur et à mesure que les cultures se succèdent. Elle est souvent plus faible que celle des sols bruns lessivés tempérés et dépend essentiellement des taux de matières organiques et d'éléments grossiers dans l'horizon superficiel de la texture et de la structure des différents horizons. Plus la structure du sol est stable (matière organique, fer et alumine libre, calcium) et plus il est résistant aux pluies ; plus les sols sont pauvres en sables grossiers, mais riches en limons et sables fins et plus vite ils se colmatent et sont érodés.

Les sols tropicaux ne sont donc pas particulièrement fragiles mais l'agressivité des pluies est très élevée. Pour accroître encore leur résistance, il convient de leur restituer le maximum de matières organiques, d'éviter la formation de pellicules de battance par le travail du sol en grosses mottes ou par l'aménagement des résidus de culture (paillis).

Pratiques antiérosives

Les techniques uniquement destinées à lutter contre l'érosion des sols, comme le labour ou le billonnage isohypse, les terrasses, les fossés, les haies et les bandes d'arrêt, peuvent diminuer considérablement les pertes en terre. Ce facteur n'est donc pas négligeable, mais il apparaît clairement que la lutte mécanique contre l'érosion est beaucoup moins efficace que les méthodes biologiques qui favorisent la couverture végétale, diminuent la pente des versants et améliorent la structure du sol.

L'aménagement conservateur du milieu agricole peut s'organiser autour de trois thèmes :

1. Distribution des types de culture sur le terroir en fonction des risques de dégradation, des potentialités des sols et des travaux de mise en valeur à entreprendre ;
2. Fixation de l'exploitation agricole à l'intérieur de structures stables en courbes de niveau ;
3. Adoption des techniques culturales en vue de la conservation de l'eau et de la fertilité des sols.

En région tropicale, plus il fait humide et plus on a intérêt à faire appel à des méthodes biologiques (plantation hâtive et dense, fertilisation et travail du sol bien adapté au milieu, restitution importante de résidus de culture). En zone tropicale sèche, il faut favoriser l'infiltration totale des eaux de pluie et traiter les champs comme des casiers chaque fois que la topographie le permet. Enfin plus le climat est aride et plus il faut faire appel à des moyens mécaniques (terrasses et labour profond) pour pallier aux déficiences du couvert végétal. Donc, en zone forestière, les techniques biologiques sont les plus efficaces en même temps que les plus simples. Un effort de vulgarisation peut donc améliorer la responsabilité des exploitants pour conserver la productivité de leur terroir en même temps que les paysages.

Conclusions : les recherches nécessaires et les priorités

Les phénomènes d'érosion sont modestes en milieu forestier mais ils posent des problèmes qui s'aggravent croissant avec le développement des villes et des exploitations agricoles mécanisées. Ces problèmes sont complexes parce que leurs causes diffèrent d'un cas à un autre et les méthodes de lutte en dépendent. Or jusqu'ici on a appliqué pratiquement toujours les méthodes mécaniques qui visent à réduire l'énergie du ruissellement, au lieu d'éviter la dégradation des sols par la battance des pluies, cause la plus générale en zone agricole.

L'érosion est un processus rapide, bien plus rapide que l'altération des roches et la reconstitution des sols. Ce problème est heureusement encore très limité dans l'espace en milieu forestier, mais on peut craindre qu'il s'étende avec l'extension des défrichements et de l'agriculture mécanisée.

La conservation de l'eau et de la fertilité des sols est l'affaire des exploitants. Cependant l'État est partie prenante, en particulier lors des grandes inondations : il doit donc favoriser l'information en milieu paysan et aider les exploitants à orienter correctement leurs aménagements. Dans la plupart des cas, il est plus utile de corriger un mode d'exploitation peu équilibré que de construire à grands frais un réseau de terrasses lequel n'améliore ni la production ni les sols dégradés ; il suffit souvent d'augmenter la couverture du sol et de restituer le maximum de résidus organiques (aménagement des résidus de culture et des jachères herbacées ou prairies temporaires).

Enfin la conservation du sol n'est pas une fin en soi. Comme la fertilisation minérale, la sélection d'espèces performantes et l'irrigation, c'est une technique moderne qui doit permettre l'intensification de l'exploitation agricole sans destruction du patrimoine.

Les mesures d'érosion réalisées sous forêts tropicales sont extrêmement rares. Elles sont pourtant très instructives pour la compréhension de la dynamique actuelle de l'eau et des matières dans le profil pédologique et les versants. Cependant c'est essentiellement sous culture et dans le souci de mettre en œuvre une politique de conservation du sol que les études d'érosion trouvent leur justification.

Les axes qui devraient actuellement orienter les travaux sont les suivants :

1. Enquêtes auprès des autorités locales et des grandes sociétés de plantation pour préciser l'étendue des phénomènes d'érosion et les circonstances de leur apparition ;

2. Analyse des facteurs conditionnant l'érosion au champ à l'aide de simulateurs de pluie de taille diverse comme il en existe en Côte-d'Ivoire ;
3. Démonstration locale et étude comparative en parcelles d'érosion de différents systèmes d'exploitation proposés, de l'influence de la pente et de la résistance du sol à l'agressivité des pluies naturelles durant une longue période (5 ans minimum) ;
4. Analyse complète de systèmes de production en vraie grandeur dans de petits bassins versants de quelques hectares (faisabilité technique, intérêt économique, conservation de l'eau, des sols et de leur fertilité) ;
5. Comparaison dans les bassins représentatifs ou expérimentaux, de différentes couvertures végétales naturelles ou aménagées par l'homme ;
6. Comparaison de l'efficacité des méthodes biologiques de conservation des sols et des méthodes mécaniques (terrasses) souvent plus coûteuses et qui ne devraient être utilisées qu'en cas d'échec des premiers.

Bibliographie sélective

Bilan hydrique

*Anon. *IBP synthesis meeting* (Kuala Lumpur, 12–18 August 1974). Several papers by Ashton, P. S.; Chunkao, K.; Leigh, C. H.; Teoh, T. S. Kuala Lumpur, Pasoh Forest Reserve, 1974, multigr.

*Aubréville, A. *Climats, forêts et désertification de l'Afrique tropicale*. Paris, Soc. Éd. géographiques, maritimes et coloniales, 1949, 351 p.

Bailly, C. ; Benoît de Coignac, G. ; Malvos, C. ; Ningre, J. M. ; Sarrailh, J. M. Étude de l'influence du couvert naturel et de ses modifications à Madagascar. Expérimentations en bassins versants élémentaires. In : *Cahiers scientifiques, suppl., Bois et Forêts des Tropiques* (C.T.F.T., Nogent-sur-Marne), n° 4, 1974, 114 p.

Banerjee, A. K. Evapotranspiration from a young *Eucalyptus* hybrid plantation of West Bengal. In: *Proc. and Tech. Papers Symp. man-made forests in India* (Society of Indian Foresters, Dehra Dun), 1972.

Bernhard-Reversat, F.; Huttel, C.; Lemée, G. Some aspects of the seasonal ecologic periodicity and plant activity in an evergreen rain forest of the Ivory Coast. Quelques aspects de la périodicité écologique et saisonnière en forêt ombrophile sempervirente de Côte-d'Ivoire. In: Golley, P. M.; Golley, F. B. (eds.). *Tropical ecology with an emphasis on organic production*, p. 217–234. Athens, Univ. of Georgia, 1972, 418 p.

——; ——; ——. Recherches sur l'écosystème de la forêt subéquatoriale de basse Côte-d'Ivoire. *La Terre et la Vie* (Paris), 29, 1975, p. 169-264.

Blancaneaux, Ph. *Dynamique de sols ferrallitiques sur granito-gneiss en Guyane française. Relation avec l'érosion, le ruissellement et le lessivage oblique*. Cayenne, ORSTOM, Rapport multigr., 1979, 162 p.

Brunet-Moret, Y. *Étude générale des averses exceptionnelles en Afrique occidentale*. Ouagadougou, Haute-Volta ORSTOM, Comité Inter-États d'Études Hydrauliques, 1963, 40 p. multigr. ; Abidjan, Côte-d'Ivoire, ORSTOM, Comité Inter-États d'Études Hydrauliques, 1967, 20 p. multigr.

Coster, C. De verdamping van verschillende vegetatie vormen of Java. *Tectona*, 30, 1937, p. 1–102.

*Czarnowski, M. S.; Olzewski, J. L. Rainfall interception by a forest canopy. *Oikos*, 19, 1968, p. 345–350.

Dabral, B. G.; Rao, B. K. S. Interception studies in chir and teak plantations, New Forest. *Indian Forester*, 94, 1968, p. 541–551.

——; ——. Interception studies in sal (*Shorea robusta*) and khair (*Acacia catechu*) plantations, New Forest. *Indian Forester*, 95, 1969, p. 314-323.

Eldin, M. Le climat. In : *Le milieu naturel de la Côte-d'Ivoire*, p. 77-108, Paris, ORSTOM, Mémoire n° 50, 1971.

*Freise, F. Das Binneklimma von Urwäldern im subtropischen Brasilien. *Petermanns Geogr. Mitteilungen*, 82, 1936, p. 301–307.

Gaussen, H.; Legris, P.; Blasco, F. *Bioclimats du Sud-Est asiatique*. Inst. français de Pondichéry, Trav. Sect. scientifique et technique, 3, 1967.

Hopkins, B. Vegetation of the Olokemeji Forest Reserve, Nigeria. III. The microclimate, with special reference to their seasonal changes. *J. Ecol.*, 53, 1965, p. 125–138.

*Huttel, C. Estimation du bilan hydrique dans une forêt sempervirente de basse Côte-d'Ivoire. In: *Radioisotopes in soil-plant nutrition studies*. Vienne, AIEA, 1962, 461 p.

Kline, J. R.; Jordan, C. F.; Drewry, G. Tritium movement in soil of a tropical rain forest (Puerto Rico). *Science*, 160, 1968, p. 550–551.

*Malaisse, F. Contribution à l'étude de l'écosystème forêt claire (miombo). Note 8. Le projet miombo. *Ann. Univ. Abidjan*, E, vol. 6, n° 2, 1973, p. 227–250.

*McColl, J. G. Properties of some natural waters in a tropical wet forest of Costa Rica. *Bio-Science*, 20, 1970, p. 1096–1100.

Mohr, E. J. C. ; Van Baren, F. A. *Tropical soils*. London and New York, Interscience, 1954, 498 p.

*Nye, P. H. Organic matter and nutrient cycles under moist tropical forest. *Plant and Soil*, 13, 1961, p. 333–346.

*Ovington, J. D. A comparison of rainfall in different woodlands. *Forestry*, 27, 1954, p. 41–53.

*Roose, E. J. Quelques exemples des effets de l'érosion hydrique sur les cultures. *C. R. Coll. sur la fertilité des sols tropicaux* (Tananarive), II, 1967, p. 1385.

——. *Dynamique actuelle de sols ferrallitiques et ferrugineux tropicaux d'Afrique Occidentale*. Paris, ORSTOM, Travaux et Documents, 130, 1981, 569 p.

——; Henry des Tureaux, P. Deux méthodes de mesure du drainage vertical dans un sol en place. *Agron. Trop.*, 25, 1970, p. 1079–1087.

*Ruangpanit, N. Crown cover of hill-evergreen trees as affected to soil and water losses. Faculty of Forestry, Kasetsart University (Bangkok), *Kog-Ma Watershed Research Bulletin*, vol. 7, no. 7, 1971, 25 p.

Sabhasri, S.; Chunkao, K.; Ngampongsai, C. *The estimation of evapotranspiration of the old clearing and the dry evergreen forest, Sakaerat, Nakorn Rachasima*. Bangkok, Faculty of Forestry, Kasetsart University, 1970, 6 p. multigr.

Schmidt, F. H.; Ferguson, J. H. A. Rainfall types based on wet and dry period ratios for Indonesia with western New

Guinea. *Verhan. Djawatan Meteorologi dan Geofisik* (Djakarta), 42, 1951.

THORNTHWAITE, C. W. An approach toward a rational classification of climate. *Geographical Review*, 38, 1948, p. 85-94.

TURC, L. Évaluation des besoins en eau d'irrigation, évapotranspiration potentielle. *Annales agri. INRA*, 12, 1961, p. 13-49.

*WHITMORE, T. C. *Tropical rain forests of the Far East*. Oxford, Clarendon Press, 1975, 278 p., 550 références.

Pédologie générale et classification des sols

ACQUAYE, D. K., MACLEAN, A. J. ; RICE, H. M. Potential and capacity of potassium in some representative soils of Ghana. *Soil Sci.*, 103, 1967, p. 79-89.

* AHN, P. M. *West African soils*. London, Oxford University Press, 1970, 332 p.

AUBERT, G. Observations sur la formation de la cuirasse latéritique dans le nord-ouest du Dahomey. In : *4e Congrès Ass. Int. Sci. Sol* (Amsterdam), III, 1950, p. 127-128.

——. Les sols latéritiques. In : *5e Congr. Ass. Int. Sci. Sol* (Léopoldville), 1, 1954, p. 103-118.

* ——. Influence des divers types de végétation sur les caractères et l'évolution des sols en régions équatoriales et subéquatoriales ainsi que leurs bordures tropicales semi-humides. In : *Sols et végétation des régions tropicales* (Travaux du Colloque d'Abidjan, 1959), p. 41-48, Paris, Unesco, 1961, 115 p.

* ——. Classification des sols utilisée par la section de Pédologie de l'ORSTOM. *Cahiers ORSTOM* (Paris), *Série Pédologie*, 3, 1961, p. 269-288.

—— ; SEGALEN, P. Projet de classification des sols ferrallitiques. *Cahiers ORSTOM* (Paris), *série Pédologie*, IV, 4, 1966, p. 97-112.

—— ; PINTA, M. *Les éléments-traces dans les sols*. Paris, ORSTOM, 1971, 110 p.

BARTHOLOMEW, W. V. ; MEYER, J. ; LAUDELOUT, H. Mineral nutrient immobilisation under forest and grass fallow in the Yangambi (Belgium Congo) région. *Publ. INEAC (Bruxelles), série sci.*, n° 57, 1953, 27 p.

BEAUDOU, A. G. *et al.* Notes sur la micromorphologie de certains sols ferrallitiques jaunes de régions équatoriales d'Afrique. *Cahiers ORSTOM* (Paris), *série Pédologie*, 15, 4, 1977, p. 361-379.

—— ; CHATELIN, Y. La pédoplasmation dans certains sols ferrallitiques rouges de savane en Afrique centrale. *Cahiers ORSTOM*, Paris, *série Pédologie*, 17, 1, 1979, p. 3-8.

BECKETT, P. H. T. Potassium-calcium exchange equilibria in soils : specific adsorption sites for potassium. *Soil Science*, 97, 1964, p. 376-383.

BERGER, J. M. Profils culturaux dans le centre de la Côte-d'Ivoire. *Cahiers ORSTOM, série Pédologie*, 1, 1964, p. 41-69.

BERLIER, Y. ; DABIN, B. ; LENEUF, N. Comparaison physique, chimique et microbiologique entre les sols de forêt et de savane sur les sables tertiaires de la basse Côte-d'Ivoire. In : *6e Congrès. Int. Sci. Sol (Paris)*, V, 81, 1956, p. 499-502.

BLIC, P. de. *Évolution de quelques sols de Côte-d Ivoire, sous l'effet du défrichement et de la culture mécanisée*. Paris, ORSTOM, 1973, 58 p., multigr.

BOCQUET, M. ; MICHAUD, P. Choix d'une méthode d'ouverture en forêt pour une plantation de palmier à huile. *Oléagineux*, 16, 1961, p. 149-154.

BOISSEZON, P. de. Étude du complexe absorbant des sols forestiers de Côte-d'Ivoire. *Cah. ORSTOM* (Paris) *série Pédologie*, Vol. VIII, n° 4, 1970, p. 391-418.

——, *et al. Les sols ferrallitiques*. Tome IV. La matière organique et la vie dans les sols ferrallitiques, Paris. ORSTOM, Init. Doc. Techn., n° 21, 1973, 146 p.

BONIFAS, M. Contribution à l'étude géochimique de l'altération latéritique. *Mém. Serv. Carte géol. Als.-Lor.*, n° 17, 1959, 159 p.

BOULANGE, B. ; DELVIGNE, J. ; ESCHENBRENNER, V. Descriptions morphoscopiques, géochimiques et minéralogiques des faciès cuirassés des principaux niveaux géomorphologiques de Côte-d'Ivoire. *Cahiers ORSTOM* (Paris) *série Géologique*, 2, 2, 1973, p. 59-79.

BOULVERT, Y. Un type de modelé cuirassé. La série métamorphique de Kouki (R.C.A.). *Cahiers ORSTOM* (Paris) *série Pédologie*, IX, 4, 1971.

BOURGEAT, F. *Contribution à l'étude des sols sur socle ancien à Madagascar*. Paris, Mém. ORSTOM, n° 57, 1972, 335 p.

BOUYER, S. ; DAMOUR, M. Les formes de phosphore dans quelques types de sols tropicaux. In : *8e Congrès Int. Sci. Sol* (Bucarest), IV, 60, 1964, p. 551-561.

BOYER, J. Soil potassium. In : *Soils of the humid tropics*. Washington, National Academy of Sciences, 1972, p. 102-135.

——. Comportement du potassium dans les sols tropicaux cultivés. *10e Coll. Inst. Inter. Potasse*. (Abidjan, 3-7 déc. 1973), 1973, p. 83-102.

——. L'aluminium échangeable : incidences agronomiques, évaluation et correction de sa toxicité dans les sols tropicaux. *Cahiers ORSTOM* (Paris), *série Pédologie*, vol. XIV, n° 4, 1976.

——. *Le calcium et le magnésium dans les sols des régions tropicales humides et sub-humides*. Paris, ORSTOM, Init. Doc. Tech. n° 35, 1978, 173 p.

BRAMS, E. A. Continuous cultivation of west African soil : organic matter diminution and effects of applied lime and phosphorus. *Plant and Soils* (The Hague), 35, 1971, p. 401-414.

——. Residual soil phosphorus under sustained cropping in the humid tropics. *Soil Sci. Amer. Proc.*, 37, 4, 1973, p. 579-583.

CHATELIN, Y. *Les sols ferrallitiques*. Tome 1. *Historique. Développement des connaissances et formation des concepts actuels*. Paris, ORSTOM, Init. Doc. Tech. n° 20, 1972, 98 p.

——. *Les sols ferrallitiques*. Tome 3. *L'altération*. Paris, ORSTOM, Init. Doc. Tech. n° 24, 1974, 143 p.

CHAUVEL, A. Observation micromorphologique de la partie supérieure des sols rouges ferrallitiques de Casamance (Sénégal). Essai d'interprétation de la dynamique actuelle, sous couvert forestier. *Cahiers ORSTOM* (Paris), *série Pédologie*, vol. X, n° 4, 1972, p. 343-357.

——. *Recherches sur la transformation des sols ferrallitiques dans la zone tropicale à saisons contrastées*. Paris, ORSTOM, Trav. & Doc. n° 62, 1977, 532 p.

CLAISSE, G. Étude de l'altération de la charnockite de Man. *Ann. Agron.*, 1, 1953, p. 1-8.

——. Étude sur la solubilisation du quartz en voie d'altération. *Cahiers ORSTOM* (Paris), *série Pédologie*, 10, 2, 1972, p. 97-122.

COLLINET, J. Contribution à l'étude des « stone-lines » dans la région du Moyen-Ogooué. *Cahiers ORSTOM* (Paris), *série Pédologie*, 7, 1, 1969, p. 3-44.

CPCS. *Classification des sols*. ENSA-Grignon, Laboratoire de Pédologie-Géologie, 1967, 87 p.

CULOT, J. P. ; LAUDELOUT, H. Rétrogradation et utilisation des engrais phosphatés dans les sols du Congo belge. *Pédologie* (Gand), VII, 1957, p. 162-168.

DABIN, B. Les facteurs de la fertilité des sols des régions tropicales en cultures irriguées. *Bull. Ass. fr. Étude Sol*, n° spécial, 1961.

——. Analyse physique et fertilité dans les sols des régions humides de Côte-d'Ivoire. *Cah. ORSTOM, série Pédologie*, 1, 1964, p. 29-40.

——. Sur une méthode d'analyse de phosphore dans les sols tropicaux. In : *Colloque sur la fertilité des sols tropicaux* (Tananarive), 1, 1967, p. 99-115.

——. Premiers résultats d'une enquête sur les teneurs en soufre des sols d'Afrique tropicale. *Annales agronomiques* (numéro spécial : Colloque sur le soufre en agriculture, Versailles, France), 1970b.

——. Évolution des engrais phosphatés dans un sol ferrallitique dans un essai de longue durée. *Phosphore et Agriculture*, 58, 1971, p. 1-14.

DELVIGNE, J. *Pédogenèse en zone tropicale. La formation des minéraux secondaires en milieu ferrallitique.* Paris, Mém. ORSTOM, n° 13, 1965, 177 p.

FAO and UNESCO. *Approaches to soil classification.* Rome, FAO, World Soil Resources Report no. 32, 1968, 143 p.

——. *Définitions of soil units.* Rome, FAO, World Soil Resources Report no. 33, 1968, 72 p.

——. *Supplement to report no. 33.* Rome, FAO, World Soil Resources Report no. 37, 1969, 72 p.

FAUCK, R. L'évolution du sol sous culture mécanisée. Le problème du pH et sa correction. In : *6e Congrès Int. Sci. Sol* (Paris), IV, 55, 1956a, p. 379-382. Conservation des sols et mise en valeur agricole en région tropicale. In : *6e Cong. Ass. Int. Sci. Sol* (Paris), D, 1956, p. 591-595.

——. Évolution des quartz dans les sols rouges ferrallitiques développés sur les roches sableuses et gréseuses de l'Afrique Occidentale. *C. R. Acad. Sci.* (Paris), 271, 1970, p. 2273-2276.

——. *Contribution à l'étude des sols des régions tropicales. Les sols rouges sur sables et sur grès d'Afrique Occidentale.* Paris, ORSTOM, Mém. n° 67, 1972, 257 p.

FOLSTER, H. ; MOSHREFI, N. ; OJENUGA, A. G. Ferrallitic pedogenesis on metamorphic rocks, S-W Nigeria. *Pédologie*, 21, 1, 1971, p. 95-124.

FORSTER, H. L. The identification of potentially K deficient soils in Uganda. *East Afric. Agric. and For. J.*, 37, 3, 1972, p. 224-233.

FRIPIAT, J. J. ; GASTUCHE, M. C. Étude physico-chimique des surfaces des argiles. Les combinaisons de la kaolinite avec les oxydes du fer trivalent. *Publ. I.N.E.A.C. (Bruxelles), sér. sci.*, n° 54, 1952, 60 p.

FRIPIAT, J. J. ; HERBILLON, A. J. Formation and transformation of clay minerals in tropical soils. In : UNESCO. *Nat. Res. Res.*, 11, 1971, p. 15-24.

GASTUCHE, M. C., DELVIGNE, J. ; FRIPIAT, J. J. Altération chimique des kaolinites. *Conf. Intern. Sci. Sol* (Léopoldville), 2, 1954, p. 439-456.

——. FRIPIAT, J. J. ; KIMPÉ, C. de. La genèse des minéraux argileux de la famille du kaolin. 1. Aspect colloïdal. 2. Aspect cristallin. In : *Genèse et synthèse des argiles*, p. 57-80, Paris, Coll. C.N.R.S., n° 105, 1961.

GODEFROY, J. *Évolution de la matière organique sous culture de bananier et d'ananas.* Thèse Nancy I, AO9296, 1974, 166 p.

HERBILLON, A. ; GASTUCHE, M. C. Synthèse et genèse de l'hydrargillite. *C. R. Acad. Sci. (Paris)*, 254, 1962, p. 1105-1107.

HERBILLON, A. J. ; FRANKART, R. ; VIELVOYE, L. Évolution des fractions argileuses dans une toposéquence du Burundi. Comparaison avec les caractères morphologiques des horizons B. *Pédologie*, 16, 2, 1966, p. 167-182.

HERVIEU, J. ; NALOVIC, L. Dosage des éléments cobalt, nickel, cuivre et zinc, et leur distribution dans quelques types de sols de Madagascar. *Cahiers ORSTOM* (Paris), *série Pédologie*, vol. III, n° 3, 1965, p. 237-267.

HUMBEL, F. X. La compacité des sols ferrallitiques du Cameroun : une zonalité dans ce milieu en relation avec la dessiccation saisonnière. *Cahiers ORSTOM* (Paris), *série Pédologie*, 12, 1, 1974, p. 73-101.

——. *L'espace poral des sols ferrallitiques du Cameroun.* Paris, ORSTOM, Trav. & Doc. n° 54, 1976.

—— ; MULLER, J. P. ; RIEFFEL, J. M. Quantités de matière organique associées aux sols du domaine ferrallitique au Cameroun. *Cahiers ORSTOM* (Paris), *série Pédologie*, vol. XV, n° 3, 1977, p. 259-274.

KAMPRATH, E. J. Soil acidity and liming in : *Soils of the humid tropics.* Washington, Nat. Acad. of Science, 1972, p. 136-149.

LAUDELOUT, H. Étude sur l'apport d'éléments minéraux résultant de l'incinération d'une jachère forestière. In : *5e Congrès Assoc. Int. Sci. Sol* (Léopoldville), 1954.

LE BUANEC, B. Dix années de culture motorisée sur un bassin versant du centre Côte-d'Ivoire. Évolution de la fertilité et de la production. *Agron. Trop.*, vol. 28, n° 11, 1972, p. 1191-1211.

—— *et al.* 17 ans de culture mécanisée dans le Centre Côte-d'Ivoire. *Agron. Trop.*, XXXVI, 3, 1981, p. 203-211.

LELONG, F. Nature et genèse des produits d'altération de roches cristallines sous climat tropical humide (Guyane Française). *Sciences de la Terre*, Mém. n° 14, 1969, 188 p.

LENEUF, N. *L'altération des granites calco-alcalins et des granodiorites en Côte-d'Ivoire forestière, et les sols qui en sont dérivés.* Paris, ORSTOM, Thèse Fac. Sci., 1959, 212 p.

LEPRUN, C. *Les cuirasses ferrugineuses des pays cristallins de l'Afrique Occidentale sèche. Genèse. Transformation. Dégradation*, 1979.

LÉVÊQUE, A. Le problème des sols à nappes de gravats au Togo. *Cahiers ORSTOM (Paris), série Pédologie*, 7, 1, 1969, p. 43-70.

——. *Pédogenèse sur le socle granito-gneissique du Togo. Différenciation des sols et remaniements superficiels.* Paris, ORSTOM, Trav. et Doc. n° 108, 1979, 224 p.

MAIGNIEN, R. *Le cuirassement des sols en Guinée.* Mém. Serv. Carte Géol. Als. Lor. n° 16, 1958, 235 p.

——. *Compte rendu de recherches sur les latérites.* Unesco, Recherches sur les ressources naturelles, 4, 1966, 155 p.

MARTIN, G. Synthèse agropédologique sur les sols de la Vallée du Niari, in : *Quinze ans de travaux et recherches dans les pays du Niari*, vol. III, 1968, p. 53-145.

MARTIN, D. Les horizons supérieurs des sols ferrallitiques sous forêt et sous savane du Centre Cameroun. *Cahiers ORSTOM (Paris), série Pédologie*, 11, 2, 1973, p. 155-180.

——. Les sols des cacaoyères du Woleu-Ntem (Gabon). *Cahiers ORSTOM (Paris), série Pédologie*, XV, 3, 1977.

MOHINDER SINGH, M. *Exchange reactions of potassium, magnesium and aluminium in some Malayan soils.* Univ. of Malaya, Ph. D., Fac. of Sci., 1970, p. 45-151.

MULLER, J. P. Étude macromorphologique des sols appauvris en argile du Gabon. *Cahiers ORSTOM (Paris), série Pédologie*, vol. X, n° 1, 1972, p. 77-93.

——. Microstructuration des structichrons rouges ferrallitiques, à l'amont des modelés convexes (Centre Cameroun).

Cahiers ORSTOM (Paris), série Pédologie, 15, 3, 1977, p. 239-258.

——. La microlyse plasmique et la différenciation des épipédons dans les sols ferrallitiques rouges du Centre-Cameroun. *Cahiers ORSTOM (Paris), série Pédologie*, 15, 4, 1977, p. 345-359.

——. La séquence verticale d'organisation des horizons meubles des sols ferrallitiques camerounais. *Cahiers ORSTOM (Paris), série Pédologie*, 16, 1, 1978, p. 73-82.

——. Séquence of vertical evolution of the microorganization of loose ferrallitics materials in the Cameroon. In : *6e Intern. Meeting on Soil Micromorphology*, Londres, 1981.

—— ; BOCQUIER, G. ; NAHON, D. ; PAQUET, H. Analyse des différenciations minéralogiques et structurales d'un sol ferrallitique à horizons nodulaires du Congo. *Cahiers ORSTOM (Paris), série Pédologie*, XVIII, 2, 1980-1981, p. 87-110.

NALOVIC, L. Étude spectrographique des éléments traces et leur distribution dans quelques types de sols de Madagascar. *Cahiers ORSTOM, série Pédologie*, vol. 7, n° 2, 1969, p. 133-181.

—— ; PINTA, M. Recherches sur les éléments tracés dans les sols tropicaux : étude de quelques sols du Cameroun. *Géoderma* (Amsterdam), vol. 7, n° 3-4, 1972, p. 249-267.

OLIVER, R. ; DAMOUR, M. ; VELLY, J. ; RAZAFINDRAMONJY, J. B. Étude de la relation *p*H, carence en base sur trois sols hydromorphes des hautes terres malgaches. *Agro. Trop.*, vol. 29, n° 1, 1974, p. 28-42.

OLLAGNIER, M. ; LAUZERAL, A. ; OLIVIN, J. ; OCHS, R. Évolution des sols sous palmeraie après défrichement de la forêt. *Oléagineux*, 33, 11, 1978, p. 537-544.

PÉCROT, A. ; GASTUCHE, M. C. ; VIELVOYE, L. ; FRIPIAT, J. J. L'altération des roches et la formation des sols au Kivu. *Publ. I.N.E.A.C. (Bruxelles), sér. Sci.*, n° 97, 1962, 90 p.

PEDRO, G. Contribution à l'étude expérimentale de l'altération géochimique des roches cristallines. *Ann. Agron.*, 2, 3, 4, 1964, p. 85-456.

PERNET, R. Évolution des sols de Madagascar sous l'influence de la végétation. *Mém. Inst. Rech. Scient. Madagascar*, D, 6, 1954, p. 201-419.

PERRAUD, A. Note sur différents types d'humus de sols ferrallitiques forestiers de la Côte-d'Ivoire. *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, 272, 1970, p. 1594-1597.

——. *La matière organique des sols forestiers de la Côte-d'Ivoire.* Nancy, Thèse Fac. Sci., 1971, 82 p.

PICHOT, J. ; ROCHE, P. Phosphore dans les sols tropicaux. *Agron. Trop.*, vol. 27, n° 9, 1972, p. 939-965.

PIERI, C. Premiers résultats expérimentaux sur la sensibilité de l'arachide à la toxicité aluminique. *Agron. Trop.*, 29, 6-7, 1974, p. 685-695.

RIQUIER, J. Contribution à l'étude des « stone-lines » en régions tropicale et équatoriale. *Cahiers ORSTOM (Paris), série Pédologie*, 7, 1, 1969, p. 71-110.

ROCHE, P. Contribution à l'étude du statut phosphorique des sols de Madagascar. Influence sur les problèmes de fertilité. *Agron. Trop.*, vol. 22, n° 3, 1967, p. 249-308.

ROOSE, E. *Dix-sept années de mesures expérimentales de l'érosion et du ruissellement sur un sol ferrallitique sableux de basse Côte-d'Ivoire. Contribution à l'étude de l'érosion hydrique en milieu intertropical.* Abidjan, Thèse Doct.-Ing. Fac. Sci., ORSTOM Abidjan, n° 20, 1973, 125 p. multigr.

——. *Érosion et ruissellement en Afrique de l'Ouest. Vingt années de mesure en petites parcelles expérimentales.* Paris, ORSTOM, Travaux et Documents, n° 78, 1977, 108 p.

——. *Dynamique actuelle de sols ferrallitiques et ferrugineux tropicaux d'Afrique occidentale.* Paris, ORSTOM. Trav. et Doc. n° 130, 1981, 569 p.

SARAZIN, G. ; ILDEFONSE, P. ; MULLER. Contrôle de la solubilité du fer et de l'aluminium en milieu ferrallitique. *Geochimica and Cosmochimica Acta*, 1982, (sous presse).

SIBAND, P. Étude de l'évolution des sols sous culture traditionnelle en Haute-Casamance. *Agron. Trop.*, 27, 5, 1972, p. 574-591.

SIEFFERMANN, G. *Les sols de quelques régions volcaniques du Cameroun.* Paris, ORSTOM, Mém. n° 66, 1973, 183 p.

SEGALEN, P. Étude de sols dérivés de roches volcaniques basiques à Madagascar. *Mém. Inst. Sci. Madagascar*, D, 8, 1957 ; p. 1-195.

——. *Le fer dans les sols.* Paris, ORSTOM, Sér. Init. Doc. Techn. n° 4, 1964, 150 p.

——. Méthode de détermination des produits minéraux amorphes dans certains sols à hydroxydes tropicaux. *Cahiers ORSTOM (Paris), série Pédologie*, VI, 1, 1968.

——. Le remaniement des sols et la mise en place de la « stoneline » en Afrique. *Cahiers ORSTOM (Paris), série Pédologie*, 7, 1, 1969, p. 113-127.

——. Contribution à la connaissance de la couleur des sols à hydroxydes de la zone intertropicale : sols jaunes et sols rouges. *Cahiers ORSTOM (Paris), série Pédologie*, 7, 2, 1969, p. 225-236.

——. *L'aluminium dans les sols.* Paris, ORSTOM, Init. Doc. Tech. n° 21, 1973, 283 p.

SUMNER, M. E. Effect of iron oxides on positive and negative charges in clays and soils. *Clay. Min. Bull.*, 5, 29, 1963, p. 218-226.

—— ; MARQUES, J. M. Ionic equilibria in a ferrallitic clay : specific adsorption sites for K. *Soil Sci.*, 102, 1966, p. 187-192.

TARDY, Y. *Géochimie des altérations. Étude des arènes et des eaux de quelques massifs cristallins d'Europe et d'Afrique.* Strasbourg, Thèse Fac. Sci., 1969, 274 p., multigr.

TRINH SAMBATH. *Les différentes formes des constituants alumineux dans les sols acides des pays d'Afrique.* Univ. Paris VI, Thèse Doc. 3e cycle, 1976, 85 p.

TRINH, S. Rôle tampon des constituants alumineux dans les sols acides de quelques pays d'Afrique et de Madagascar. *Cahiers ORSTOM (Paris), série Pédologie*, vol. XIV, n° 81, 1976.

——. Essais d'élimination de l'aluminium échangeable par application d'engrais (PO, H_2K, KNO, CaO). *Cahiers ORSTOM (Paris), série Pédologie*, vol. XV, n° 2, 1977.

USDA, Soil Survey Staff. *Soil Taxonomy.* Agriculture Handbook, n° 436, 1975, 754 p.

VALENTIN, C. *Divers aspects des dynamiques actuelles de quelques sols ferrallitiques de Côte-d'Ivoire.* Abidjan, ORSTOM, 1978, 150 p. multigr. + Annexes.

VELLY, J. Observations sur l'acidification de quelques sols à Madagascar. *Agron. Trop.*, 29, 12, 1974, p. 1249-1262.

VOGT, J. ; VINCENT, P. L. Terrains d'altération et de recouvrement en zone intertropicale. *Bull. Bur. Rech. Géol. Min.*, 4, 1966, p. 3-111.

Facteurs physiques de la fertilité

BABALOLA, O. ; CHEHEDA, H. R. Effects of crops and soil management systems on soil structure in Western Nigerian soils. *Nigerian Journal of Science* (Ibadan Univ. Press), vol. 6, no. 1, 1972.

BEAUDOU, A. E. ; BLIC, Ph. de. Étude typologique du complexe sol-plante en cultures intensives semi-mécanisées dans le

centre ivoirien. *Cahiers ORSTOM (Paris), série pédologie*, 16, 4, 1978, p. 375-398.

BERGER, J. M. Profils culturaux dans le centre de la Côte-d'Ivoire. *Cahiers ORSTOM (Paris), série Pédologie*, 1, 1964, p. 41-69.

BERTRAND, F. Étude de l'érosion hydrique et de la conservation des eaux et du sol en pays Baoulé (Côte-d'Ivoire). In : *Colloque sur la fertilité des sols tropicaux* (Tananarive), 2, 1967, p. 1281-1295.

BLIC, P. de. *Évolution de quelques sols de Côte-d'Ivoire, sous l'effet du défrichement et de la culture mécanisée.* Paris, ORSTOM, 1973, 58 p. multigr.

BOIS, J. F. ; ROOSE, E. Quelques réflexions sur les résultats de mesures systématiques d'humidité à la sonde à neutrons dans un sol forestier de basse Côte-d'Ivoire. *Cahiers ORSTOM (Paris), série Pédologie*, 15, 4, 1978, p. 351-363.

BOYER, J. ; COMBEAU, A. Étude de la stabilité structurale de quelques sols ferrallitiques de la République Centrafricaine. *Sols Africains*, vol. V, n° 1, 1960, p. 6-42.

CASABIANCA, F. de. Facteurs physiques de fertilité des sols dans le Sud-Ouest malgache. In : *Colloque Fertilité des sols tropicaux* (Tananarive), II, 1967, p. 1540-1546.

CATHERINET, M. Note sur la culture du macabo et du taro au Cameroun. *Agron. Trop.*, 10, 1965, p. 717.

COLLINET, J. ; VALENTIN, C. Un schéma des interrelations hydrodynamiques dans les milieux naturels et cultivés. Valorisation des données morphologiques. In : *Informatique et Biosphère* (Actes Coll. Abidjan), 1979, p. 155-177.

——; ——. Analyse des différents facteurs intervenant sur l'hydrodynamique superficielle. Nouvelles perspectives. Applications agronomiques. *Cahiers ORSTOM (Paris), série Pédologie*, vol. XVII, n° 4, 1979.

COMBEAU, A. ; MONNIER, G. Méthode d'étude de la stabilité structurale. Application aux sols tropicaux. *Sols africains*, vol. VI, n° 1, 1961.

——; QUANTIN, F. Observations sur les variations dans le temps de la stabilité structurale des sols en région tropicale. *Cahiers ORSTOM (Paris), série Pédologie*, 3, 1963, p. 17-26.

CULOT, J. P. ; VAN WAMBEKE, A. Contribution à l'étude des déficiences minérales du caféier Arabica au Kivu. *Publ. INEAC (Bruxelles), série scient.* n° 73, 1958, 105 p.

DABIN, B. Analyse physique et fertilité dans les sols des régions humides de Côte-d'Ivoire. *Cahiers ORSTOM (Paris), série Pédologie*, 1, 1964, p. 29-40.

——. Facteurs physiques de la fertilité. In : *Techniques rurales en Afrique* (ORSTOM-BDPA), 1970, 278 p.

DUGAIN, F. Étude sur la fertilité des sols de la plaine bananière du Cameroun. In : *Fruits*, 15, 1960, p. 153.

GODEFROY, J. Le développement des racines du bananier dans divers sols. In : *Fruits*, 24, 1969, p. 101-104.

HÉNIN, S. ; GRAS, R. ; MONNIER, G. *Le profil cultural.* 2e édition. Paris, Masson, 1969, 332 p.

HUMBEL, F. X. La compacité des sols ferrallitiques du Cameroun : une zonalité dans ce milieu en relation avec la dessiccation saisonnière. *Cahiers ORSTOM (Paris), série Pédologie*, 12, 1, 1974, p. 73-101.

——. *L'espace poral des sols ferrallitiques du Cameroun.* Paris (ORSTOM), Trav. & Doc. n° 54, 1976.

HUTTEL, Ch. Recherches sur l'écosystème de la forêt subéquatoriale de basse Côte-d'Ivoire, IV. Estimation du bilan hydrique. *Rev. Ecol. Appl.*, 29, 1975, p. 192-202.

LAFFORGUE, A. ; NAAH, E. Exemple d'analyse expérimentale des facteurs de ruissellement sous pluies simulées. *Cahiers ORSTOM (Paris), série Hydrologie*, XIII, 3, 1976, p. 195-237.

LAL, R. *Role of mulching techniques in tropical soil and water management.* Ibadan, I.I.T.A., Technical Bull. no. 1, 1975, 38 p.

——. *Soil erosion problems on an alfisol in Western Nigeria and their control.* Ibadan, I.I.T.A., Monograph, 1976, 126 p.

LATHAM, M. Rôle du facteur sol dans le développement du cotonnier en Côte-d'Ivoire. *Cahiers ORSTOM (Paris), série Pédologie*, IX, 1, 1971.

LE BUANEC, B. Dix années de culture motorisée sur un bassin versant du centre Côte-d'Ivoire. Évolution de la fertilité et de la production. *Agron. Trop.*, vol. 28, 11, 1972, p. 1191-1211.

—— *et al.* 17 ans de culture mécanisée dans le Centre Côte-d'Ivoire. Évolution de la fertilité et de la production. *Agron. Trop.*, 36, 13, 1981, p. 203-211.

MARTIN, G. Dégradation de la structure des sols sous culture mécanisée dans la Vallée du Niari. *Cahiers ORSTOM (Paris), série Pédologie*, 2, 1963, p. 8-14.

——. Synthèse agropédologique sur les sols de la Vallée du Niari. In : *Quinze ans de travaux et recherches dans les pays du Niari*, vol. 3, p. 53.

MOREAU, R. Influence de l'ameublissement mécanique et de l'infiltration d'eau sur la stabilité structurale d'un sol ferrallitique de Côte-d'Ivoire. *Cahiers ORSTOM (Paris), série Pédologie*, XVI, 1978, p. 413-424.

MOREL, R. ; QUANTIN, P. Observations sur l'évolution à long terme de la fertilité des sols cultivés à Grimari (R.C.A.) *Agron. Trop.*, 27, 6-7, 1972, p. 667-739.

NGO CHAN BANG. Proposition de nouveaux indices pour caractériser la structure d'un sol. Applications à quelques cas agronomiques. *Agron. Trop.*, vol. 33, n° 12, 1968, p. 1309-1327.

OCHS, R. ; OLIVIN, J. Réserve en eau d'une palmeraie adulte. *Oléagineux*, 20, 4, 1965, p. 231-235.

POSS, R. La dynamique de l'eau saturante dans les sols de la périphérie d'un Inselberg en milieu ferrallitique de transition (nord Côte-d'Ivoire). Typologie des sols et tests hydrodynamiques. *Cahiers ORSTOM (Paris), série Pédologie*, vol. XVI, n° 2, 1978.

RICHARD, L. Évolution de la fertilité en culture intensive. *Coton et Fibres tropicales*, 22, 3, 1967, p. 357-391.

ROOSE, E. *Dix-sept années de mesures expérimentales de l'érosion et du ruissellement sur un sol ferrallitique de basse Côte-d'Ivoire. Contribution à l'étude de l'érosion hydrique en milieu intertropical.* Abidjan, Thèse ing. Doc. Fac. Sci., 1973, 124 p. multigr.

——. *Dynamique actuelle des sols ferrallitiques et ferrugineux tropicaux d'Afrique Occidentale.* Paris, ORSTOM, Trav. et Doc. n° 130, 1981, 569 p.

——. Dynamique actuelle comparée de sols ferrallitiques et ferrugineux tropicaux. Conséquences pratiques pour la mise en valeur en régions tropicales humides et sèches. In : *XII Congrès Ass. Intern. Sci. Sol* (New Delhi), 1982, 9 p.

TALINEAU, J. C. ; ROOSE, E. *Réserve hydrique du sol et comparaison de son utilisation par une graminée et une légumineuse fourragère tropicale.* Coll. IAEA/FAO, 176/26, Vienne, sept. 1973. Abidjan, ORSTOM, 1973, 19 p. multigr.

VALENTIN, C. *Divers aspects des dynamiques actuelles de quelques sols ferrallitiques de Côte-d'Ivoire.* Abidjan, ORSTOM, 1978, 150 p. multigr.

Facteurs chimiques de la fertilité

BIROT, Y. Effet de la carence en bore sur eucalyptus. In : *Colloque Fertil. Sols Tropicaux*, tome I, 1967, p. 1019-1023.

BLONDEL, D. Induction d'une chlorose ferrique en sol sableux par des eaux d'irrigation calco-magnésiennes. *Agron. Trop.*, 25, 6-7, 1970, p. 555-560.

BRAUD, M. Le soufre dans la fertilisation minérale du cotonnier. *Coton et Fibres tropicales*, 17, 3, 1964, p. 357-362.

——. La fertilisation minérale du cotonnier en Afrique et à Madagascar. *Coton et Fibres tropicales*, 22, 2, 1967, p. 247-274.

—— ; MEGIE, C. ; FRITZ, A. ; QUILLON, P. J. Sur la déficience en bore du cotonnier. *Coton et Fibres tropicales*, 24, 4, 1969, p. 465-467.

BONNIER, C. Symbiose Rhizobium-Légumineuse en région équatoriale. *Publ. INEAC* (Bruxelles), *sér. scient.*, n° 72, 1957, 67 p.

BOUCHY, C. Contribution à l'étude des déficiences minérales du sol en culture cotonnière de Côte-d'Ivoire. *Coton et Fibres tropicales*, 25, 2, 1970, p. 235-251.

——. Essai de fertilisation organo-minérale : 10 années de culture intensive maïs-cotonnier en Côte-d'Ivoire. *Coton et Fibres tropicales*, 28, 3, 1973, p. 343-364.

BOUYER, S. L'interaction azote/phosphore dans les recherches sur la fertilité des sols tropicaux. In : *Colloque Fertil. Sols trop.*, tome I, 1967, p. 397-410.

—— ; DAMOUR, M. Les formes du phosphore dans quelques types de sols tropicaux. In : *Transactions 8th Int. Cong. Soil Sci.*, 4, 1964, p. 551-561.

BOYER, J. Essai des connaissances acquises sur les facteurs de fertilité des sols en Afrique intertropicale francophone. In : *Comittee on tropical soils, National Academy of Sciences* (Washington), 1970, 175 p. multigr.

——. Soil potassium. In : *Soils of the humid tropics* (National Academy of Sciences Washington), 1972, p. 102-135.

——. Comportement du potassium dans les sols tropicaux cultivés. *10e Coll. Inst. Inter. Potasse* (Abidjan, 3-7 déc. 1973), p. 83-102.

——. L'aluminium échangeable : incidences agronomiques, évaluation et correction de sa toxicité dans les sols tropicaux. *Cahiers ORSTOM (Paris), série Pédologie*, vol. XIV, n° 4, 1976.

CELTON, J. ; ROCHE, L. ; VELLY, J. Acidité du sol et chaulage. *Agron. Trop.*, vol. 28, n° 2, 1973, p. 123-130.

CHAMINADE, R. L'élévation du niveau de fertilité des sols tropicaux, conditions de l'établissement de systèmes de culture intensive. In : *Colloque d'Abidjan*, II, 1968, p. 18-24.

CHARPENTIER, J. M. ; MARTIN-PREVEL, P. Carences atténuées ou temporaires en éléments majeurs. Carences en oligo-éléments sur bananiers. *Fruits*, 20, 1965, p. 521.

CHARREAU, C. ; FAUCK, R. Mise au point sur l'utilisation agricole des sols de la région de Sefa (Casamance). *Agron. Trop.*, vol. 25, n° 2, 1970, p. 151-191.

CULOT, J. P. ; LAUDELOUT, H. Rétrogradation et utilisation des engrais phosphatés dans les sols du Congo Belge. *Pédologie*, VII, 1957, p. 162-168.

—— ; VAN WAMBEKE, A. Contribution à l'étude des déficiences minérales du caféier Arabica au Kivu. *Publ. INEAC (Bruxelles) sér. scient.* n° 73, 1958, 105 p.

DABIN, B. Étude des formes du phosphore dans quelques sols des Antilles. *Cah. ORSTOM (Paris), série Pédologie*, II, 1, 1964.

——. Sur une méthode d'analyse de phosphore dans les sols tropicaux. In : *Colloque sur la fertilité des sols tropicaux* (Tananarive), 1, 1967, p. 99-115.

——. Méthode d'étude de la fixation du phosphore sur les sols tropicaux. *Coton et Fibres tropicales*, 25, 1970, p. 213-234.

——. Premiers résultats d'une enquête sur les teneurs en soufre des sols d'Afrique tropicale. *Annales agronomiques* (numéro spécial : Colloque sur le soufre en agriculture, Versailles, France), 1970.

——. Évolution des engrais phosphatés dans un sol ferrallitique dans un essai de longue durée. *Phosphore et Agriculture*, 58, 1971, p. 1-14.

DANIEL, C. ; MANCIOT, R. La nutrition en chlore des jeunes cocotiers aux Nouvelles-Hébrides. *Oléagineux*, 28, 2, 1973, p. 71-72.

DEUSS, J. Rentabilité de la fumure du caféier Robusta à Bouko (R.C.A.). *Café, Cacao, Thé*, 12, 1, 1967, p. 28-38.

DOMMERGUES, Y. Minéralisation de l'azote aux faibles humidités. In : *7th Int. Congress of Soil Sci.* (Madison, Wisconsin, USA), III, 1960, p. 672-678.

——. *Contribution à l'étude de la dynamique microbienne des sols en zone semi-aride et tropicale sèche.* Paris, Thèse, n° 4739, 1962, 160 p.

——. Nouvelles possibilités d'amélioration de la fertilité des sols par des méthodes biologiques. In : *Colloque Fertil. des sols tropicaux*, tome I, 1967, p. 1627-1636.

ENWEZOR, W. O. ; MOORE, A. W. Phosphorus status of some Nigerian soils. *Soil Sci.*, 102, 1966, p. 322-328.

FAUCK, R. L'évolution du sol sous culture mécanisée. Le problème du *p*H et sa correction. In : *6e Congrès Int. Sci. Sol* (Paris), IV, 55, 1956a, p. 379-382. Conservation des sols et mise en valeur agricole en région tropicale. In : *6e Congrès Ass. Int. Sci. Sol* (Paris), D, 1956, p. 591-595.

—— ; MOUREAUX, Cl. ; THOMANN, Ch. *Bilan de l'évolution des sols de Sefa (Casamance) après 15 ans de culture continue.* Dakar, ORSTOM, 1964, rapport multigr.

FORESTIER, J. Étude sur le phosphore dans les sols latéritiques. *Agron. Tropic.*, 15, 5, 1960, p. 543-567.

——. Relations entre l'alimentation du caféier Robusta et les caractéristiques analytiques du sol. *Café, Cacao, Thé*, 8, 2, 1964, p. 89-112.

—— ; BELEY, J. Teneur en soufre et en oligo-éléments des feuilles du caféier Robusta en Lobaye (R.C.A.), *Café, Cacao, Thé*, 10, 1, 1966, p. 17-27.

FRANKART, R. ; GROEGAERT, J. Contribution à l'étude de la nutrition minérale du caféier Robusta en Uelé. *Publ. INEAC (Bruxelles), sér. scient.* n° 80, 1959, 107 p.

FRANQUIN, P. L'estimation du manganèse du sol en rapport avec le phénomène de toxicité. *Coton et Fibres tropicales*, 13, 3, 1958, p. 393-408.

FRÉMOND, Y. ; NUCÉ DE LAMOTHE, M. Nutrition minérale du cocotier. *Oléagineux*, 23, 2, 1968, p. 93-97.

GODEFROY, J. ; LECOCQ, J. ; LOSSOIS, P. Évolution des caractéristiques chimiques et structurales d'un sol volcanique sous bananiers. *Fruits*, 24, 1969, p. 257-271.

HESSE, P. R. Sulphur and nitrogen changes in forest soils of East Africa. *Plant and Soil* (The Hague), 9, 1957, p. 86-96.

JACQUEMIN, H. ; BERLIER, Y. Évolution du pouvoir nitrifiant d'un sol de basse Côte-d'Ivoire sous l'action du climat et de la végétation. In : *6e Congrès Int. Sci. Sol* (Paris), III, 58, 1956, p. 343-347.

LE MARE, P. H. Soil fertility studies in three areas of Tanganyika. *Emp. J. Exp. Agr.*, 27, 1959, p. 197-222.

LOUÉ, A. *La nutrition minérale du caféier en Côte-d'Ivoire*, Bingerville, C.R.A., 1957, 207 p.

MARTIN, G. *Appréciation des pertes en calcium et magnésium après un apport d'amendements calcaires (Vallée du Niari).* Brazzaville, ORSTOM, 1964, rapport multigr.

MARTIN-PREVEL, P. Un essai « variantes systématiques » sur bananier. *Fruits*, 24, 1969, p. 193-215.

MOITY, M. La carence en cuivre des tourbières du Nieky, Côte-d'Ivoire, *Fruits*, vol. 16, n° 8, 1961, p. 399-401.

MOREAU, R. Influence de l'ameublissement mécanique et de l'infiltration sur la stabilité structurale d'un sol ferrallitique de Côte-d'Ivoire. *Cahiers ORSTOM (Paris), série Pédologie*, XVI, 4, 1979, p. 413-424.

MOSS, R. P. *The soil resources of tropical Africa.* A symposium of the African Studies Association of the United Kingdom. London, Cambridge University Press, 1968, 226 p.

NYE, P. H. ; BERTHEUX, M. H. The distribution of phosphorous in forest and savannah soils of the Gold Coast and its agricultural significance. *J. Agri. Sci.*, 49, 1957, p. 141-159.

OLLAGNIER, M. ; OCHS, R. Les déficiences en soufre du palmier à huile et du cocotier. *Oléagineux*, 27, 4, 1972, p. 193-198.

—— ; —. Interaction entre l'azote et le potassium dans les oléagineux tropicaux. *Oléagineux*, 28, 11, 1973, 493-508.

—— ; VALVERDE, G. Contribution à l'étude de la carence en bore du palmier à huile. *Oléagineux*, 23, 6, 1968, p. 359-366.

PICHOT, J. ; ROCHE, P. Phosphore dans les sols tropicaux. *Agron. Trop.*, vol. 27, n° 9, 1972, p. 939-965.

—— ; BURDIN, S. ; TRUONG BINH. Évolution du phosphore dans un sol ferrallitique soumis à différents traitements agronomiques. *Agron. Trop.*, 28, 2, 1973, p. 131-146.

—— ; LE BUANEC, B. ; TRUONG BINH ; N'GEIETTA, A. Phosphore et nutrition du maïs en sol ferrallitique. *Agron. Trop.*, 33, 1, 1978, p. 40-50.

PREVOT, P. ; OLLAGNIER, M. ; AUBERT, G. ; BRUGIÈRE, J. M. Dégradation du sol et toxicité manganique. *Oléagineux*, vol. 10, n° 4, 1955, p. 239-243.

PY, C. Recherches des meilleures époques d'application de l'engrais en cultures d'ananas. *Fruits*, 18, 1963, p. 75.

ROCHE, P. ; VELY, J. Étude de l'évolution des éléments fertilisants apportés sur les principaux types de sols du lac Alaotra. *Agron. Trop.*, 17, 1962, p. 841.

——. Contribution à l'étude du statut phosphorique des sols de Madagascar. Influence sur les problèmes de fertilité. *Agron. Trop.*, vol. 22, n° 3, 1967, p. 249-308.

—— ; CELTON, J. ; VELLY, J. Fertilisation de redressement et entretien de la fertilité. *Agron. Trop.*, 26, 10, 1971, p. 1066-1089.

—— *et al.* Le phosphore dans les sols intertropicaux : appréciation des niveaux de carence et des besoins en phosphore. *Institut mondial du Phosphate*, n° 2, 1980, 48 p.

TINKER, P. B. Studies on soil potassium III. Cation activity ratios in acid Nigerian soils. IV. Equilibrium cation activity ratios and responses to potassium fertilizer in Nigerian soil palms. *J. Soil Sci.*, 15, 1, 1964, p. 24-41.

TRUONG, B. ; PICHOT, J. ; BURDIN, S. Étude des effets résiduels du phosphore dans deux sols ferrallitiques par diverses méthodes analytiques (chimiques et isotopiques). *Agron. Trop.*, vol. 28, n° 2, 1973, p. 147-155.

Érosion

AUBREVILLE, A. Érosion sous forêts et érosion en pays déforesté dans la zone tropicale humide. *Bois et Forêts des Tropiques* (Nogent-sur-Marne), 68, 1959, p. 3-14.

BAILLY, C. ; DE VERGNETTE, J. ; BENOIT DE COIGNAC, G. ; VELLY, J. ; CELTON, J. Essai de mise en valeur d'une zone des Hauts Plateaux malgaches (Manankazo) par l'aménagement rationnel. Effet de cet aménagement sur les pertes en terre et le ruissellement. In : *C. R. Coll. sur la fertilité des sols tropicaux* (Tananarive), II, 1967, p. 1362-1383.

—— ; BENOIT DE COIGNAC, G. ; MALVOS, C. ; NINGRE, J. M. ; SARRAILH, J. M. Etude de l'influence du couvert naturel et de ses modifications à Madagascar. Expérimentation en bassins versants élémentaires. *Cahiers Scientifiques, Suppl. Bois et Forêts des Tropiques* (Centre technique forestier tropical, Nogent-sur-Marne), n° 4, 1974, 114 p.

BENNET, H. H. *Elements of soil conservation.* 2nd ed. New York, Mac Graw-Hill, 1939, 993 p.

CHARREAU, C. ; NICOU, R. L'amélioration du profil cultural dans les sols sableux et sablo-argileux de la zone tropicale sèche Ouest-Africaine et ses incidences agronomiques. *Agron. Trop.*, 26, 9, 1971, p. 903-978 et 26, 11, 1971, p. 1183-1247.

COLLINET, J. ; VALENTIN, C. *Analyse de différents facteurs intervenant sur l'hydrodynamique superficielle. Nouvelles perspectives. Applications agronomiques.* Adiopodoumé, ORSTOM, 1979, 2 vol., 80 p. multigr.

DABIN, B. ; LENEUF, N. *Étude de l'érosion et du ruissellement en Côte-d'Ivoire (1956-1958).* Adiopodoumé, ORSTOM, 1958, 20 p. multigr.

DE BLIC, Ph. Le comportement de sols ferrallitiques de Côte-d'Ivoire après défrichement et mise en culture mécanisée. *Cahiers ORSTOM (Paris), série Pédologie*, 14, 2, 1976, p. 113-130.

ELLISON, W. D. Some effects of raindrops and surface flow on soil erosion and infiltration. *Trans. Am. Geophys. Union*, 26, 1945, p. 415-429.

FAO. *Forest influences.* Rome, 1962, 307 p.

FOURNIER, F. *Contribution à l'étude de la conservation du sol en Afrique occidentale française*, Paris, ORSTOM, 1958, 134 p. multigr.

——. Research on soil erosion and soil conservation in Africa. *Sols Africains* (Paris), 1965, p. 53-96.

GONGGRIJP, L. Heterosie-onderzoek. *Tectona* (Buitenzorg, Java), no. 34, 1941, p. 200-220.

GOUJON, P. ; BAILLY, C. ; DE VERGNETTE, J. ; BENOIT DE COIGNAC, G. ; ROCHE, P. ; VELLEY, J. ; CELTON, J. Conservation des sols en Afrique et à Madagascar. *Bois et Forêts des Tropiques*, n°s 118, 119, 120, 121, 1962.

HUDSON, N. W. *Soil Conservation.* London, B. T. Batsford Ltd., 1973, 320 p.

KALMAN, R. *Le facteur climatique de l'érosion dans le bassin de Sebou (Maroc).* Rabat, Projet Sebou, FAO, 1967, 32 p. multigr.

LAL, R. *Soil management systems and erosion control.* Ibadan, IITA, 1975, 7 p. multigr.

——. *Soil erosion problems on an alfisol in Western Nigeria and their control.* Ibadan, IITA, Monograph 1, 1976, 126 p.

LAURANT, M. ; BOLLINE, A. Caractérisation des pluies en Belgique du point de vue de leur intensité et de leur érosivité. *Pédologie*, 28, 1978, p. 214-232.

MASSON, J. H. *L'érosion des sols par l'eau en climat méditerranéen, méthodes expérimentales pour l'étude des quantités érodées à l'échelle du champ.* Montpellier, Univ. Languedoc, Thèse Doct. Ing., 1971, 213 p.

MOREAU, R. Influence de l'ameublissement mécanique et de l'infiltration d'eau sur la stabilité structurale d'un sol ferrallitique dans le centre de la Côte-d'Ivoire. *Cahiers ORSTOM (Paris), série Pédologie*, 16, 4, 1978, p. 413-424.

OLIVIN, J. *et al.* Évolution des sols sous palmeraie après défrichement de la forêt. Paris, *Oléagineux*, 33, 11, 1978, p. 537-544.

ROOSE, E. *Dix-sept années de mesures expérimentales de l'érosion et du ruissellement sur un sol ferrallitique sableux de*

basse Côte-d'Ivoire. Contribution à l'érosion hydrique en milieu intertropical. Abidjan, Faculté des Sciences, Thèse Ing. Doct., n° 20, 1973, 125 p.

——. Use of the universal soil loss equation to predict erosion in West Africa. In : *Soil Sc. Soc. America, special publication 21*, 1976, p. 60-74.

——. *Dynamique actuelle de sols ferrallitiques et ferrugineux tropicaux d'Afrique Occidentale.* Paris, ORSTOM, Travaux et Documents, 130, 1981, 569 p.

ROUGERIE, G. *Le façonnement actuel des modelés en Côte-d'Ivoire forestière.* Abidjan, Mémoire IFAN, 58, 1960, 542 p.

UNESCO/OMM. *Actes de la Conférence internationale sur les résultats de Décennie hydrologique internationale et sur les programmes futurs en hydrologie.* Paris, Unesco, 1974, 5 vol., 118 p., 132 p., 96 p., 111 p., 82 p.

WISCHMEIER, W. H. ; SMITH, D. D. A universal soil-loss estimating equation to guide conservation farm planning. In : *7th Int. Cong. Soil Science*, vol. 1, 1960, p. 418-425.

13 Décomposition et cycles biogéochimiques

Introduction

Décomposition
- Méthodes
- Résultats
- Facteurs
- Organismes du sol et de la litière

Cycles biogéochimiques
- Introduction
  - Terminologie
  - Le modèle
  - Les sources de variabilité
  - Expression des résultats
- Résultats
  - Immobilisation
  - Gains et pertes
  - Transferts dans l'écosystème
  - Autres aspects
- Conclusions

Les recherches nécessaires et les priorités

Bibliographie

Introduction

Dans la première partie de ce chapitre sont envisagés les processus de la décomposition de la litière. Celle-ci représente l'une des principales voies de transfert des éléments minéraux, dont on examinera les cycles dans la seconde partie du chapitre.

Décomposition

Méthodes

Dans une forêt en équilibre on estime généralement que la quantité de litière tombant chaque année est égale à la quantité décomposée. Mais cela n'implique pas une vitesse égale pour les deux phénomènes. La quantité moyenne de litière accumulée sur le sol est aussi utilisée pour la détermination de la vitesse de décomposition.

Le rapport du poids moyen de litière sur le sol à la quantité apportée annuellement est parfois considéré comme une estimation du temps moyen de disparition de la litière (en années), bien que cela ne soit pas strictement exact, en particulier quand la chute de la litière est périodique (Olson, 1963). On peut également calculer la décomposition sur un temps plus court que l'année :

décomposition ($t_{1,2}$) = litière sur le sol (t_1)
+ apport de litière ($t_{1,2}$) — litière sur le sol (t_2) (1)

où t_1 et t_2 sont deux observations consécutives (généralement à des intervalles de moins de 15 jours et en tout cas inférieurs à un mois). On peut ainsi déterminer la vitesse de décomposition pour une saison donnée.

Une autre méthode consiste à observer le même matériel à différentes périodes. La technique habituelle consiste à placer *in situ* des sacs en filet contenant un poids ou une surface connus de feuilles. Un certain nombre de sacs est prélevé périodiquement pour déterminer la quantité de matériel restant et calculer le taux de disparition. Le choix de la dimension des mailles des sacs peut avoir une influence dans la mesure où certains animaux ne peuvent pénétrer (Madge, 1969). Le bois et les branches peuvent faire l'objet des mêmes mesures.

Les résultats peuvent être exprimés de plusieurs façons :

1. Poids de matière disparue/surface de sol/unité de temps;
2. Poids de matière disparue/poids initial de litière/unité de temps;

3. Coefficient de décomposition (k) donné par la quantité décomposée (formule [1]) divisée par quantité moyenne de litière sur le sol $[t_1 + t_2)/2]$ (Jenny *et al.*, 1949; Nye, 1961; Olson, 1963);
4. Temps moyen nécessaire à la disparition complète (ou partielle).

Ces diverses méthodes d'étude ne sont pas comparables et chacune a des inconvénients : le calcul de k est basé sur l'hypothèse d'une courbe de décomposition logarithmique, ce qui est plus ou moins exact selon les cas, et sur la quantité de litière accumulée sur le sol, qui est difficile à mesurer avec précision. Les mesures directes de perte de poids sont plus précises, mais sont dépendantes du protocole expérimental utilisé, ce qui rend les comparaisons difficiles entre les travaux des divers auteurs.

Résultats

On dispose de peu d'informations sur la vitesse de décomposition du matériel végétal en forêt tropicale et d'aucune en ce qui concerne le matériel d'origine animale. Cette rareté a conduit à retenir, à côté des données concernant le continent africain, des données relevant d'autres continents, dans la mesure où elles permettaient une présentation plus complète des résultats actuellement connus dans un important domaine scientifique.

Le tableau 4 du chapitre 10 concernant la chute de litière ne peut donner qu'une indication sur la vitesse de décomposition, car il y a peu de données sur l'accumulation sur le sol.

Dans le tableau 1 sont consignés les résultats relatifs à la vitesse de décomposition des feuilles. Dans la plupart des forêts tropicales les feuilles disparaissent en 6 mois environ, les valeurs extrêmes étant 2, 5 et 11 mois (19 mois en incluant une forêt subtropicale). Cette disparition rapide s'explique par des températures et des humidités toujours favorables à l'activité des décomposeurs.

La disparition du matériel ligneux est beaucoup plus lente que celle des feuilles et elle est plus rapide pour le bois de faible diamètre, comme cela a été démontré à Pasoh en Malaisie (PBI). Il est impossible de comparer les quelques résultats sur leur vitesse de décomposition, à cause des méthodes différentes employées.

Hopkins (1966) a trouvé que des morceaux de bois

TABLEAU 1. Vitesses de décomposition de la litière fraîche dans des forêts tropicales et subtropicales

Site	Type de forêt	Remarques	Vitesse de décomposition			Source
			mg/g/jour	k	Disparition complète (mois)	
Kade, Ghana	Humide sempervirente	40 ans		4,7	2,5	Nye, 1961
Zaïre			3,3			Bartholomew *et al.*, 1953
Yangambi, Zaïre	Humide sempervirente				4	Laudelout et Meyer, 1954
Olokemeji, Nigéria	Humide semi-caducifoliée				4	Hopkins, 1966
Omo, Nigéria	Humide sempervirente				5	Hopkins, 1966
Ibadan, Nigéria	Humide semi-caducifoliée	15-20 ans		2,2*	5*	Madge, 1965
Banco,	Humide	Plateau	7,1*	3,3	9*	
Côte-d'Ivoire	sempervirente	Vallée	13,1*	4,2	5*	Bernhard, 1970
Yapo, Côte-d'Ivoire	Humide sempervirente			3,6	11*	Bernhard-Reversat, 1972
El Verde, Porto Rico			1,4*-2,9*			Odum et Pigeon, 1970
Santé Fé, Panamá	Prémontagnarde humide				5,5	Golley *et al.*, 1975
	Tropicale humide				6,5	Golley *et al.*, 1975
	Forêt-galerie				13	Golley *et al.*, 1975
Panamá	Secondaire				17	Tropical Test Center, 1966
Murcielagos, Guatemala	Humide caducifoliée, secondaire	0-14 ans			2,5*/**	Ewel, 1976
Calima, Colombie	Hyperhumide				7	Jenny *et al.*, 1949
Chinchiná, Colombie	Subtropicale				19	Jenny *et al.*, 1949

* Mesure de la perte de poids des feuilles dans des filets: tous les autres résultats ont été calculés d'après l'apport de litière et son accumulation sur le sol.
** Disparition de 50 % du poids.

de 25 × 25 × 75 mm, placés dans la forêt d'Olokemeji (Nigéria) perdaient 50 % de leur poids en 7 mois environ, alors que dans la forêt d'Omo, plus humide, la perte de poids était deux fois plus lente. En forêt du Banco (Côte-d'Ivoire), des branches de 1 à 2 cm de diamètre ont perdu 32 % de leur poids en 6,5 mois (Bernhard-Reversat, communication personnelle). Les recherches en forêt de Pasoh (Malaisie) ont montré, pour des branches de 1,5 à 6,5 cm de diamètre, une perte de poids de 19 à 39 % en 13 mois environ et, dans un autre cas, de 37 à 81 % en 18 mois environ.

Les chercheurs travaillant en forêt de Pasoh ont déterminé que la chute de branches de diamètre supérieur à 10 cm était environ de 330 g/m²/an. Pour El Verde (Porto Rico), Odum et Pigeon (1970) donnent les valeurs suivantes :

Petites branches	400 g/m²/an
Bois fort	55 g/m²/an
Souches	145 g/m²/an
Total	600 g/m²/an

Ces nombres ne sont qu'un ordre de grandeur. A Pasoh, le bois décomposé sur pied a été estimé à environ 10 % du bois mort.

Facteurs

Bien que la chute de feuilles d'une année reste dans les limites de 88 % de celle de l'année précédente ou suivante (chapitre 10), la variabilité interannuelle de la vitesse de disparition de la litière est plus grande; le temps de disparition des feuilles peut varier de 2,5 à 6 mois au cours de 2 années consécutives à Olokemeji (Hopkins, 1966). Les variations dans l'espace, dues à des facteurs très localisés, peuvent être aussi importantes que les différences régionales, ainsi que le montrent les résultats obtenus en Côte-d'Ivoire et à El Verde (tableau 1).

La vitesse de décomposition dépend largement de l'espèce considérée, commme l'ont montré Madge (1965, 1969) au Nigéria, Odum et Pigeon (1970) à Porto Rico, Bernhard-Reversat (1972) en Côte-d'Ivoire, Ewel (1976) au Guatemala, et par les chercheurs travaillant en Malaisie, dans le cadre du PBI, à propos du bois.

Odum et Pigeon (1970) observent des vitesses de décomposition différentes en plaçant les mêmes feuilles sous des arbres de diverses espèces. En interchangeant les litières entre deux sites, Bernhard-Reversat (1972) trouve que le site où la litière est mise en place exerce une plus grande influence que le site d'origine des feuilles et considère que cela est lié aux caractères du sol superficiel. Au contraire, au Guatemala, Ewel relève des vitesses de décomposition semblables sur des sols de colline et de plaine alluviale, ainsi que dans les différents stades de succession secondaire, le sol nu du stade initial faisant exception avec une vitesse plus faible.

La vitesse de décomposition décroît avec l'âge de la litière, ainsi que le montrent les courbes de perte de poids et l'évolution du dégagement de gaz carbonique (Bernhard-Reversat, 1972). La relation entre la décomposition et la teneur initiale des feuilles en éléments minéraux est peu claire (Bernhard-Reversat, 1972 ; Ewel, 1976).

Un autre facteur primordial est le facteur saisonnier : à Olokemeji (Hopkins, 1966), le temps de disparition des feuilles varie de 1 à 8 mois entre la saison pluvieuse et la saison sèche, et à Omo, il varie respectivement de 3-4 mois à 6-7 mois. Dans le cas du bois, il faut à Olokemeji entre 5 et 7-8 mois pour noter la disparition de 50 % du matériel. Des résultats comparables concernant les feuilles ont été trouvés par Madge (1965, 1969) au Nigéria et par Odum et Pigeon (1970) à El Verde.

Ces résultats laissent supposer l'existence d'une relation entre les précipitations et la décomposition, qui a été discutée par la plupart des chercheurs et qui explique probablement en partie les variations interannuelles.

Organismes du sol et de la litière

C'est surtout indirectement que la pluie contrôle la décomposition, en agissant sur la faune et les micro-organismes du sol et de la litière. Malheureusement peu de travaux ont été faits dans ce domaine difficile. Le tableau 2 récapitule les résultats relatifs au nombre et à la biomasse des micro-arthropodes; celle-ci est, d'après Golley *et al.* (1975), presque deux fois plus élevée que celle des macro-arthropodes. Plusieurs auteurs ont montré l'existence d'une relation entre l'abondance de la faune et les précipitations (Madge, 1965; Bernhard-Reversat, 1972). Parmi les micro-arthropodes, définis habituellement comme ceux qui passent au travers de mailles de 2,5 mm environ, les Acariens et les Collemboles sont les plus abondants et jouent probablement le rôle le plus important dans la décomposition de la litière.

Deux autres groupes d'invertébrés ont été également étudiés à cause de leur importance évidente, les termites et les vers de terre. Ainsi en forêt secondaire, près d'Ibadan (Nigéria), Madge (1965) a trouvé une densité de vers de terre de 34/m², représentant une biomasse de 10 g/m² et produisant 3,6 kg de turricules/m²/an. Le sol des turricules diffère du sol superficiel; en Côte-d'Ivoire on a montré que le taux de dégagement de CO_2 n'était pas modifié dans les turricules, mais que la minéralisation de l'azote y était plus intense que dans le sol superficiel (voir le chapitre 11 et l'annexe sur la forêt de Côte-d'Ivoire). Cependant on sait peu de choses sur le rôle exact des vers de terre dans la décomposition de la litière.

Dans les parcelles du PBI, en forêt de Pasoh, 24 espèces de termites ont été identifiées, leur densité e tabondance relatives variant selon les sites et les saisons. Matsumoto (1974) a calculé qu'elles consommaient 202 g/m²/an de matière organique, soit un tiers de l'apport annuel de litière. Maldague (1970), travaillant au Zaïre, estime que les termites consomment les trois quarts de l'apport annuel de litière et que l'accumulation dans les termitières est de 260 g/m² de matière organique, soit 70 g/m² de carbone et 6 g/m² d'azote. A El Verde (Porto Rico), Odum et Pigeon (1970) estiment la biomasse de termites à 0,6 g/m², avec une intensité respiratoire de 9 kJ/m²/an chez les espèces les plus abondantes.

De nombreuses recherches sont encore nécessaires pour élucider le rôle de ces organismes et expliquer la diversité des résultats obtenus jusqu'à présent. Cependant,

TABLEAU 2. Populations de micro-arthropodes dans la litière et le sol de forêts tropicales

Site	Type de forêt	Remarques	Densité (nombre/m²)	Biomasse (g/m²)	Source
Ibadan, Nigéria	Humide semi-caducifoliée secondaire	Saison pluvieuse L	38		Madge, 1965
		Saison sèche L	0,4		
Olokemeji, Nigéria	Humide semi-caducifoliée	Saison pluvieuse S + L	65		Madge, 1969
		Saison sèche S + L	6		
Banco, Côte-d'Ivoire	Humide sempervirente	Saison pluvieuse L	13		Bernhard-Reversat, 1972
		Saison sèche L	2,5		
Banco, Côte-d'Ivoire	Humide sempervirente	Plateau S	54		Huttel et Bernhard-Reversat, 1975
		Vallée S	18		
Yapo, Côte-d'Ivoire	Humide sempervirente	S	26		
Zaïre	Humide sempervirente	S	64-72		Maldague, 1970
El Verde, Porto Rico	Humide sempervirente	L	22-33		Odum et Pigeon, 1970
		S	1,9-7,6		
Santa Fé, Panamá	Tropicale humide	Moyenne de S et de L dans une forêt en saison pluvieuse et dans une autre en saison sèche		3,36	Golley *et al.*, 1975
Amazonie	Pluviisylve de plaine	S		17	Fittkau et Klinge, 1973
	Pluviisylve de plaine	S	15		Beck, 1971
	Prémontagnarde	S		8	Odum et Pigeon, 1970
	Mangrove	S		5	Golley et Lieth, 1972

L, dans la litière ; S, dans l'horizon supérieur du sol.

il faut souligner que la phase ultime de la décomposition est due aux micro-organismes et non aux invertébrés. On sait peu de choses sur les processus microbiens en forêt tropicale ; il semble que les champignons y soient plus abondants qu'en forêt tempérée ; le rôle de la microflore dans la décomposition est démontré par l'importante perte de poids de la litière en l'absence de microfaune. L'activité microbienne est maximale dans la litière fraîche ; lorsque les substances, facilement dégradables, sont utilisées, cette activité décroît et devient plus faible lorsque la litière est âgée de plusieurs semaines (Bernhard-Reversat, 1972). Madge (1965) estime que les bactéries et les champignons sont responsables de la dégradation initiale et que les arthropodes interviennent dans une seconde phase.

La décomposition de la litière est étroitement liée aux cycles biogéochimiques : sa plus ou moins grande rapidité détermine la quantité d'éléments minéraux demeurant dans la litière accumulée sur le sol, généralement plus faible que dans les autres compartiments (tableaux 4 à 8) excepté dans certains cas, comme une forêt du Surinam où l'épaisseur de la litière atteint 1 m (Stark, 1970). Les variations saisonnières de la vitesse de décomposition se traduisent au niveau de l'importance des pertes d'éléments par lessivage pendant la période pluvieuse. Enfin une des causes des différences dans les cycles des divers éléments minéraux réside dans leur vitesse relative de libération pendant la décomposition de la litière.

Cycles biogéochimiques

Introduction

Terminologie

La quantité d'éléments minéraux stables (non radioactifs) est constante sur terre. Les éléments minéraux peuvent passer d'un compartiment à l'autre de la biosphère, d'un écosystème à un autre, mais à l'échelle du globe et de l'atmosphère ces mouvements font partie d'un même cycle général. Ce cycle peut être simplement du type : sol → plante → litière → décomposeurs → sol, ou plus complexe en incluant, par exemple, des herbivores, des carnivores, des parasites; les éléments peuvent sortir de l'écosystème par les cours d'eau et y entrer avec les précipitations. Comme à un tel cycle participent les êtres vivants, la lithosphère et l'atmosphère, on emploie pour le définir l'adjectif « biogéochimique ».

Les éléments pouvant être combinés de diverses façons avec des substances minérales ou organiques, au cours de leur cycle, il est préférable de les considérer isolément. Cependant, il peut être utile de considérer le cycle de certains corps composés : c'est le cas de l'eau (chapitre 12) qui forme diverses combinaisons essentielles pour les êtres vivants, mais dont la plus grande partie circule sous la

forme libre. L'étude du cycle d'un pesticide est un autre exemple. Aussi l'expression de cycle biogéochimique est-elle préférable à celle de cycle des éléments minéraux. D'autres expressions, comme cycles minéraux ou cycles des éléments nutritifs, sont employées, bien que certains éléments étudiés ne soient pas nutritifs ou puissent ne pas être de nature minérale.

Le modèle

La figure 1 est un schéma général des cycles biogéochimiques n'indiquant que les principaux compartiments et les flux. Dans la plupart des écosystèmes terrestres, la principale voie de circulation des éléments est la suivante : sol → végétation → litière → décomposition → sol. Mais il existe un flux direct entre végétation et sol par le pluviolessivage qui peut être important, de même qu'un flux litière → sol par lessivage de la litière. Une partie des éléments peut être détournée vers les consommateurs. Les apports à l'écosystème se font à partir de l'atmosphère et du substrat, et les pertes vers l'atmosphère, le sol profond et les cours d'eau. Pour plus de clarté les différents niveaux trophiques des chaînes de consommation et de décomposition ne sont pas indiqués sur le schéma, de même que les divers compartiments de la végétation (racines, tiges, feuilles). On a également omis plusieurs autres voies, en particulier les gains et les pertes dus au vent et aux déplacements d'animaux, à la volatilisation de substances comme l'ammoniaque ou l'eau, aux transferts par les mycorhizes et la fixation d'azote atmosphérique.

Il est relativement facile, quoique laborieux, de déterminer la composition chimique des divers compartiments de l'écosystème, et beaucoup de données existent à cet égard sur la végétation et les sols tropicaux. Elles sont exprimées en proportions ou par rapport à la surface du sol lorsque les masses sont connues. La détermination des flux entre compartiments est plus difficile, et l'on a peu d'informations sur cet aspect, sauf en ce qui concerne la chute de litière. On ne connaît pas d'étude où l'on ait mesuré tous les flux.

Les sources de variabilité

La composition de l'air est relativement constante par rapport à celle des autres parties du système (bien que la concentration en gaz carbonique soit plus élevée près du sol et que les résidus industriels puissent modifier la composition de l'air). La composition chimique des autres compartiments est, en revanche, variable. On est quelque peu renseigné sur la variabilité spatiale (entre types de forêts, entre espèces et entre organes), mais très peu sur les variations dans le temps, peu d'études ayant duré plus d'un an.

La composition chimique du sol varie en fonction de la roche mère, et, pour une même roche mère, avec la profondeur en relation avec le lessivage et l'apport de litière, et selon la topographie qui peut être responsable de variations importantes dans une même forêt (voir chapitre 12).

En ce qui concerne la végétation, on observe de grandes différences entre les espèces et entre les organes d'une plante. Bernhard-Reversat (1975) trouve les variations interspécifiques suivantes pour la composition du bois de 19 espèces dans deux forêts de Côte-d'Ivoire (en pourcentage du poids de matière sèche) :

N	P	K	Ca	Mg
0,09-0,38	0,016-0,50	0,02-0,28	0,13-0,75	0,01-0,25

Il est regrettable que, dans l'étude considérée jusqu'à présent comme la plus détaillée, Golley *et al.* (1975) aient été obligés, pour des raisons d'accessibilité, de travailler dans deux sites différents, en saison sèche et en saison pluvieuse. Dans ces conditions, il n'est pas possible d'étudier les variations saisonnières; la biomasse ligneuse intervient déjà pour moitié dans la différence existant entre les deux sites. On peut, par contre, observer les variations pour chaque site. Parmi les macro-éléments, on trouve des différences significatives entre les feuilles des strates supérieure et inférieure de la végétation pour le potassium, le calcium et le sodium, dans le site étudié en saison sèche, et pour le phosphore, au niveau des tiges, dans le site étudié en saison pluvieuse. Pareille différence n'a pas été observée pour le magnésium. Les oligo-éléments montrent des différences encore plus nettes, par exemple entre les feuilles des strates inférieure et supérieure pour le bore et le cobalt.

Les épiphylles ont généralement des teneurs en éléments minéraux plus élevées que les feuilles sur lesquelles ils poussent (Odum et Pigeon, 1970; Jordan et Kline, 1972).

On observe également une grande variabilité dans les flux. Les feuilles constituent en moyenne 80 % de la litière totale (70 à 90 %). Les proportions de fleurs et fruits, d'une part, et de bois, d'autre part, varient entre 3 et 20 % du total.

Les variations interannuelles dans les quantités d'éléments apportés par la litière pendant deux années, en forêt amazonienne (Klinge et Rodrigues, 1968), sont consignées dans le tableau 3. Si pour les feuilles, la différence entre une année et la moyenne se situe autour de 10 %, elle est respectivement de 25 et 50 % pour le bois et pour les fruits.

Les variations relatives aux quantités d'éléments apportés au sol par la litière sont dues, en partie, à la proportion des divers constituants et, en particulier, à celle du bois. Celui-ci étant riche en calcium, l'apport en cet élément sera influencé par la proportion de bois.

TABLEAU 3. Variations interannuelles de la teneur en éléments minéraux de la litière d'une forêt amazonienne de *terra firme* : différence à la moyenne exprimée en pourcentage de la moyenne. Calculé d'après Klinge et Rodrigues (1968)

Éléments minéraux de la litière	P	K	Na	Ca	Mg
Feuilles	9	10	8	14	8
Bois	7	6	50	26	23
Fruits	62	61	50	47	49

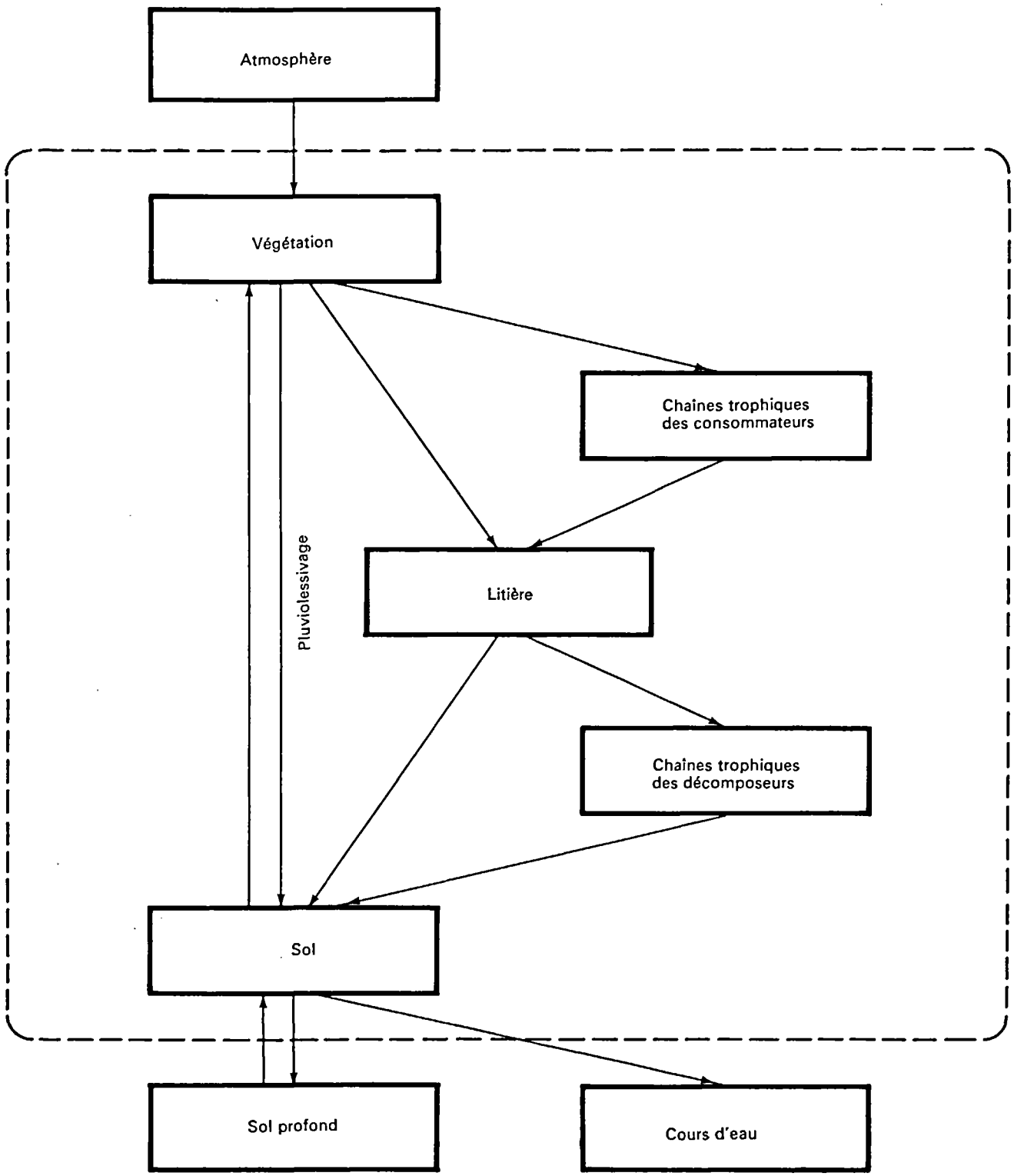


Schéma des cycles biogéochimiques en forêt. Le pointillé marque les limites de l'écosystème forestier. Seuls les compartiments et les flux principaux sont indiqués.

En conclusion, s'il est possible de déterminer l'intensité des flux d'éléments minéraux, ce qui représente un aspect très important du fonctionnement de l'écosystème, les résultats présentés dans ce chapitre ne sont pas généralisables et doivent être considérés comme des ordres de grandeur.

Expression des résultats

Le poids d'élément par unité de surface, ou par unité de surface et de temps, est probablement le mode d'expression le plus utile. Il est également souvent souhaitable de connaître la proportion d'un élément dans chaque compartiment, ou la part représentée par chaque voie de circulation dans l'ensemble des flux. Cela ne peut se faire que par rapport à un total partiel car la quantité totale d'un élément minéral dans un écosystème ne peut être connue, ou l'est avec des limites arbitraires : ainsi en est-il pour un gaz dans l'atmosphère, pour la profondeur jusqu'à laquelle le sol doit être analysé, pour la quantité de calcium dans un sol calcaire.

Résultats

Dans aucun cas on n'a étudié toutes les voies de circulation indiquées sur la figure ci-contre. Les tableaux 4 à 8 résument les données provenant des études les plus complètes. Ils donnent, pour chaque macro-élément, les quantités immobilisées dans les principaux compartiments (en grammes par mètre carré), et les quantités transférées entre eux, mesurées ou calculées (en grammes par mètre carré par an). Les deux études les plus complètes ont été faites dans la forêt humide sempervirente, à El Verde, Porto Rico (Odum et Pigeon, 1970) et à Santé Fé, Panama (Golley *et al.*, 1975); une troisième étude, très analytique, a été effectuée dans le même type de forêt, à Pasoh, en Malaisie, mais les résultats ne sont pas encore tous disponibles.

Immobilisation

Les termes de stock ou d'immobilisation, qui sont très employés, ne représentent pas exactement la réalité, car des changements continuels interviennent dans les compartiments.

Les quantités d'éléments immobilisés dans l'écosystème sont données aux premières lignes des tableaux 4 à 8. La forêt tropicale se distingue des autres écosystèmes terrestres par une proportion relativement élevée d'éléments minéraux dans la végétation par rapport au sol; les exceptions sont dues à une concentration particulièrement forte de l'élément dans la roche mère, comme par exemple dans une forêt de Panamá pour le calcium et le magnésium.

TABLEAU 4. Immobilisation et transfert de l'azote dans quelques écosystèmes de forêt tropicale

Site*	Porto Rico (El Verde)	Côte-d'Ivoire			Ghana (Kade)	Malaisie (Pasoh)
		Banco (plateau)	Banco (vallée)	Yapo		
IMMOBILISATION (g/m²)						
Partie aérienne de la végétation	120	140	140	100	180	
Partie souterraine de la végétation	3				21	
Total végétation	123				201	
Litière sur le sol	13				3,5	
Sol		170; 650	120; 580	160; 260	460	500-1 000
(Profondeur en cm)		(10) (50)	(10) (50)	(10) (50)	(25)	(horizon Ao)
Total immobilisé					665	
APPORTS A L'ÉCOSYSTÈME (g/m²/an)						
Précipitations	1	2	2	2	1,5	
SORTIES DE L'ÉCOSYSTÈME (g/m²/an)						
Cours d'eau	3					
TRANSFERTS DANS L'ÉCOSYSTÈME (g/m²/an)						
Pluviolessivage	7	6	6	1,3	1,2	
Chute de feuilles		14	14	9	20	
Chute de fleurs et fruits		1	0,7	1,6		
Chute de branches		2	0,9	0,8	4	
Apport total par la litière	16	17	16	12	24	10
Flux total végétation-litière	23	23	22	13	25	

*Panama, près de Santa Fé : les données sur la forêt tropicale représentent la moyenne entre le site de Río Lara pour la saison pluvieuse et le site de Rio Sabana pour la saison sèche (Golley *et al.*, 1975).
Porto Rico, El Verde : forêt humide sempervirente (Odum et Pigeon, 1970).
Côte-d'Ivoire : les sites du plateau et de la vallée en forêt du Banco sont distants de 400 m ; la forêt de Yapo est à 45 km plus au nord sur un sol différent ; forêts sempervirentes (Bernhard, 1970 ; Bernhard-Reversat, 1972, 1975).
Ghana, Kade : à la limite entre la forêt humide sempervirente et la forêt humide semi-caducifoliée ; forêt secondaire âgée de 40 ans (Greenland et Kowal, 1960 ; Nye et Greenland, 1960 ; Nye, 1961).
Malaisie : forêt humide sempervirente d'Ulu Gombak (Kenworthy, 1971) et de Pasoh (site PBI ; Lim, 1974).

TABLEAU 5. Immobilisation et transfert de phosphore dans quelques écosystèmes de forêt tropicale (voir tableau 4 pour les précisions sur les sites et les auteurs)

	Panama		Porto Rico El Verde	Côte-d'Ivoire			Ghana Kade	Malaisie Pasoh
	Forêt tropicale humide	Prémontagnarde humide		Banco (plateau)	Banco (vallée)	Yapo		
IMMOBILISATION (g/m^2)								
Partie aérienne de la végétation	14		(7)	10	10	7	12	
Partie souterraine de la végétation	0,6						1,1	
Total végétation	15	2,6	11				13	
Animaux	0,005							
Litière	1,4	0,08	0,1				0,1	
Sol	2,2		56	5*	33*	2,5*	1,2*	3-6
(Profondeur)	(30)		(25)	(50)	(50)	(50)	(25)	(100)
Immobilisation totale	19		67				14	
APPORTS A L'ÉCOSYSTÈME ($g/m^2/an$)								
Précipitations	0,1		(941)	0,05	0,05	0,05	0,04	
Altération du substrat	— 0,02		(369)					
SORTIES DE L'ÉCOSYSTÈME ($g/m^2/an$)								
Cours d'eau	0,07		(1 310)					
TRANSFERTS DANS L'ÉCOSYSTÈME ($g/m^2/an$)								
Pluviolessivage (égouttement)	0,06		(1 009)	0,15	0,9	0,6	0,4	
Écoulement le long des troncs			(406)					
Pluviolessivage total			(1 415)					
Chute de feuilles	0,8			0,6	1,3	0,3	0,7	
Chute de fleurs et fruits	0,04			0,08	0,06	0,08		
Chute de branches	0,08	0,01		0,01	0,1	0,02	0,3	
Apport total par la litière	0,9	1,1	0,1	0,8	1,4	0,4	1,0	0,3
Flux total végétation-litière	1,0			1,2	2	1,1	1,4	
Consommation par les herbivores	0,2							

* Phosphore assimilable.

TABLEAU 6. Immobilisation et transfert du potassium dans quelques écosystèmes de forêt tropicale (voir tableau 4 pour les précisions sur les sites et les auteurs)

	Panama		Porto Rico El Verde		Côte-d'Ivoire			Ghana Kade	Malaisie Pasoh
	Forêt tropicale humide	Prémontagnarde humide			Banco (plateau)	Banco (vallée)	Yapo		
IMMOBILISATION (g/m²)									
Partie aérienne de la végétation	298		102		60	60	35	81	
Partie souterraine de la végétation	8							9	
Total végétation	306	171	92					90	
Animaux	0,02								
Litière	4		0,02	(0,1)				1	
Sol	35		9	5	8*	16*	12*	65*	
(Profondeur)	(30)		(25)	(25)	(50)	(50)	(50)	(25)	
Immobilisation totale	345	201	101	(107)					
APPORTS A L'ÉCOSYSTÈME (g/m²/an)									
Précipitations	0,9			(182)	0,6	0,6	0,6	1,8	1,3
Altération du substrat	— 0,02			(26)					
SORTIES DE L'ÉCOSYSTÈME (g/m²/an)									
Cours d'eau	0,9			(208)					1,1
TRANSFERTS DANS L'ÉCOSYSTÈME (g/m²/an)									
Pluviolessivage (égouttement)	5			(801)	6	17	8	22	0,4
Écoulement le long des troncs				(718)					
Pluviolessivage total				(1 519)					
Chute de feuilles	11			(0,2)	2	7	2	7	
Chute de fleurs et fruits	0,3				0,5	0,6	0,8		
Chute de branches	2	0,8			0,3	0,2	0,1	0,6	
Apport total par la litière	13	9			3	8	3	8	3,2
Flux total végétation-litière	18				9	25	11	29	
Consommation par les herbivores	1,5								

* Potassium échangeable.

TABLEAU 7. Immobilisation et transfert du calcium dans quelques écosystèmes de forêt tropicale (voir tableau 4 pour les précisions sur les sites et les auteurs)

	Panama		Porto Rico El Verde	Côte-d'Ivoire			Ghana Kade	Malaisie Pasoh
	Forêt tropicale humide	Prémontagnarde humide		Banco (plateau)	Banco (vallée)	Yapo		
IMMOBILISATION (g/m²)								
Partie aérienne de la végétation	358			120	120	190	248	
Partie souterraine de la végétation	21						15	
Total végétation	379	189	124 (129)				263	
Animaux	0,04							
Litière	32		4,5 (1,7)				4,5	
Sol	2 217		114 (35)	10*	20*	22*	258*	
(Profondeur)	(30)		(25) (25)	(50)	(50)	(50)	(25)	
Immobilisation totale	2 627	394	(242) (166)					
APPORTS A L'ÉCOSYSTÈME (g/m²/an)								
Précipitations	2,9		3,4 (218)	1,6	1,6	1,6	1,2	1,4
Altération du substrat	13		(213)					
SORTIES DE L'ÉCOSYSTÈME (g/m²/an)								
Cours d'eau	16		4,4 (432)					0,2
TRANSFERTS DANS L'ÉCOSYSTÈME (g/m²/an)								
Pluviolessivage (égouttement)	4		4,0 (239)	2,3	3,1	1,9	2,9	1,5
Écoulement le long des troncs			0,6 (73)					
Pluviolessivage total			4,6 (312)					
Chute de feuilles	22	10	(4)	5	7,5	8,5	21	
Chute de fleurs et fruits	0,1			0,3	0,1	0,6		
Chute de branches	1,7	0,8		0,9	0,9	1,5	8,2	
Apport total par la litière	24	10	4,2	6	8	11	29	— 7
Flux total végétation-litière	28		9	7	11	13	32	
Consommation par les herbivores	2							

* Calcium échangeable.

TABLEAU 8. Immobilisation et transferts du magnésium dans quelques écosystèmes de forêt tropicale (voir tableau 4 pour les précisions sur les sites et les auteurs)

	Panama		Porto Rico El Verde	Côte-d'Ivoire			Ghana Kade	Malaisie Pasoh
	Forêt tropicale humide	Prémontagnarde humide		Banco (plateau)	Banco (vallée)	Yapo		
IMMOBILISATION (g/m^2)								
Partie aérienne de la végétation	38			53	53	18	34	
Partie souterraine de la végétation	3						4,4	
Total végétation	41	37	34 (35)				37	
Animaux	0,02							
Litière	0,2		1 (1)				0,6	
Sol	226		79 (29)	8*	11*	8*	37*	
(Profondeur)	(30)		(25) (25)	(50)	(50)	(50)	(25)	
Immobilisation totale	268	170	114 (64)					
APPORTS A L'ÉCOSYSTÈME ($g/m^2/an$)								
Précipitations	0,5		2,6 (47)	0,7	0,7	0,7	1,1	0,3
Altération du substrat	4		(104)					
SORTIES DE L'ÉCOSYSTÈME ($g/m^2/an$)								
Cours d'eau	4		1,8 (151)					0,2
TRANSFERTS DANS L'ÉCOSYSTÈME ($g/m^2/an$)								
Pluviolessivage (égouttement)	1		0,4 (68)	3,4	4,1	1,6	1,8	0,2
Écoulement le long des troncs			0,1 (16)					
Pluviolessivage total			0,5 (83)					
Chute de feuilles	2	3	(1)	4	3	1,8	4,5	
Chute de fleurs et fruits	0,04			0,3	0,1	0,2		
Chute de branches	0,15	0,15		0,8	0,2	0,2	0,8	
Apport total par la litière	2	3	0,9	5	3,6	2,3	5	
Flux total végétation-litière	3		1,4	8	7,5	4	7	1,9
Consommation par les herbivores	0,3							

* Magnésium échangeable.

L'immobilisation dans les racines a rarement été étudiée, mais semble représenter 5 à 10 % du stock total dans l'ensemble de la végétation. La litière sur le sol contient généralement moins de 5 % (la forêt de Suriname, étudiée par Stark [1970] étant une exception à cause de l'importance de l'accumulation). Le stock représenté par les animaux est pratiquement négligeable : moins de 0,01 % du total dans les écosystèmes où elle a été étudiée.

L'immobilisation dans la végétation se fait avec des teneurs variables dans les différents organes, le bois étant le plus pauvre. Golley *et al.* (1975) ont observé une concentration décroissante dans le sens suivant : fruits et fleurs des strates inférieures, feuilles des strates inférieures, fruits et fleurs des strates supérieures, racines, troncs des strates inférieures, troncs des strates supérieures.

Des différences importantes existent aussi entre les forêts. Golley *et al.* (1975) trouvent un stock plus grand en forêt tropicale de plaine et dans les forêts secondaires que dans une forêt humide prémontagnarde de Panama; les mangroves sont très particulières et présentent de fortes concentrations en magnésium, sodium et fer, et de faibles concentrations en azote, phosphore, potassium et calcium. Des différences ont également été observées par d'autres auteurs, mais les résultats sont encore insuffisants pour comprendre la signification de ces observations.

Les deux séries de résultats relatifs à l'immobilisation à El Verde (Odum et Pigeon, 1970) ne sont pas identiques, mais elles sont du même ordre de grandeur, sauf dans le cas des sols où, dans une série, les valeurs sont deux à plusieurs fois supérieures à celles de l'autre série. Ces différences sont encore plus grandes dans les résultats concernant les transferts. Une seule série de résultats est présentée pour la litière de feuilles et elle paraît du même ordre de grandeur que dans les autres forêts tropicales. Pour les autres transferts, la série H est 50 fois supérieure à la série I, ce qui, peut-être, signifierait que l'expression des résultats dans la série H devrait être par an et non par semaine, comme indiqué; mais, même en pareil cas, les différences demeurent considérables entre les deux séries de données. La série I est du même ordre que dans les autres forêts tropicales; la série H est erronée et les résultats correspondants ont été indiqués entre parenthèses dans les tableaux 4 à 8; cette série ne sera pas examinée, en dehors des données sur la chute de litière de feuilles.

Gains et pertes

Là où les gains et les pertes ont été étudiés, ils semblent s'équilibrer (tableaux 4 à 8). Cependant, on ne peut faire ces estimations que lorsque les pertes par les cours d'eau ont été mesurées et qu'un substrat imperméable empêche les pertes vers la nappe phréatique. Si les pertes sont plus grandes que les apports par les précipitations, on peut estimer que la différence correspond à des gains par altération du substrat. Le taux de renouvellement s'obtient en divisant le stock d'élément dans l'écosystème par la quantité qui en sort annuellement; 100 ans ou plus sont nécessaires pour le calcium, le phosphore et potassium à Panama (Golley *et al.*, 1975), alors qu'à El Verde, le temps le plus long calculé est de 30 ans pour le calcium et le magnésium, et moins d'un an pour les autres macro-éléments (Odum et Pigeon, 1970). Ces calculs ont peu de signification étant donné l'imprécision des mesures et de la délimitation de l'écosystème.

Transferts dans l'écosystème

Le transfert du sol à la végétation (absorption) ne peut être mesuré dans un écosystème complexe, mais seulement calculé en l'estimant égal à la somme des transferts de la végétation au sol. Ceux-ci peuvent suivre trois voies différentes : chute de litière et décomposition; consommation par les animaux et passage dans une chaîne alimentaire; pluviolessivage direct de la végétation. La seule étude de la chaîne des consommateurs, faite par Golley *et al.* (1975), montre qu'elle correspond à environ 10 % du total des transferts entre la végétation et le sol. L'essentiel de ceux-ci passe, comme dans tous les écosystèmes forestiers, par la litière et sa décomposition.

En forêt tropicale le pluviolessivage des éléments peut être très important (en pratique il se fait directement vers le sol lorsque les eaux traversant le couvert ou s'écoulant le long des troncs n'interfèrent pas avec la litière et indirectement lorsque les ions contenus dans les eaux sont incorporés à la litière). La proportion du transfert végétation → sol représentée par la chute de litière est supérieure à 3/4 pour l'azote, le phosphore et le calcium, environ égale à 1/2 pour le magnésium, et inférieure à 1/2 pour le potassium et le sodium. Ces différentes proportions sont en relation avec la mobilité des ions. Le transfert par la litière se fait pour 75 à 85 % par les feuilles, 5 à 20 % par le bois et 5 à 15 % par les fleurs et les fruits (Klinge et Rodrigues, 1968; Bernhard-Reversat, 1972).

La composition chimique de la pluie, des eaux d'écoulement le long des troncs et des eaux de pluviolessivage (égouttement) est très variable. L'écoulement le long des troncs a été rarement mesuré en forêt tropicale et il représente généralement un faible pourcentage des précipitations (voir chapitre 12). Il semble que si la pluie lessive sur les feuilles le potassium, le magnésium, l'azote et le calcium, d'autres éléments puissent au contraire être absorbés. En forêt de Pasoh, on a montré que l'azote, le potassium, le sodium, le calcium et le magnésium pouvaient être lessivés certains jours et absorbés d'autres jours, le sodium et le calcium étant plus facilement retenus que le potassium et le magnésium. Les quantités d'azote ammoniacal et nitrique représentent une faible proportion de l'azote lessivé, qui est principalement de nature protidique.

Ainsi il s'agit d'un phénomène complexe qui nécessite plus de recherches. L'apport par la litière ne peut donner à lui seul une évaluation du transfert entre la végétation et le sol.

Les éléments minéraux de la litière peuvent être entraînés directement dans le sol par la pluie ou être libérés par l'intermédiaire des décomposeurs (faune et microorganismes). Selon Golley *et al.* (1975), en forêt de Panama, environ 70 à 90 % des macro-éléments passent par les décomposeurs, mais moins de 10 % dans le cas du sodium (cet élément est particulièrement abondant dans ce cas, à cause de la proximité de la mer).

Bartholomew *et al.* (1953) et Bernhard-Reversat (1972)

ont mesuré la disparition des éléments minéraux au cours de la décomposition de la litière de feuilles. Le potassium est très rapidement libéré et peut être recyclé rapidement alors que le calcium ne semble disparaître qu'avec la minéralisation complète de la litière et donc principalement en saison pluvieuse, ce qui permet des pertes par les eaux de drainage. Le phosphore et le magnésium ont un comportement intermédiaire. Une partie des éléments minéraux de la litière peut être absorbée directement par le chevelu de racines fines, par l'intermédiaire des mycorhizes. Ce phénomène, ainsi que la présence d'un feutrage dense de racines fines dans l'horizon superficiel du sol, permet une absorption efficace par la végétation et les pertes par les cours d'eau sont relativement faibles.

Comme on l'a fait remarquer plus haut, la seule étude du transfert d'éléments minéraux par les consommateurs est celle de Golley *et al.* (1975), à Panama. Ils ont estimé (résultats consignés dans la dernière ligne des tableaux 5 à 8) que les herbivores consommaient annuellement environ 10 % des feuilles et des fruits. Les éléments qui transitent ensuite par les carnivores représentent 4 % de la consommation primaire pour le phosphore, le potassium et le calcium, 11 % pour le magnésium et environ 300 % pour le sodium. Environ 90 % de ces transferts se font par les mammifères. Ces résultats doivent être considérés avec prudence jusqu'à ce que d'autres études soient faites. Les valeurs concernant le sodium laisseraient supposer l'existence d'autres sources d'éléments, à moins que les résultats ne soient faussés. Cela pourrait s'expliquer par la consommation préférentielle des jeunes organes qui sont plus riches en éléments minéraux que les organes plus âgés, et par la consommation de sève par les insectes suceurs, qui n'a pas été envisagée. Ainsi le transfert d'éléments minéraux par les consommateurs pourrait être plus important que ce que l'on estime généralement; des travaux non publiés faits en Afrique occidentale sur les fourmis et les considérant comme les carnivores principaux confirmeraient cette hypothèse.

La quantité d'un élément minéral immobilisé dans un compartiment, divisée par celle qui en sort annuellement, donne la vitesse moyenne de renouvellement pour le compartiment considéré.

En général ces vitesses de renouvellement des divers éléments d'un compartiment donné varient peu, sauf dans le cas du compartiment sol, où la roche mère intervient. La vitesse moyenne est d'environ 15 ans pour la végétation et de moins d'un an pour la litière accumulée sur le sol. Golley *et al.* (1975) ont calculé pour le phosphore, le potassium, le calcium et le magnésium les vitesses de renouvellement suivantes dans l'écosystème qu'ils étudiaient :

Feuilles	0,8- 1,6 an
Tiges	11,7-15,2 ans
Racines	0,4- 0,9 an
Fruits	0,3 an
Litière	0,2- 1,2 an
Détritivores	0,4- 2,2 jours
Herbivores	0,4- 2,6 jours
Carnivores	7,9-18,3 jours

Les valeurs obtenues au Ghana et à Porto Rico sont du même ordre (Nye, 1961; Jordan et Kline, 1972).

Le recyclage des éléments minéraux est très rapide dans les forêts tropicales. Cela est lié à des températures élevées, de fortes humidités, ainsi qu'à l'absence d'une période de repos marquée, ce qui permet une productivité importante (les teneurs de la végétation en éléments minéraux ne sont généralement pas plus grandes qu'en forêts tempérées, sauf pour l'azote). La fertilité apparente des forêts tropicales est due à ce recyclage rapide et non à la richesse du sol.

Les tableaux 4 à 8 soulignent les grandes différences entre forêts. Cela est mis en évidence dans les deux sites de la forêt du Banco (Côte-d'Ivoire), où les transferts annuels entre la végétation et le sol sont deux à trois fois plus importants dans la vallée que sur le plateau, c'est-à-dire deux sites distants seulement de 400 m. Il est alors hasardeux de vouloir spéculer sur les causes des différences enregistrées entre les divers types de forêt.

Autres aspects

Les oligo-éléments ont été peu étudiés. Golley *et al.* (1975) ont déterminé les stocks de 13 oligo-éléments dans les différents compartiments et ont étudié les transferts du cobalt, du cuivre, du fer, du manganèse, du plomb, du strontium et du zinc. A El Verde, Odum et Pigeon (1970) ont mesuré ceux du chlore, du cuivre, du fer, du manganèse et du soufre. Il n'y a pas d'autres données disponibles.

Les variations saisonnières ont été envisagées dans quelques forêts. Leur importance dépend de la répartition des pluies qui affecte la périodicité de la chute de litière. La plupart des auteurs observent un apport maximal de litière en saison sèche. L'inverse a été observé par Golley *et al.* (1975), mais leurs résultats ont peut-être été faussés par le fait que deux sites différents avaient été étudiés au cours de deux saisons. La répartition des pluies détermine également la répartition de l'apport d'éléments minéraux par le pluviolessivage, et en partie les variations des stocks d'éléments minéraux du sol en rapport avec les pertes par drainage. Jordan et Kline (1972) pensent que les éléments dont la concentration dans les cours d'eau ne varie pas en cours d'année ne sont pas limitants dans l'écosystème, alors que des variations de concentration traduisent une mauvaise capacité d'échange du sol qui est probablement pauvre en cet élément.

Les successions qui marquent la reconstitution de la forêt après défrichement correspondent à un accroissement de la biomasse végétale. Les vitesses d'accumulation des éléments minéraux dans quelques cas étudiés sont récapitulées au tableau 9. Elles diminuent nettement au cours du temps, l'équilibre pouvant être atteint vers la vingtième année. L'importance du recyclage annuel augmente au contraire au cours de la reconstitution de la forêt, comme le montre l'étude faite par Ewel (1976) au Guatemala (tableau 10). Les vitesses élevées d'absorption de potassium et du phosphore du sol dans les stades jeunes de la succession sont remarquables, ainsi qu'on l'a souligné au chapitre 9.

L'azote peut être considéré comme un élément particulier, car il est l'un des plus importants chez les êtres vivants;

TABLEAU 9. Vitesses d'accumulation des éléments dans des successions secondaires (en g/m²/an)

Age (ans)	N	P	K	Ca	Mg
		Santa Fé, Panama (Golley *et al.*, 1975)			
2		2,5	15	16	2
4		3	16	13	2
6		2	9	12	1,5
		Yangambi, Zaïre (Bartholomew *et al.*, 1953)			
5	11	0,6	9	8	
18	4	0,6	3	5	
		Kade, Ghana, (Nye, 1961)			
40	5	0,3	2	7	1

TABLEAU 10. Apport au sol d'éléments minéraux par la litière dans des successions secondaires au Guatemala (d'après Ewel, 1976) (en g/m²/an)

Age (ans)	N	P	K	Ca	Mg
1	7	0,3	1,1	7	4
3	10	0,4	1,7	8	5
4	10	0,4	1,1	4	5
5	9	0,3	1,2	6	6
6	14	0,6	2,0	15	4
9	14	0,7	2,4	21	4
14	14	0,7	2,4	21	4
Formation évoluée	17	0,6	2,0	88	6

dans le sol il n'est pratiquement associé qu'avec la matière organique, il forme des composés volatils, et il peut être fixé à partir de l'atmosphère. Enfin l'analyse de certaines de ses formes est assez délicate.

Beaucoup de légumineuses tropicales possèdent des nodosités sur leurs racines, contenant des *Rhizobium* ou des micro-organismes du même type, bien que l'importance de la nodulation soit peut-être moindre dans le milieu forestier. Certaines espèces tropicales, autres que des légumineuses, possèdent également des nodosités sur leurs racines, tiges ou feuilles, qui peuvent assurer une fixation symbiotique de l'azote; elles comprennent, entre autres, des espèces de *Cycas*, *Dioscorea* et quelques Rubiacées. La fixation symbiotique n'a été prouvée avec certitude que pour quelques espèces et son importance quantitative *in situ* en forêt tropicale reste inconnue.

La fixation non symbiotique de l'azote est le fait de bactéries libres telles qu'*Azotobacter* spp., *Beijerinckia indica* et *Clostridium* spp. Moore (1966) cite des taux de fixation de 4 à 24 g/m²/an, et considère qu'il y a là une source importante d'azote pour l'écosystème. Odum et Pigeon (1970) estiment que le bilan des échanges d'azote entre l'air et l'écosystème est un gain de 10 g/m²/an pour l'écosystème soit dix fois l'apport par les pluies, ce qui est considérable; leur estimation a été faite par différence. Des déterminations directes de la fixation *in situ*, par la méthode de réduction de l'acétylène par exemple, sont nécessaires pour avoir des résultats moins incertains (Balandreau *et al.*, 1972).

Peu d'études ont été faites sur l'azote du sol en forêt tropicale. Singh (1969) a observé une perte rapide d'azote dans des feuilles en décomposition au cours d'une expérimentation en pots. En Côte-d'Ivoire, Bernhard-Reversat (1974) a déterminé les intensités de minéralisation suivantes exprimées en grammes par mètre carré par an :

	Banco (plateau)	Banco (vallée)	Yapo
Litière	1	1	0,3
Sol (0-10 cm)	17	16	13
Total	18	17	13,3

La différence entre les forêts du Banco et de Yapo pourrait être due au type de sol ou à la nature de l'azote foliaire. Les résultats obtenus par de Rham (1971) sont comparables.

Les mycorhizes sont très communes sur les racines des arbres de la forêt tropicale et certains auteurs, comme Went et Stark (1968), ont suggéré que l'absorption par la végétation se faisait en grande partie directement grâce aux mycorhizes à partir de la litière et sans minéralisation. Comme on l'a souligné plus haut, ce processus contribue à diminuer les pertes d'éléments minéraux vers les cours d'eau.

L'existence de *substances exsorbées* par les racines a été démontrée, mais leur importance quantitative dans les cycles biogéochimiques reste inconnue.

Conclusions

Le peu de données dont on dispose actuellement ne permet pas de tirer des conclusions nettes, mais il convient de souligner certains points.

Les forêts tropicales diffèrent de la plupart des écosystèmes par leur biomasse végétale élevée, la très grande quantité d'éléments minéraux immobilisés dans cette biomasse, le recyclage rapide de ces éléments.

Golley *et al.* (1975) ont distingué quatre catégories d'éléments :

1. Ceux qui sont peu abondants dans le sol et à recyclage rapide (limitants);
2. Ceux qui sont peu abondants dans le sol et à recyclage lent (probablement non limitants);
3. Ceux qui sont abondants dans le sol et à recyclage rapide (pouvant être limitants);
4. Ceux qui sont abondants dans le sol et à recyclage lent (peut-être non limitants).

En forêt de Panama ces auteurs ont estimé que le phosphore était limitant, le potassium peut-être limitant, le calcium, le magnésium et le sodium peut-être non limitants et tous les autres oligo-éléments probablement non limitants. Ces auteurs ont fait remarquer qu'il s'agissait de forêts se trouvant dans des conditions optimales, et que, dans les zones tropicales à saisons plus marquées, des conditions non optimales pouvaient aboutir à d'autres résultats. A El Verde

les résultats ne sont pas très différents, mais ce n'est pas le cas en Afrique occidentale. Cela pourrait s'expliquer par la pauvreté des sols, où certains éléments, comme le potassium, sont limitants.

Le problème des éléments minéraux limitants est particulièrement important lorsque l'on considère les perturbations affectant l'écosystème et leurs effets possibles, compte tenu de la proportion importante d'éléments stockés dans la végétation et du recyclage rapide. Ainsi le déboisement détruit à la fois le stock d'éléments minéraux (perdus par exportation ou par volatilisation si la forêt est brûlée) et les principales voies de circulation. La destruction des racines augmente les pertes d'éléments minéraux par les eaux de drainage et les cours d'eau.

Les plantations qui seront faites après le défrichement dépendront, pour leur nutrition minérale, des réserves du sol, des apports par les précipitations, qui sont faibles (tableaux 4 à 8), des apports d'engrais ainsi que de la fixation biologique de l'azote atmosphérique.

En l'absence de fertilisation, l'agriculture itinérante exporte une grande partie des éléments minéraux disponibles, mais les réserves du sol se rétablissent progressivement au cours de la reconstitution de la forêt et cet aspect a été discuté par Nye et Greenland (1960) [voir le chapitre 20]. Sous plantations forestières, malgré la reconstitution du milieu forestier, il est possible que des carences en minéraux se fassent sentir par des baisses de rendement lors de plantations successives sur le même emplacement (Bernhard-Reversat, 1976). Il est possible de déceler les éléments minéraux limitants et il est essentiel que les études nécessaires soient effectuées. D'autre part, il est probable que les engrais devront être employés dans tous les systèmes de cultures permanentes pour compenser les exportations.

Les recherches nécessaires et les priorités

La rareté des données disponibles est évidente; il est nécessaire, d'une part, de combler les lacunes dans les résultats présentés et, d'autre part, d'étudier un plus grand nombre de types de forêts.

L'étude des cycles biogéochimiques nécessite des équipes pluridisciplinaires étudiant le même site pendant plusieurs années. Les recherches effectuées en forêt de Pasoh ont montré l'importance des études détaillées, et les résultats finals de ces recherches, conduites dans le cadre du PBI, seront d'une grande valeur pour la connaissance des cycles biogéochimiques. Des recherches analogues devront être faites dans des forêts plus sèches et sur d'autres continents.

Les domaines suivants méritent d'être étudiés en priorité.

Décomposition de la litière et de la matière organique du sol, notamment :
- Les facteurs contrôlant la vitesse de décomposition;
- La vitesse de décomposition du matériel ligneux et l'importance des troncs morts;
- Le rôle de la microflore, de la microfaune et des termites dans la disparition de la matière organique morte.

Transferts vers et hors de l'écosystème, notamment :
- L'apport par les précipitations;
- La fixation de l'azote atmosphérique;
- Les pertes par lessivage dans les cours d'eau et par drainage profond. Des données précises à ce sujet doivent permettre de déterminer dans quelle mesure les cycles sont fermés dans l'écosystème forestier et dans les agro-écosystèmes qui le remplacent.

Transfert à l'intérieur de l'écosystème, notamment :
- Les processus de libération des éléments minéraux de la litière et de la matière organique du sol;
- L'état des éléments minéraux dans le sol en relation avec leur disponibilité pour les végétaux et le rôle de la matière organique à cet égard;
- Le rôle et l'importance des mycorhizes dans l'assimilation des substances organiques;
- Les chaînes trophiques des consommateurs, en insistant sur le rôle des insectes.

Les recherches faites sur les écosystèmes forestiers doivent compléter celles qui sont conduites sur les plantations et les agro-écosystèmes (y compris les cultures itinérantes et les jachères) afin de comparer les diverses formes d'utilisation du sol (voir chapitre 20).

Cependant, il est évident que les projets de recherches détaillées ne peuvent être multipliés. Il est donc indispensable d'entreprendre un grand nombre d'études plus simples permettant de dégager les principales caractéristiques des cycles biogéochimiques. Les études devraient concerner les principaux flux : entrées (gains) et sorties (pertes) de l'écosystème, transferts par la chute des feuilles et le pluviolessivage.

Bibliographie

BALANDREAU, J.; TOUTAIN, F.; HUTTEL, C.; REVERSAT, F. Mesure de la fixation de l'azote moléculaire en forêt. In: *Nouveaux documents pour une étude intégrée en écologie du sol*, p. 31–33. Paris, Recherche coopérative sur programme du Centre national de la recherche scientifique (CNRS) n° 40, Écologie du sol, vol. 3, 1973, 289 p.

BARTHOLOMEW, W. V.; MEYER, J.; LAUDELOUT, H. *Mineral nutrient immobilization under forest and grass fallow in the Yangambi (Belgian Congo) region, with some preliminary results on decomposition of plant material on the forest floor.* Bruxelles, Publ. INEAC, Sér. sci., n° 57, 1953, 27 p.

BECK, L. Bodenzoologische Gliederung und Charakterisierung des amazonischen Regenwaldes. *Amazoniana*, 3, 1971, p. 69–132.

BERNHARD, F. Étude de la litière et de sa contribution au cycle des éléments minéraux en forêt ombrophile de Côte-d'Ivoire. *Oecol. Plant.*, 5, 1970, p. 247–266.

BERNHARD-REVERSAT, F. Décomposition de la litière de feuilles en forêt ombrophile de basse Côte-d'Ivoire. *Oecol. Plant.*, 7, 1972, p. 279–300.

BERNHARD-REVERSAT, F. L'azote du sol et sa participation au cycle biogéochimique en forêt ombrophile de Côte-d'Ivoire. *Rev. Écol. Biol. Sol* (Paris), 11, 1974, p. 263–282.

——. Recherches sur l'écosystème de la forêt sub-équatoriale de basse Côte-d'Ivoire. VI. Les cycles des macroéléments. *La Terre et la Vie* (Paris), 29, 1975, p. 229–254.

——. Essai de comparaison des cycles d'éléments minéraux en plantation de framiré (*Terminalia ivorensis*) et en forêt naturelle de Côte-d'Ivoire. *Bois et Forêts des Tropiques* (Nogent-sur-Marne), no. 167, 1976, p. 25–38.

DICKINSON, C. H.; PUGH, G. J. F. (eds.). *Biology of plant litter decomposition*. London and New York, Academic Press, 1974, vol. 1, 288 p.; vol. 2, 610 p.

EWEL, J. J. Litter fall and leaf decomposition in a tropical forest succession in eastern Guatemala. *J. Ecol.*, 64, 1976, p. 293–308.

FITTKAU, E. J.; KLINGE, H. On biomass and trophic structure of the Central Amazonian rain forest ecosystem. *Biotropica*, 5, 1973, p. 2–14.

GOLLEY, F.; ODUM, H. T.; WILSON, R. F. The structure and metabolism of a Puerto Rican red mangrove forest in May. *Ecology*, 43, 1962, p. 9–19.

GOLLEY, F. B.; LIETH, H. Bases of organic production in the tropics. In: Golley, P. M.; Golley, F. B. (eds.). *Tropical ecology with an emphasis on organic production*, p. 1–26. Athens, Univ. of Georgia, 1972, 418 p.

——; MCGINNIS, J. T.; CLEMENTS, R. G.; CHILD, G. I.; DUEVER, M. J. *Mineral cycling in a tropical moist forest ecosystem*. Athens, Univ. of Georgia Press, 1975, 248 p.

GREENLAND, D. J.; KOWAL, J. M. L. Nutrient content of a moist tropical forest of Ghana. *Plant and Soil*, 12, 1960, p. 154–174.

HERRERA, R.; JORDAN, C. F.; KLINGE, H.; MEDINA, E. Amazon ecosystems. Their structure and functioning with particular emphasis on nutrients. *Interciencia*, vol. 3, no. 4, 1978, p. 223–232.

HOPKINS, B. Vegetation of the Olokemeji Forest Reserve, Nigeria. IV. The litter and soil with special reference to their seasonal changes. *J. Ecol.*, 54, 1966, p. 687–703.

HUTTEL, C.; BERNHARD-REVERSAT, F. Recherches sur l'écosystème de la forêt sub-équatoriale de basse Côte-d'Ivoire. V. Biomasse végétale et productivité primaire, cycle de la matière organique. *La Terre et la Vie* (Paris), 29, 1975, p. 203–228.

JENNY, H.; GESSEL, S. P.; BINGHAM, F. T. Comparative study of decomposition rates of organic matter in temperate and tropical regions. *Soil Science*, 68, 1949, p. 419–432.

JORDAN, C. F.; KLINE, J. R. Mineral cycling: some basic concepts and their application in a tropical rain forest. *Ann. Rev. Ecology and Systematics*, 3, 1972, p. 33–50.

KENWORTHY, J. B. Water and nutrient cycling in a tropical rain forest. In: Flenley, J. R. (ed.). *The water relations of Malesian forests. Transactions of the first Aberdeen-Hull Symposium on Malesian ecology*, p. 49–65. University of Hull, Dept. of Geography, miscellaneous series no. 11, 1971, 97 p.

KLINGE, H. Biomasa y materia orgánica del suelo en el ecosistema de la pluviselva centro-amazónica. *Acta Cient. Venez.*, 24, 1973, p. 174–181.

——. Root mass estimation in lowland tropical rain forests of Central Amazonia, Brazil. III. Nutrients in fine roots from giant humus podsols. *Tropical Ecology*, vol. 16, no. 1, 1975, p. 28–38.

——. Root mass estimation in lowland tropical rain forests of Central Amazonia. Brazil, IV. Nutrients in fine roots from latosols. *Tropical Ecology*, vol. 17, no. 2, 1976, p. 79–88.

KLINGE, H. Preliminary data on nutrient release from decomposing leaf litter in a neotropical rain forest. *Amazoniana*, vol. 6, no. 2, 1977, p. 193–202.

——. Fine litter production and nutrient return to the soil in three natural forest stands of eastern Amazonia. *Geo-Eco-Trop* (Lubumbashi, Zaire), vol. 1, no. 2, 1977, p. 159–167.

——. Nährstoffe, Wasser und Durchwurzelung von Podsolen und Latosolen unter tropischem Regenwald bei Manaus/Amazonien. *Biogeographica* (The Hague), vol. 7, 1976, p. 45–58.

——. Bilanzierung von Hauptnährstoffen im Ökosystem tropischer Regenwald (Manaus) vorläufige Daten. *Biogeographica* (The Hague), vol. 7, 1976, p. 59–77.

——; RODRIGUES, W. A. Litter production in an area of Amazonian terra firme forest. Part. I. Litter fall, organic carbon and total nitrogen contents of litter. *Amazoniana*, vol. 1, no. 4, 1968, p. 287–302. Part II. Mineral nutrient content of the litter. *Amazoniana*, vol. 1, no. 4, 1968, p. 303–310.

——; FITTKAU, E. J. Filterfunktionen im okosystem des zentralamazonischen Regenwaldes. *Mitteilgn. Dtsch. Bodenkundl. Gesellsch.*, 16, 1972, p. 130–135.

——; MEDINA, E.; HERRERA, R. Studies on the ecology of Amazon caatinga forest in southern Venezuela. *Acta Cient. Venezolana*, vol. 28, no. 4, 1977, p. 270–276.

LAUDELOUT, H.; MEYER, J. Les cycles d'éléments minéraux et de matière organique en forêt équatoriale congolaise. In: *Trans. 5th Int. Cong. Soil Sci.*, 2, 1954, p. 267–272.

LIM, M. T. Litter fall and mineral nutrient content of litter in Pasoh Forest Reserve. In: *IBP Synthesis Meeting* (Kuala Lumpur, August 1974), multigr.

MADGE, D. S. Leaf fall and litter disappearance in a tropical forest. *Pedobiologia*, 5, 1965, p. 273–288.

——. Field and laboratory studies on the activity of two species of tropical earthworms. *Pedobiologia*, 9, 1969, p. 188–214.

MALDAGUE, M. E. *Rôle des animaux édaphiques dans la fertilité des sols forestiers*. Bruxelles, Publ. INEAC, Sér. sci., n° 112, 1970, 245 p.

MATSUMUTO, T. The role of termites in the decomposition of leaf litter on the forest floor of Pasoh Study Area. In: *IBP Synthesis Meeting* (Kuala Lumpur, August 1974), 1974, 7 p. multigr.

MOORE, A. W. Non-symbiotic nitrogen fixation in soil and soil plant systems. *Soils and Fertilities*, 29, 1966, p. 113–128.

NYE, P. H. Organic matter and nutrient cycles under moist tropical forest. *Plant and Soil*, vol. 13, no. 4, 1961, p. 333–346.

——; GREENLAND, D. J. *The soil under shifting cultivation*. Harpenden, Commonwealth Bureau of Soils, Technical Communication, no. 51, 1960, 156 p.

ODUM, H. T.; PIGEON, R. F. (eds.). *A tropical rain forest. A study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico*. Division of Technical Information, U.S. Atomic Energy Commission (USAEC, Oakridge, Tenn.), 1970, 1 678 p.

OLSON, J. S. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology*, 44, 1963, p. 322–331.

RAMAM, S. S. Primary production and nutrient cycling in tropical deciduous forest ecosystems. *Tropical Ecology*, vol. 16, no. 2, 1975, p. 140–146.

RHAM, P. DE. *L'azote dans quelques forêts, savanes et terrains de culture d'Afrique tropicale humide (Côte-d'Ivoire)*. Université de Lausanne, thèse; Zurich, Buchdruckerei Berichthaus, 1971, 124 p.

RODIN, L. E.; BAZILEVICH, N. I. *Production and mineral cycling in terrestrial vegetation* (transl. ed. G. E. Fogg). Edinburgh, London, Oliver and Boyd, 1967, 288 p.

STARK, N. The nutrient content of plants and soils from Brazil and Surinam. *Biotropica*, 2, 1970, p. 51–60.

——. Direct nutrient cycling in the Amazon basin. In: Idrobo, J. M. (ed.). *II Simp. Foro Biol. Trop. Amazon.* (Florencia, Caqueta y Leticia, Amazonas, 1969), p. 172–177. Bogotá, 1970.

STARK, N. Nutrient cycling. I, II. *Tropical Ecology*, 12, 1971, p. 24–50, 177–201.

——. Nutrient cycling pathways and litter fungi. *Bio-Science*, 22, 1972, p. 355–360.

Tropical Test Center. *Environment data base for regional studies in the humid tropics*. Semi-annual Report no. 1 and 2. USATECOM Project no. 9–4–9913–01, 1966, p. 71–76.

TURVEY, N. D. *The nutrient cycling under tropical rain forest in Central Papua*. Univ. of Papua-New Guinea, Dept. of Geography, Occasional Papers no. 10, 1974, 96 p.

14 Ravageurs et phytopathologie des forêts et des plantations

Introduction

Les ravageurs et leurs manifestations

Phytopathologie
- Pépinières
  - Champignons
  - Insectes
- Plantations
  - Champignons
  - Insectes
  - Mammifères
- Forêts naturelles
  - Champignons
  - Mammifères
- Biodégradation du bois et des écorces d'arbres fraîchement abattus
- Conclusions

Lutte et prévention
- Méthodes de lutte
  - Lutte chimique
  - Lutte biologique
  - Techniques sylvicoles
  - Prévention des épidémies
- Lutte contre les maladies et les ravageurs importants
  - Pépinières
  - Plantations
  - Biodégradation du bois et des écorces d'arbres fraîchement abattus
- Conclusions

Forêts et plantations
- Conclusions

Les recherches nécessaires et les priorités

Bibliographie

Introduction

De nombreuses communications sur les ravageurs et la phytopathologie des forêts tropicales ont été présentées à l'occasion d'un colloque organisé à Oxford conjointement par l'IUFRO et la FAO en 1964, puis publiées l'année suivante en deux volumes intitulés *IUFRO/FAO Symposium on Internationally Dangerous Forest Pests and Diseases.* En conséquence, seuls les principaux problèmes qui ont été étudiés au cours de la décennie suivante, et particulièrement entre 1969 et 1974, seront considérés dans ce chapitre. On pourra également consulter la liste annotée de Spaulding (1961) sur les maladies d'origine virale, bactérienne ou fongique des essences forestières.

On désignera par fléau, ravageur ou agent pathogène les organismes à action destructrice tandis que le terme de maladie s'appliquera aux perturbations d'ordre physiologique ou structural causées par un ravageur, ou par le défaut d'un symbiote ou encore par une carence nutritionnelle. Les dégâts se rapportent aux aspects sociaux et économiques des destructions causées par les ravageurs. Ceux-ci jouent un rôle important dans les écosystèmes, particulièrement dans les forêts où la plupart participent aux fonctions essentielles de dégradation, de décomposition et de recyclage des éléments nutritifs.

Les ravageurs et leurs manifestations

Les Phanérogames parasites constituent un grave problème dans certaines régions, mais elles ne seront pas traitées dans ce chapitre. Les guis (Loranthacées) semblent responsables des dégâts les plus importants (Greenham et Hawksworth, 1965); beaucoup d'espèces attaquent des hôtes très divers. La dissémination des graines peut se faire par éclatement chez les guis non feuillus et par l'intermédiaire des animaux, surtout des oiseaux, chez les guis feuillus. Les guis non feuillus sont représentés par le genre épiphyte, *Arceuthobium*, parasite de Cupressacées et de Pinacées (Hawksworth et Wiens, 1972). Ils induisent la production de nombreux rameaux tordus appelés balais de sorcière. La croissance de l'arbre est ralentie quand la moitié supérieure du houppier est touchée et un parasitisme important peut même tuer l'arbre.

Les virus sont des particules infectieuses ultramicroscopiques constituées par une molécule centrale d'un acide

nucléique mono ou dicaténaire, entourée ou non d'une enveloppe protéique (Carter, 1973). Leurs manifestations sont diverses : certains détruisent la chlorophylle des feuilles de façon irrégulière ou empêchent sa formation uniforme, il s'agit des mosaïques ; d'autres provoquent un nanisme, la formation d'excroissances foliaires, l'enroulement et la nécrose des feuilles, le jaunissement, des balais de sorcière, des galles, le gigantisme des bourgeons et des fleurs, l'apparition de bourgeons et de racines adventives ainsi que des boursouflures et des tumeurs des racines (Seliskar, 1965 ; Carter, 1973). Si les symptômes sont généralement caractéristiques pour chaque espèce hôte, ils peuvent être extrêmement variables d'une espèce à l'autre. Les virus peuvent être transmis par de nombreux vecteurs et mécanismes : insectes (particulièrement des Aphididés, des Aleyrodidés, des Miridés et des Coccoïdés), des acariens, des nématodes, des champignons, par l'intermédiaire des graines, du pollen, des plantes parasites (cuscutes), des greffes, du bourgeonnement et de la sève (Carter, 1973). Seliskar (1965) dénombre peu de virus parmi les ravageurs des forêts tropicales.

Les mycoplasmes sont passés au premier plan ces dernières années. Parmi les maladies groupées sous le terme de maladies de jaunissement, attribuées jusqu'en 1967 à des virus, plusieurs sont en fait causées par des organismes de type mycoplasme (MLO)[1]. La prolifération de bourgeons axillaires et le raccourcissement des entrenœuds donnant naissance aux balais de sorcière, la fragilité, la chlorose et la réduction de la taille des feuilles, le remplacement de parties florales par des feuilles, représentent des symptômes caractéristiques (Hull, 1972). Les agents vecteurs sont surtout des insectes, notamment des Cicadellidés.

Les bactéries, d'un diamètre de l'ordre du micron généralement, ont besoin de voies d'accès ; les lenticelles, stomates et autres pores constituent autant d'orifices naturels d'accès auxquels s'ajoutent les traumatismes accidentels (Carter, 1973). Différents agents en assurent la transmission : la pluie, le vent, les insectes, etc. Dans les régions tropicales chaudes et humides, les bactéries sont abondantes sur les plantes et dans le sol, mais il existe peu d'études sur leur écologie en forêt. Leur mode d'action est plus limité et plus durable. On les trouve principalement dans les cellules du parenchyme vasculaire et de l'aubier; dans les arbres fraîchement abattus, elles prolifèrent entre le bois et l'écorce. Sur les arbres vivants, leurs manifestations sont diverses : brûlure des feuilles, rouille, apparition de taches sur les feuilles, hyperplasies, pourritures et flétrissement ; les symptômes de coloration bactérienne ou de cœur mouillé (cœur détrempé) peuvent être également causés par des bactéries (Rossell *et al.*, 1973).

Dans son excellente introduction à la phytopathologie forestière, Boyce (1961) mentionne peu de problèmes tropicaux. Depuis 1965 ont été publiés de nombreux rapports sur les maladies tropicales causées par des champignons et d'autres agents pathogènes associés, concernant des régions géographiques déterminées, un hôte ou un ravageur particulier.

Les maladies fongiques les plus communes sont les suivantes : le pourrissement puis la mortalité des plantules dans les pépinières sont fréquents et souvent d'une incidence alarmante. Selon Reddy (1969) cela peut se produire à trois stades : avant l'émergence ; juste après la germination, au stade cotylédonnaire ; au stade de la plantule enfin. Dans ce dernier cas la pourriture des racines qui se produit est rarement léthale ; elle inhibe toutefois la croissance. Le dépérissement est causé par de nombreux champignons du sol qui sont des agents pathogènes facultatifs. Leur activité pathogène peut être induite par certaines conditions mésologiques, défavorables aux plantes mais propices pour les champignons, telles qu'une sécheresse ou une humidité excessives, un pH extrême ou une texture particulière du sol.

Les pourritures fongiques peuvent être classées en trois groupes selon qu'elles affectent le tronc, la base du tronc ou les racines (Bakshi, 1965). Dans les pourritures du tronc le champignon peut entrer par deux types de voie d'accès : les blessures ou cicatrices causées par les feux, l'élagage, le vent, les chancres, les animaux ou la chute des branches mortes; les chicots et les nœuds qui se forment normalement sur les tiges. Les champignons qui provoquent les pourritures de la base du tronc et des racines pénètrent par les racines saines ou blessées et progressent jusqu'à la base du tronc; des blessures à ce niveau peuvent être également responsables. La pourriture des racines est une maladie plus insidieuse parce qu'il est extrêmement difficile d'en déterminer l'étendue sans endommager sérieusement ou tuer l'hôte (Foster, 1965). La pourriture du cœur est très fréquente dans les vieux arbres de certaines espèces et elle entraîne des pertes importantes lors du tronçonnage. Bakshi (1965), Foster (1965) et Bakshi et Singh (1979) ont publié d'excellents rapports sur ces maladies.

Les lésions de l'écorce communément appelées chancres sont relativement très fréquentes chez plusieurs espèces pour lesquelles les dommages économiques sont cependant rarement évidents. Krstic (1965) distingue quatre types de chancres : des chancres ouverts persistants; des chancres internes persistants; des chancres internes temporaires; et des nécroses généralisées de l'écorce caractérisées par l'absence de cals. Bactéries et champignons sont les principaux agents et deux ou plusieurs espèces en sont fréquemment responsables. Insectes et nématodes sont aussi souvent en cause. Certains facteurs de l'environnement ou liés à la pratique culturale (site impropre, sécheresse, âge, humidité excessive et manque de vigueur des arbres) favorisent le développement des chancres. Krstic (1965) signale peu de problèmes dus aux chancres dans les régions tropicales.

Les rouilles (Protobasidiomycètes : Urédinales) sont très nombreuses sous les tropiques. Elles sont généralement monoéciques (ayant un seul hôte) tandis qu'en zone tempérée elles sont hétéroéciques. En forêt elles sont généralement hétéroéciques et associées aux conifères. Les rouilles sont plus dispersées dans les forêts tropicales mélangées, car on y rencontre de nombreux arbres non sensibles et « la plupart du temps un arbre-hôte n'a que peu de chances de donner lieu à la formation d'une grande quantité de spores

1. *Mycoplasma-like organisms.*

et de représenter une sérieuse menace dans les conditions naturelles ». La décoloration rougeâtre du feuillage ou des graines est un symptôme largement reconnu des rouilles ; mais elles provoquent aussi la formation de chancres et de galles sur les branches et les troncs, déforment les jeunes rameaux et produisent parfois des balais de sorcière (Gremmen, 1965).

Les mycorhizes jouent un rôle écologique important dans les forêts ; leur absence donne lieu à des symptômes pathologiques, en particulier des carences en éléments nutritifs. Les mycorhizes participent à une absorption plus efficace des éléments minéraux disponibles en faibles quantités, car les racines disposent d'une surface absorbante plus importante (Bakshi et Kumar, 1968). Des ectomycorhizes, dans lesquels le système radical est hétérozoïque, existent chez les Fagacées, les Myrtacées, les Pinacées et quelques autres familles, tandis que des mycorhizes vésiculo-arbusculaires, dans lesquels les hyphes pénètrent à l'intérieur des cellules de l'hôte, se rencontrent dans la plupart des autres familles, et en particulier chez les genres *Araucaria*, *Cupressus*, *Podocarpus*, *Swietenia* et *Tectona*. Sous les tropiques les mycorhizes sont indispensables à la réussite de la plantation de nombreux arbres exotiques et on doit en tenir compte dans les projets de reboisement. Une revue exhaustive du rôle des mycorhizes dans les opérations de reboisement a été publiée par Mikola (1970) qui donne plusieurs exemples tropicaux. Smith (1974) a publié une synthèse sur la physiologie et les associations des champignons mycorhiziens.

Bien que les insectes aient suscité le plus grand intérêt ce serait une erreur de leur attribuer plus de dégâts qu'aux champignons. Presque tous les insectes ravageurs des forêts tropicales appartiennent à l'un ou à l'autre des cinq ordres suivants : Coléoptères, Hémiptères, Isoptères, Lépidoptères et Orthoptères. Les dégâts qu'ils provoquent peuvent être classés en quatre grandes catégories : les défoliations (directes ou indirectes), causées principalement par les larves de Lépidoptères et par quelques Coléoptères et Orthoptères; les perforations et galeries creusées dans les graines, les écorces, le bois et les bourgeons, dues surtout aux Coléoptères et Isoptères et à quelques Lépidoptères; la consommation de l'écorce et du bois, principalement par des Coléoptères; enfin les nécroses et le flétrissement causés par les substances chimiques sécrétées par certains Hémiptères. Les insectes sont en outre les vecteurs de nombreusse maladies importantes. On a constaté depuis 1970 un net accroissement des recherches sur les insectes ravageurs en régions tropicales, particulièrement dans les plantations.

Un inventaire exhaustif des principaux problèmes posés par les insectes dans les forêts tropicales, y compris pour les produits forestiers, a été publié par Gray (1972*a*) tandis que Lamb (1974) donne des indications sur quelques ravageurs des forêts.

Ruehle (1973) remarque que « les maladies des arbres forestiers provoquées par des nématodes restent pratiquement ignorées. Le peu de considération accordée à l'écologie de la rhizosphère explique probablement la méconnaissance de l'importance des nématodes dans les conditions édaphiques et le choix des sites en foresterie. Les dégâts causés aux racines des arbres par les nématodes sont généralement passés inaperçus ».

D'autres animaux peuvent provoquer de graves dégâts dans les forêts et plantations tropicales. La plupart d'entre eux sont relativement grands et autochtones, tels par exemple, dans les forêts d'Afrique occidentale, plusieurs rongeurs végétariens qui se nourrissent de fruits, de fleurs, de feuilles ou d'écorces tendres (Rosevear, 1969). Les Ongulés introduits, bovins, chèvres et cerfs, peuvent être cause de sérieux dommages s'ils sont laissés sans surveillance. Kulkarni (1968) classe les types de dégâts causés aux forêts tropicales par les animaux sauvages en : tassement des sols; piétinement de la végétation; fouissement pour dégager les racines; broutage; arrachage de l'écorce; destruction de graines. Bien que de tels dégâts soient assez courants, il existe peu de rapports à ce sujet dans les publications récentes.

La mortalité des graines imputable aux ravageurs est souvent considérable. Selon Janzen (1971), les prédateurs de graines exercent une profonde influence sur la composition des communautés végétales en maintenant la diversité spécifique. Bactéries, champignons, insectes, oiseaux et mammifères sont à cet égard les principaux ravageurs. Noble et Richardson (1968) ont donné une liste des maladies des graines. La production et la maturation des graines ont lieu à une certaine période de l'année, chaque année ou avec une périodicité plus grande, et pendant cette période plusieurs prédateurs, particulièrement des oiseaux et des insectes, présentent des populations importantes et prélèvent alors de grandes quantités de graines. De nombreux organismes peuvent s'attaquer aux graines d'un seul hôte.

Les problèmes relatifs aux importantes essences forestières tropicales ont été rassemblés par Lamb (1968*a*) pour *Gmelina arborea*, par Lamb (1968*b*) pour *Cedrela odorata*, par Ntima (1968) pour *Araucaria* spp., par Cooling (1968) pour *Pinus merkusii*, par Lamb (1971) pour *P. caribaea* et par Lamb et Ntima (1971) pour *Terminalia ivorensis*.

Phytopathologie

Les ravageurs et les maladies sont rarement décelés aux premiers stades du dommage causé ou de l'infection. La destruction ou la mort des arbres ne sont généralement constatées que lorsque le phénomène est devenu important et que, parfois, le ravageur a déjà disparu. Plusieurs organismes nuisibles peuvent être observés au même endroit et il est difficile d'isoler le principal agent pathogène (Viennot-Bourgin, 1974). Identifier l'espèce est un autre problème puisque beaucoup n'ont pas encore été décrites.

Les exemples présentés dans ce chapitre donnent un aperçu des problèmes auxquels sont confrontés les forestiers tropicaux. Il n'est pas possible de caractériser avec précision les espèces nuisibles par le type de dommages causés, leurs hôtes spécifiques ou tout autre trait considéré isolément. Par exemple, le perceur de bourgeons apicaux bien connu *Hypsipyla grandella* (Zeller) [Lépidoptères : Pyralidés] est un fléau des plantations, des forêts, des graines, des germi-

nations et des arbres. Les problèmes posés par les ravageurs et les maladies seront mentionnés dans ce chapitre sous l'angle biologique et biogéographique : détermination du ravageur et du type de maladie associé; principaux parasites et prédateurs; étendue des dommages; âge des principaux hôtes; bref historique de la présence du ravageur dans la localité.

Pour les insectes ne seront considérées que les publications les plus récentes ainsi que celles non mentionnées par Gray (1972*a*). Insectes mis à part, l'importance relative accordée dans ce chapitre à chaque catégorie de ravageur reflète bien davantage la place qu'il occupe dans la bibliographie (ou même la proportion de ses spécialistes) que son importance numérique, la sévérité des dégâts et les incidences économiques. Le statut de fléau majeur a été arbitrairement attribué aux espèces responsables de dégâts importants causés à des essences d'intérêt commercial ou lorsque les auteurs ont considéré qu'elles pouvaient provoquer de sérieux problèmes.

Il est difficile d'avoir des données précises sur les pertes causées. Un inventaire effectué en Inde dans les années 1950 a montré que les pertes totales étaient d'environ 13 % (Ministry of Overseas Development, 1958). Cette estimation paraît plutôt modérée étant donné les difficultés de reconnaissance d'un aussi vaste territoire forestier. En outre, elle se rapporte principalement aux forêts naturelles où maladies et insectes ne donnent normalement pas lieu à des phénomènes épidémiques.

Pépinières

Les pépinières offrent aux organismes nuisibles, dans un espace restreint, une nourriture très riche et à un stade généralement uniforme. Mais en revanche, la lutte y est relativement facile à conduire. Bien des problèmes de maladies ou de fléaux apparus dans les pépinières furent la conséquence de leur mauvaise localisation, du défaut d'entretien, et de la mauvaise appréciation ou étude des besoins nutritionnels des jeunes plantes. A quelques exceptions près (par exemple la pourriture du cœur), les maladies des plantules sont les mêmes que celles dont souffrent les plantes adultes. Hodges (1965) a fort bien décrit les principales maladies pouvant survenir dans les pépinières forestières.

Champignons

Dans les pépinières de *Pinus* du Kenya et de Tanzanie les pertes étaient de 59 % pour les *P. caribaea* âgés de 4 mois et 56 % pour les *P. patula* de 5 mois. Plusieurs espèces de champignons en seraient responsables, parmi lesquelles *Botryodiplodia theobromae* Pat. (Sphaeropsidales : Sphaerioidacées), *Corticium solani* (Prill. et Delacr.) Bourd. et Galz. (Agaricales : Corticiacées) et *Fusarium solani* (Mart.) Sacc. (Hocking et Jaffer, 1969). Les champignons du sol *Fusarium* spp., *Pythium* spp. (surtout *P. ultimum* Trow) et *Rhizoctonia solani* étaient surtout responsables du grave dépérissement qui survient périodiquement dans les pépinières de *Pinus* en Afrique orientale (Gibson et Hudson, 1969).

Au Kenya, durant la saison pluvieuse et fraîche, les lésions foliaires des jeunes plants de *Vitex keniensis* en pépinière étaient particulièrement évidentes. *Phoma viticis* Celotti (Sphaeropsidales : Sphaerioidacées) et *Phyllosticta ragatensis* Ivory (Sphaeropsidales : Sphaerioidacées) étaient responsables de cette maladie. Les dégâts sont surtout causés par la première espèce qui provoque la mort des feuilles et des bourgeons apicaux (Ivory, 1967*a*). Beaucoup d'échecs de greffes de *Cupressus lusitanica* observés au Kenya semblaient dus avant tout à une infection fongique au niveau de la greffe par *Monochaetia unicornis* (Cooke et Ellis) Sac. (stade parfait *Rhychosphaeria cupressi* Natrass, Booth et Sutton, Mélanconiacées) (Gibson et Howland, 1969; Howland et Gibson, 1969). *Colletotrichum acutatum* Simmonds f. sp. *pinea* Dingley et Gilmour est l'agent pathogène responsable d'une déformation en crosse de l'extrémité des tiges de pins, notamment de *Pinus radiata*, dans trois ou quatre pépinières forestières situées entre 1 800 et 2 500 m d'altitude au Kenya (Gibson et Munga, 1969). Il est propagé sur de grandes distances par le transport des plantes malades. La nécrose des bourgeons terminaux provoque une rigidité et un épaississement anormaux des tiges des plantules hautes de 3 à 30 cm. La pourriture violette des racines causée par *Helicobasidium compactum* Boedijn (Auriculariales : Auriculariacées) a été signalée pour la première fois en 1963 chez des plantules de teck en Tanzanie et une mortalité importante (le nombre de pieds détruits fut de l'ordre de 100 000) se produisit pendant les mois pluvieux de 1964 (Hocking et Jaffer, 1967). Après le transfert de la pépinière dans un site plus favorable, la maladie n'a plus été observée.

Insectes

Au Nigéria, les déprédations causées sur les plantules et les individus transplantés de *Triplochiton scleroxylon* par des psylles sont importantes (voir Gray, 1972*a*). Deux espèces, *Diclidophlebia eastopi* Vondracek et *D. harrisoni* Osisanya (Hémiptères : Psyllidés) sont responsables des dégâts : le cyle biologique des psylles se déroule entièrement sur les feuilles dont elles se nourrissent; celles-ci tombent prématurément et les bourgeons apicaux sont tués; il en résulte un rabougrissement et une ramification excessive (Osisanya, 1970). Osisanya (1969) concluait que les pieds de circonférence inférieure à 6 cm ne pouvaient servir aux opérations de transplantation dans les conditions naturelles.

Plantations

Champignons

Poria vincta var. *cinerea* (Bres.) Setliff (Aphyllophorales : Polyporacées), qui est aussi une pourriture des racines, était pathogène pour 10 espèces d'arbres exotiques et se développe sur les grumes et les souches de 21 espèces indigènes des forêts d'altitude d'Afrique orientale (Ivory, 1973), mais elle ne s'attaquait pas aux *Pinus*. Le premier symptôme de la maladie était une chlorose du feuillage d'abord à la base du houppier, qui se propageait ensuite rapidement

jusqu'à la cime, avec pour conséquence la mort de l'arbre. Le système radical était couvert d'un feutrage mycélien blanc qui finissait par constituer un fourreau fongique de teinte noire parsemé de taches blanches. Au Kenya, Ivory (1973) enregistra, en janvier 1970, un taux de mortalité moyen de 5,5 et 9,9 % dans les plantations, respectivement, de *Acacia angustifolia* et de *Cupressus lusitanica*, âgées de 8 ans. En Ouganda la mortalité était de 10 % dans les rangées d'arbres et de 20 % dans des quadrats de *C. lusitanica*. Les pertes étaient négligeables pour les arbres de plus de 10 ans tandis qu'elles étaient considérables, en volume et en qualité, pour les jeunes pieds. L'agent pathogène se propage par les racines mais aussi par le vent, qui transporte les basidiospores.

La plantation de *Cupressus macrocarpa* au Kenya a été abandonnée principalement à la suite de l'infection sérieuse causée, au début des années 1950, par *Monochaetia unicornis* (Olembo, 1969). Le chancre du cyprès se développe dans la moitié inférieure de l'arbre, après cassure des branches ou à la suite de blessures dues à l'élagage. Olembo (1969) a isolé la souche virulente A de pieds malades de *Cupressus lusitanica*, espèce moins vulnérable. Sur 6 300 arbres examinés en Afrique orientale, 4 % seulement étaient affectés et la mortalité n'était que de 0,1 %, la sensibilité étant variable et fonction de la provenance des *C. lusitanica*. Ce déclin dans la sévérité de la maladie fut obtenu par la suppression graduelle des variétés les plus sensibles et par la sélection des plus résistantes (Gibson, communication personnelle).

Armillariella mellea (Vahl. ex Fr.) Kummer (= *Armillaria mellea*) (Agaricales : Agaricacées) est parfois responsable de pertes sévères au Kenya et en Tanzanie où se trouvent des plantations de *Pinus patula*. Il y aurait dans d'autres localités dépourvues de l'agent pathogène un inhibiteur thermolabile dans le sol qui empêche le développement de *A. mellea* (Olembo, 1972).

Dothistroma pini Hulbary (Sphaeropsidales : Sphaerioidacées) (stade parfait *Scirrhia pini* Funk et Parker) envahit et tue le feuillage de *Pinus radiata*, notamment, provoquant alors un ralentissement de croissance et la mort dans les cas extrêmes. Ce champignon est devenu un grave problème dans les plantations en Afrique subtropicale (Gibson, 1972). Dans le cas de *P. radiata* la sensibilité de l'arbre décroît avec l'âge; les plants de moins d'un an sont sévèrement touchés, mais on ne constate pas une grande différence entre le feuillage des exemplaires jeunes et âgés (Gibson, 1974).

Fusicoccum tingens Goidanish, stade conidien de *Botryosphaeria ribis* (Grossenb. and Dugg.) (Sphaeriales : Gnomoniacées), est un agent pathogène facultatif des blessures responsable, en association avec des facteurs aggravants tels que la sécheresse, les déprédations des insectes ou le caractère défavorable du site, de l'affaissement des pins en Afrique orientale. Ivory (1967*a*) considère que cette maladie peut être sérieuse et a démontré le caractère pathogène du champignon à l'égard de *Pinus elliottii* et *P. radiata*.

Dans les plantations de teck de Tanzanie, la mortalité des arbres observée en 1966 était due à une pourriture des racines, notamment *Helicobasidium compactum* Boedijn (Auriculariales : Auriculariacées), transmise par le sol. Celui-ci n'a pas été observé dans les plantations de 1906, 1922 et 1962, mais il était présent dans celles de 1961, 1964 et 1965/1966 (Hocking et Jaffer, 1967). *Fusarium solani* a été isolé à partir de chancres du collet et de la tige et de bois maculés en rose de tecks âgés de 40 ans en Tanzanie par Hocking (1968). Cet auteur a estimé que les arbres avaient été préalablement soumis à une déshydratation sévère qui provoqua des fissures dans l'écorce par où pénétra le *Fusarium*.

Insectes

Les perceurs de bourgeons *Hypsipyla grandella* et *H. robusta* (Moore) sont les principaux responsables de l'échec des essais de monoculture des espèces de *Cedrela*, *Khaya*, *Swietenia* et *Toona* dans beaucoup de régions tropicales. Styles (1972) a observé qu'en Afrique *Cedrela* n'était pas sévèrement infesté par *Hypsipyla robusta*.

Fabre et Brunck (1974) ont signalé l'infestation de *Khaya ivorensis* par *Hypsipyla robusta* en Côte-d'Ivoire.

Terminalia ivorensis est une espèce économiquement importante en Afrique occidentale mais l'attaque par les insectes au moment de la fructification peut empêcher l'exploitation des vergers, la plupart des fruits tombant avant maturité (Jones et Kudler, 1971). Au Ghana deux charançons sont très vraisemblablement les responsables des dégâts : *Auletobius kuntzeni* Voss (Coléoptères : Attélabidés) réduit considérablement la quantité de fruits en parasitant ceux-ci au début de leur développement; plus tard, *Nanophyes* spp. (Coléoptères : Curculionidés) s'attaque aux fruits mûrissants, dont la quantité et la qualité sont profondément modifiées. Fabre et Brunck (1974) ont observé l'attaque des pousses de *Terminalia ivorensis* et de *T. superba* par *Tridesmodes ramiculata* Warren (Lépidoptères : Thyrididés) dans les jeunes plantations de Côte-d'Ivoire.

Le puceron, *Pineus pini* Linnaeus (Homoptères : Adelgidés) non *Pineus*? *sylvestris* Annand (Gray, 1972*a*), représente un grave danger pour beaucoup d'espèces de *Pinus* en Afrique orientale. Odera (1974) conclut qu'il a été introduit d'Australie avec des scions de pins, probablement en 1964. Puis il s'est répandu au Kenya, en Tanzanie et en Ouganda, et Odera pense qu'il continuera de se propager, surtout à la suite du transport de pieds en provenance de pépinières infestées et par le vent, à travers toute l'aire de répartition des *Pinus* en Afrique. Des 39 espèces hôtes de *Pinus* en Afrique orientale, *P. elliottii* et *P. radiata* sont parmi les plus sensibles tandis que *P. patula* est peu vulnérable, et que *P. strobus* var. *chiapensis* semble être résistant à l'attaque de *Pineus pini* (Odera, 1974).

Dans les plantations de 9 ans de *P. patula* de Muko, en Ouganda, le Lépidoptère Lasiocampidé *Gonometa podocarpi* Aurivillius provoqua la défoliation totale de 16 ha en 1965 et de 7 ha en 1971. Austara (1971) a observé deux générations par an, l'existence d'un virus qui causait une forte mortalité larvaire et le développement des chenilles durant la saison sèche. Il a trouvé qu'une densité de 1 à 2 chenilles par mètre de branche était nécessaire pour entraîner une défoliation complète.

La fréquence des attaques par le défoliateur de pins *Orgyia hopkinsi* Collenette (Lépidoptères : Lymantriidés) a augmenté avec l'extension des plantations de *Pinus* au Kenya (Odera, 1972*a*). Des pullulements très importants d'*Orgyia hopkinsi* se produisirent en 1969 dans les plantations d'*Acacia mearnsii* et de *Pinus* à Turbo, au cours desquelles *P. patula* et *P. radiata* furent sévèrement défoliés. Odera (1972*a*) a passé en revue divers aspects de la biologie de cette espèce et des moyens de lutte : description des stades du cycle de développement, histoire naturelle et mœurs, hôtes, épidémiologie, lutte chimique. Dans les conditions naturelles, un virus est responsable d'une forte mortalité larvaire de cette espèce.

Orgyia mixta Snellen (Lépidoptères : Lymantriidés) a envahi les plantations d'essences exotiques à bois tendre au Kenya. Austara et Migunda (1971) ont observé que le cycle biologique de l'espèce était de 48-85 jours, que 20 à 25 chenilles par mètre de branche provoquaient une défoliation totale et que le principal ennemi naturel était un nématode, *Charops* sp., parasite des chenilles. Les jeunes plantations étaient plus vulnérables parce que les chenilles des premiers stades préfèrent se nourrir sur la face inférieure et à la base des acicules en croissance qui sont plus abondants sur les jeunes arbres.

Lee (1972) a fait une étude préliminaire détaillée de la biologie de l'Orthoptère Eumastacidé *Plagiotriptus* spp. qui défolie de façon définitive les *Pinus*, en particulier *P. patula* dans le sud du Malawi. Trois espèces de criquets endémiques des forêts sempervirentes ont été identifiées comme appartenant au genre *Manowia* (Gray, 1972*a*; MacCuaig et Davies, 1972). Des pullulements se produisent d'abord dans les sites les moins favorables, puis elles envahissent les autres.

Les termites qui causent les plus graves dommages aux plantations appartiennent aux genres *Odontolermes* et *Microtermes*, qui sont des termites champignonnistes. Leur attaque se situe dans les 15-25 premiers centimètres du sol. La racine pivot est écorcée en anneau, souvent jusqu'à une certaine hauteur au-dessus du sol, ce qui entraîne généralement la mort de la plante.

Mammifères

Les dégâts causés aux plantations de résineux par les singes sont fréquents partout au Kenya. L'étude d'Omar et De Vos (1970) faite entre juillet 1967 et juillet 1968 a montré que la plupart de ces dégâts sont causés par *Cercopithecus mitus kolbi* Neuman (Primates : Cercopithécidés) en saison sèche (juillet-octobre) et dans la zone limitrophe entre forêt naturelle et plantation. Les dommages sont nuls ou négligeables dans les plantations d'enrichissement entourées de formations herbacées. Les singes provoquent la mort des arbres par écorçage des tiges. Les zones dévastées fournissent des sites de ponte favorables à un autre ravageur important de *Cupressus* spp., le Coléoptère Cérambycidé *Omedia gahani* Distant; 30 à 60 % des *Cupressus lusitanica*, 26 % des *Pinus patula* (sur 424 arbres) et 6 % seulement des *Pinus radiata* (sur 92 arbres) sont affectés par les dégâts causés par les singes (Omar et De Vos, 1970).

Forêts naturelles

Champignons

Une maladie léthale de *Pterocarpus angolensis* — qui fournit du bois d'ébénisterie précieux — s'est répandue en Afrique centrale (Geary, 1972). Les arbres malades présentent des feuilles chlorosées et flétries et se trouvent dénudés après la chute de celles-ci ; on constate souvent la formation de branches gourmandes. Dans une réserve forestière en Zambie, 14 % des arbres étaient morts et 36 % moribonds. D'autres essences sont également parasitées. Il n'a pas été possible d'apporter la preuve qu'une espèce de *Loranthus* était l'agent responsable, ni qu'il s'agissait d'un champignon blanc (? *Armillariella mellea*) ; ce dernier était présent au niveau du collet de certains arbres ; aucun autre agent pathogène n'était évident.

Mammifères

La protection de l'éléphant d'Afrique *Loxodonta africana* Blumenbach (Proboscidiens : Éléphantidés) a entraîné de sérieux problèmes (Laws, 1970). Les éléphants ont en effet annihilé sélectivement la régénération d'espèces économiquement importantes comme *Chrysophyllum albidium* et *Khaya anthotheca* en Ouganda. Un inventaire effectué dans la forêt de Bugondo par Laws (1970) a montré que 36 % des arbres étaient endommagés. D'autre part les éléphants jouent, dans les forêts, un rôle écologique très important, notamment en maintenant une productivité élevée selon Wing et Buss (1970) qui montrèrent qu'avec un aménagement adéquat on pouvait mieux utiliser les produits forestiers par suite de l'alimentation sélective de ces animaux.

Biodégradation du bois et des écorces d'arbres fraîchement abattus

La biodégradation du bois est généralement plus rapide dans les forêts tropicales que dans les forêts tempérées. De nombreux organismes y participent et ils sont très différents selon les stades de décomposition et les espèces d'arbres concernées. Shigo et Hillis (1973) ont publié une synthèse sur la biodégradation par les micro-organismes dans les arbres vivants. L'incidence de la pourriture du cœur dans plusieurs espèces économiquement importantes est très élevée dans certaines circonstances et dans certaines régions et conduit souvent à éliminer une part importante des arbres abattus. Le rôle des insectes dans la décomposition des arbres abattus a été étudié avec plus de détail (Gray, 1972*a*) tandis que celui des autres organismes, bactéries et champignons, l'a rarement été, alors que leur rôle est très important. Le champignon *Botryodiplodia theobromae*, qui provoque couramment en Afrique tropicale des taches sur les arbres fraîchement abattus, pénètre par les vaisseaux du bois sectionnés aussitôt après la coupe, tandis que d'autres champignons responsables également de maculations (*Phialophora* sp.) pénètrent par les cellules des parenchymes vasculaires (Olofinboda, 1974) : coloration brune fongique, taches colorées de l'aubier.

Parmi les insectes, les Coléoptères térébrants, notamment des Platypodidés et des Scolytidés, sont les plus

nuisibles car ils infestent très rapidement les bois commerciaux, les dégradent, avec pour conséquence la perte de grumes entières. Ce problème est particulièrement grave lorsque les délais des grumes à l'exportation sont importants : plus longtemps les grumes sont laissées dans la forêt ou sur les quais, plus forte risque d'être l'infestation (Gray, 1974*a*). Dans quelques cas les scolytes s'attaquent aux arbres vivants (voir Gray, 1972*a*) et les bois sont d'autre part parasités par des champignons, ce qui au total provoque des dégradations considérables. Deux espèces sont des ravageurs préoccupants : *Trachyostus ghanaensis*, qui s'attaque généralement à *Triplochiton scleroxylon*, et *Doliopygus dubius*, *Terminalia superba*, en Afrique. Schedl (1972) a publié une synthèse détaillée sur la taxinomie et la biologie des Platypodidés. Roberts (1971, 1973*b*) a publié des rapports détaillés sur la répartition des Platypodidés du Cameroun et du Nigéria où le rôle marquant des conditions climatiques a été souligné.

Malgré l'urgente nécessité de recherches sur l'écologie des Coléoptères térébrants, les progrès récents restent faibles (on connaît les travaux de la West African Timber Borer Research Unit qui comprennent divers rapports sur la biologie de ces insectes et les moyens de lutte, parus en 1958-1962).

Conclusions

Les publications sur les ravageurs et la phytopathologie des forêts et des plantations tropicales ont connu une nette progression au cours de la décennie 1965-1974. Plusieurs problèmes sérieux signalés auparavant demeurent et beaucoup de nouveaux sont apparus. Une évaluation comparée des maladies et des fléaux importants, en termes de conséquences, de menace ou de risque potentiel, n'est pas facile à faire. Cependant, le tableau I énumère plusieurs de ces ravageurs et maladies, compte tenu de leurs hôtes principaux et de leur biogéographie.

Il y a peu de rapports sûrs à propos des conséquences des déprédations. Dans beaucoup de cas les pertes financières ont été relativement faibles, en dépit de la gravité des dégâts ou de la mortalité élevée, car le nombre d'arbres touchés n'était pas important. C'est particulièrement vrai dans le cas des essais de plantations. On a donc enregistré peu de pullulements de ravageurs comparables à ceux observés dans les forêts de conifères des régions tempérées. Une telle différence pourrait s'expliquer par des surfaces plantées plus grandes en régions tempérées ainsi que par la plus grande homogénéité des forêts tempérées.

A quelques exceptions près les déprédations les plus graves ont été enregistrées dans des situations créées par l'homme (pépinières, plantations, coupes, etc.). Ces milieux offrent en effet d'importantes sources alimentaires. Dans plusieurs cas les problèmes ont surgi à la suite des opérations sylvicoles comme l'élagage ou la coupe d'éclaircie.

Aucune partie de la plante n'est épargnée, mais les types de ravageurs et de maladies ainsi que les dommages résultants présentent des différences selon la partie de la plante affectée. Les insectes sont les ravageurs les plus couramment enregistrés et ils sont assez spécifiques quant à leur hôte et à leur répartition géographique. A l'opposé, les champignons possèdent une plus vaste répartition géographique et parasitent un éventail plus grand d'hôtes. En outre, les champignons ont été, ces dernières années, beaucoup plus dispersés par l'homme par suite de l'accroissement des échanges internationaux de matériel végétal et de quarantaines peu strictes.

TABLEAU 1. Principaux ravageurs et maladies des forêts tropicales africaines

Écosystèmes forestiers et plantations	Ravageurs et agents pathogènes
Plantations de *Khaya* et de *Swietenia*	*Hypsipyla robusta*
Forêts claires, forêts semi-caducifoliées et plantations	*Loxodonta africana*
Pépinières et plantations de pins	*Dothistroma pini*
Plantations de pins	*Pineus pini*
Plantations de *Chlorophora*	*Phytolyma* spp.
Plantations de *Cupressus*	*Omedia gahani*
Pluviisylves (surtout *Terminalia superba*)	*Doliopygus dubius*

Lutte et prévention

La lutte contre les ravageurs et les maladies pose plus de problèmes dans les forêts tropicales que dans les forêts tempérées et cela pour plusieurs raisons : la plus grande difficulté d'identification (beaucoup de ravageurs et de maladies restent à décrire; plusieurs peuvent survenir simultanément, etc.); l'existence fréquente de plusieurs cycles par an; le fait que beaucoup d'opérations forestières ont été conduites sur une échelle relativement petite et, dans le cas des plantations, d'après la méthode pragmatique de l'essai et de la correction des erreurs constatées ou faites. Quand un problème sérieux apparaît on recourt habituellement à une substitution. La recherche de l'agent responsable peut être négligée ou le diagnostic est, dans beaucoup de cas, mal posé : la mauvaise qualité du site est une excuse fréquente (Gray, 1974*b*), absence de spécialiste ou bien le rapport coût/profit n'est pas favorable, etc.; peu d'inventaires systématiques des ravageurs et des maladies ont été faits. En conséquence la gravité des problèmes n'est perçue que lorsque beaucoup d'arbres sont déjà détruits ou endommagés. Souvent les traitements adéquats ne sont pas facilement applicables. D'autres raisons peuvent encore être invoquées : connaissances insuffisantes (identification de l'espèce en cause, épidémiologie, dynamique des populations, etc.) qui empêchent de mettre en œuvre avec succès les mesures de lutte à grande échelle (Gray, 1974*b*; Viennot-Bourgin, 1974) sauf si la gravité de la situation impose des mesures d'urgence; un changement d'attitude des aménagistes vis-à-vis des problèmes posés par les ravageurs et les maladies (Gray, 1974*b*) est nécessaire à une protection cohérente des forêts aménagées par l'homme; les forestiers et preneurs de décision doivent acquérir une plus grande

connaissance de ces problèmes et être mieux avertis des difficultés de telles recherches.

Méthodes de lutte

Lutte chimique

La plupart des méthodes de lutte récentes font usage de biocides ou pesticides (insecticides, fongicides, nématicides, etc.). Les facilités d'utilisation et l'efficacité en zone tropicale de ces composés chimiques varient énormément selon les ravageurs, les régions et les arbres (Gray, 1972*a*). Il y a beaucoup de publications générales sur cette question (Franz, 1965; Kuntz, 1965; McNabb, 1965; Lamb, 1974). Bien que ces publications concernent essentiellement la lutte contre les espèces et les maladies des régions tempérées, les principes généraux et les techniques dont il est question sont applicables, avec peu de changements ou d'ajustements importants, aux pays tropicaux. Par exemple, les températures élevées et le fort degré d'humidité rendent très inconfortables et souvent insupportables les vêtements de protection, et la fréquence des pluies peut réduire rapidement l'efficacité des pesticides à action lente appliqués sur la surface des arbres (Gray, 1972*b*).

Bien qu'il n'y ait pas de données chiffrées disponibles, les rapports publiés traduisent un usage croissant des biocides dans l'exploitation des forêts tropicales. Cela paraît inévitable lorsqu'il s'agit d'assurer la protection urgente d'une ressource de valeur, mais cette tendance d'un emploi systématique des biocides est assez préoccupante. En effet, l'existence de nombreux effets secondaires de plusieurs biocides a été prouvée. Peu de recherches ont été conduites sous les tropiques qui soient comparables à celles effectuées en Amérique du Nord, par exemple celles concernant les conséquences sur l'environnement de l'épandage des pesticides sur de vastes zones forestières (effets sur les décomposeurs et la faune sauvage, effets différés à la suite du transport des biocides, contamination des cours d'eau, etc.). De telles recherches sont certainement justifiées en zone tropicale, si l'on envisage des opérations d'épandage à grande échelle.

L'emploi de composés physiologiquement actifs — substances de croissance, hormones — de phéromones libérées par les insectes et d'autres produits attractifs ou répulsifs devrait faire l'objet de recherches poussées. Cela vaut notamment pour les problèmes qui sont communs aux régions tropicales et aux régions tempérées où l'on a déjà effectué la majeure partie des recherches fondamentales; par exemple, l'emploi de phéromones qui provoquent ou inhibent l'agrégation des populations (voir Vite, 1970; Rudinsky *et al.*, 1974) pour contrôler les populations de Coléoptères des écorces et réduire l'intensité de l'infestation des arbres fraîchement abattus par les *Ambrosia* dans les coupes en forêt tropicale.

Lutte biologique

D'après Huffaker (1974), la lutte biologique serait plus réalisable dans les milieux tropicaux que tempérés. Cette façon de voir est corroborée par les données de DeBack (1972) qui a noté que les programmes de lutte biologique en régions tropicales réussissaient à 60 % contre 45 % ou moins ailleurs. En examinant les données de DeBack (1972) on remarque que 23 des 25 programmes tropicaux ou subtropicaux couronnés de succès ont été réalisés dans de petites îles, souvent éloignées du continent, dont la faune se caractérisait par un fort degré d'endémicité; en outre la plupart de ces programmes étaient dirigés contre des ravageurs introduits. En conséquence, l'hypothèse de Huffaker (1974) ne s'appliquerait pas aux masses continentales qui constituent 98 % ou plus des milieux terrestres tropicaux et où les programmes couronnés de succès ont été rares. Une telle constatation pourrait simplement refléter l'insuffisance des efforts consentis en faveur de la lutte biologique en régions tropicales. On a pris conscience durant ces dernières années des dangers de l'emploi étendu et répété des pesticides. Plusieurs auteurs ont souligné l'urgence qu'il y avait d'accorder davantage d'intérêt à d'autres méthodes, notamment à la lutte biologique (voir Simmonds, 1968). Cependant, d'après les publications récentes, on a encore plus souvent recours aux méthodes de lutte chimique. Gray (1974*a*) a souligné la priorité des études sur la lutte biologique contre des insectes nuisibles des forêts tropicales. Dans le cas des bactéries, des champignons et des virus, les possibilités de lutte biologique paraissent plus restreintes.

Il y a peu de rapports sur des opérations de lutte biologique satisfaisantes ou réussies contre des ravageurs ou des maladies dans les plantations forestières, les plantations de régénération ou d'enrichissement en zone tropicale, mais plusieurs auteurs (Austara, 1971 ; Gray et Wylie, 1974) signalent la présence de nombreux parasites et prédateurs. On ignore si cela suggère ou non la validité de la mise en œuvre réussie de la lutte biologique. En raison du manque de ressources et de temps et des résultats plus rapides de l'épandage des pesticides, les recherches sur les possibilités de lutte biologique n'ont guère la priorité. En conséquence les efforts se bornent à l'identification des parasites et prédateurs potentiels ou réels et à quelques rares observations sur leur biologie. Ce travail utile, mais seulement préliminaire, est généralement abandonné quand cesse la prolifération du ravageur ou que surgit un problème plus urgent. Aussi n'y a-t-il que peu d'études sérieuses sur la lutte biologique dans les forêts tropicales.

Comme l'a souligné Bennett (1974) il convient d'être prudent avant d'entreprendre une opération de lutte biologique, en particulier dans les écosystèmes peu connus. L'avis d'organismes spécialisés (par exemple le Commonwealth Institute of Biological Control) devrait être demandé, au moins au niveau des étapes préliminaires. Ces organismes ont souvent d'excellentes installations et peuvent disposer d'agents de lutte potentiels connus pour être actifs contre des ravageurs analogues dans d'autres situations ou dans d'autres pays. Il y a beaucoup trop de cas où des agents de lutte biologique ont été lâchés en milieu tropical sans que des recherches sérieuses aient suivi, si ce n'est une inspection superficielle conduite quelques mois après et au cours de laquelle on se contente de constater l'extinction des populations libérées.

Techniques sylvicoles

Les techniques sylvicoles et d'aménagement représentent généralement le moyen le plus efficace et le plus pratique de lutte contre un ravageur ou une maladie. Les choix possibles sont nombreux : remplacement par une espèce d'arbre non vulnérable ou plus résistante (Omar et De Vos, 1970 ; Gray, 1972*a*) ; changement d'emplacement pour une essence donnée (Ivory, 1977*a*), modification des modalités de plantation, d'éclaircie ou d'élagage (Roberts, 1973*a*) ; apport d'engrais, d'hormones, etc., pour accroître la vigueur des arbres. Dans quelques cas l'agent pathogène s'est déclaré directement ou indirectement à la suite de la mise en œuvre d'une technique sylvicole. Lorsque de vastes superficies de forêts ou de plantations sont touchées, les méthodes de sylviculture nécessaires pour lutter contre le fléau peuvent être coûteuses, mais elles sont indispensables si on veut limiter les dégâts.

Prévention des épidémies

La mise en quarantaine fut l'un des thèmes majeurs du symposium commun IUFRO/FAO de 1964 (voir Francke-Grossmann, 1965 ; Granhall, 1965 ; Nordin, 1965). Bien que la nécessité de la quarantaine paraisse évidente, il convient d'y insister parce que les mesures actuellement adoptées sont inadéquates en foresterie. L'introduction en Afrique du puceron du pin (Odera, 1974) en fut probablement une conséquence. Les normes de quarantaine de beaucoup de pays tropicaux sont assez peu strictes et parfois quasi inexistantes, notamment en ce qui concerne les micro-organismes (virus, bactéries et champignons). Ce sont surtout ces introductions ainsi que d'autres moins apparentes — termites, par exemple — qui ont été signalées au cours de la décennie passée.

Le risque de nouvelles introductions s'est accru par suite de l'augmentation des échanges de matériel végétal et de la traversée des frontières par des vecteurs potentiels. S'y ajoutent d'autres dangers comme l'établissement de plantations près de frontières et les déplacements naturels des animaux. Les échanges de produits végétaux doivent s'accompagner d'une attention plus sérieuse aux risques d'introduction de ravageurs et de maladies dans chaque cas particulier.

En matière de quarantaine, la responsabilité de détecter les ravageurs et les maladies est laissée en grande partie au pays importateur ou au destinataire. Cela permet l'entrée de l'agent pathogène, s'il a survécu au voyage; s'il n'a pas été identifié, il devient une menace. Compte tenu du grand nombre d'entrées enregistrées il semble nécessaire de prendre des précautions supplémentaires, de former les spécialistes et de développer les installations d'identification et d'isolement des agents pathogènes dangereux. Des mesures plus strictes ou davantage d'obligations imposées à l'expéditeur (pour s'assurer de l'innocuité des produits végétaux expédiés) constitueraient une utile précaution. On peut suggérer aussi la création dans des régions isolées de stations de quarantaine centralisées, qui pourraient fonctionner au service de plusieurs pays à un moindre coût.

Lutte contre les maladies et les ravageurs importants

Seules les relations des mesures de lutte qui ont été publiées et considérées comme efficaces ou pleines de promesses seront mentionnées.

Pépinières

La lutte contre les ravageurs et les maladies ou leur prévention ont été souvent réalisées en pépinière. Beaucoup de pays ont étudié le comportement dans différents milieux d'un grand nombre d'espèces arborées, notamment des essences exotiques appartenant aux genres *Araucaria*, *Cupressus*, *Eucalyptus* et *Pinus*. On a alors constaté que les principaux problèmes pathologiques résultaient surtout de l'ignorance des exigences des espèces; ainsi une proportion importante des échecs enregistrés pouvait être attribuée à la médiocrité des sites, à des conditions édaphiques défavorables, etc. En travaillant à une petite échelle, en procédant à des essais et en réparant les erreurs, en tâchant de trouver assez facilement des ajustements dans l'emploi des biocides, une solution économique aux problèmes est généralement trouvée.

La plupart des mesures de lutte qui furent couronnées de succès comportaient l'emploi de biocides (tableau 2) ; des mesures complémentaires ont été prises telles que la diminution de l'acidité du sol ou de l'humidité pour rendre les conditions moins favorables aux champignons. Parmi les autres mesures efficaces on peut signaler les expériences suivantes : le transfert des pépinières dans un site plus chaud et sec a pratiquement eu pour effet d'éliminer le flétrissement des plantules et d'améliorer la croissance de *Vitex keniensis* au Kenya (Ivory, 1967*b*) ; le creusement de tranchées et l'élimination des arbres infectés ou suspects furent recommandés pour lutter contre la pourriture des racines des jeunes plants de teck en Tanzanie (Hocking et Jaffer, 1967).

Plantations

La lutte contre les maladies et les ravageurs est beaucoup plus difficile dans les plantations que dans les pépinières et en particulier dans les grandes plantations. Beaucoup de plantations nouvelles sont installées sur des emplacements moins favorables, comme des collines ou des terrains accidentés. L'emploi des biocides a rarement été couronné de succès à cause de l'inaccessibilité des plantations, de la présence d'un sous-bois ainsi que pour d'autres raisons évoquées plus haut. Avec la vaste gamme de biocides actuellement disponibles il a été souvent possible d'obtenir d'excellents résultats lors d'essais expérimentaux dans les conditions naturelles ou d'applications très localisées. Mais dès que le biocide qui paraît le plus intéressant est utilisé sur une vaste surface, il se révèle généralement inefficace.

La lutte contre *Dothistroma pini* qui infeste *Pinus radiata* au Kenya, par des fongicides à base de cuivre, se fonde sur la grande sensibilité de l'agent pathogène au cuivre qui passe de l'hôte aux conidies en germination

TABLEAU 2. Moyens de lutte chimique contre les maladies des plantules et des greffes

Essence	Pays	Agent chimique	Agent pathogène et maladie	Source
Cupressus lusitanica	Kenya	Benlate (50 % (méthyl 1-butyl-carbamoyl)-2-benzimidazole carbamate)	Surtout *Monochaetia unicornis*. Maladie des greffes	Gibson et Howland (1969)
Pinus spp.	Kenya	Fundilan (2, 4, 5, 6, tétrachloroisophthalonitrile dilué dans C7-7002)	*Colletotrichum acutatum*. Provoque la déformation en crochet de l'extrémité de la tige des plantules	Sang et Munga (1973)
Pinus patula	Kenya, Tanzanie, Ouganda	Rhizoctol (10 % méthyl sulfure d'arsenic) et Rhizoctol Combi (Rhizoctol plus 5 % 4-benzoquinone-n-benzoylhydrazone oxine) en préparation autour des graines	*Fusarium* spp., *Pythium* spp. et *Rhizoctonia solani*. Flétrissement des plantules	Gibson et Hudson (1969) Hocking et Jaffer (1969)

(Gibson et Howland, 1970). L'emploi expérimental dans les conditions naturelles de fongicides à base de cuivre à faible dose confère une protection efficace contre *Dothistroma pini* (Gibson, 1971), mais l'épandage à grande échelle n'a pu être réalisé à cause des conditions de relief et de la topographie (Gibson, 1974).

Parmi cinq insecticides essayés expérimentalement sur des parcelles de jeunes *Pinus thumbergiana* à Mugugu, au Kenya, Brown (1970) a trouvé que le gamma-BHC à 0,05 % additionné de 1 % de teepol était le plus efficace contre le puceron du pin. Ce mélange s'est avéré moins efficace par la suite et des essais supplémentaires ont été effectués, dans les conditions naturelles et au laboratoire, avec 8 autres insecticides (Odera, 1972*a*, *b*). Le Baygon (propoxure) et le Thiodan (endosulfan) étaient les plus efficaces, le second étant meilleur marché (Odera, 1972*a*, *b*).

Austara (1971) a trouvé que le gamma-BHC était le plus efficace de 3 insecticides essayés par applications localisées contre *Gonometa podocarpi* en Ouganda. Le dosage recommandé par cet auteur pour protéger les plantations de *Pinus patula* est de 0,5 % en poids/volume.

Les applications répétées de dieldrine à 1 % ont permis de lutter efficacement contre le Cérambycidé *Analeptes trifasciata* dans les plantations de *Anacardium occidentale* en Côte-d'Ivoire (Brunck et Fabre, 1970).

De trois insecticides le Sumithion (fénitrothion) s'est révélé être le plus efficace contre les chenilles d'*Orgyia mixta* au cours d'essais d'application localisée au Kenya (Austara et Migunda, 1971). En raison de sa faible toxicité pour les poissons et les mammifères son usage a été recommandé dans les conditions naturelles. La pulvérisation de méthidathion s'est révélée prometteuse dans la lutte contre les perceurs de bourgeons *Hypsipyla robusta* et *Tridesmodes ramiculata* dans les plantations de *Khaya ivorensis* (où sévit le premier) et de *Terminalia ivorensis* et *T. superba* (infestées par le second) en Côte-d'Ivoire (Fabre et Brunck, 1974).

MacCuaig et Davies (1972) ont effectué une série d'essais au laboratoire et dans les conditions naturelles avec plusieurs insecticides en vue de lutter contre les criquets aptères *Plagiotriptus* spp. au Malawi. Ils ont recommandé l'emploi du gamma-BHC et suggéré la pulvérisation par voie aérienne lorsqu'il s'agit de traiter de vastes zones. Lee (1972) a d'ailleurs précisé que la pulvérisation aérienne de cet insecticide était un moyen de lutte efficace.

La protection des forêts artificielles contre la faune sauvage a été examinée par Holloway (1966) qui a distingué deux catégories principales de moyens de lutte : les moyens empiriques — contrôle des populations (chasse, empoisonnement et piégeage), barrières et répulsifs — et les moyens de nature écologique qui tendent vers un équilibre entre les populations animales et le milieu forestier afin de prévenir les dégâts sérieux (voir chapitre 20).

Comme mesures préventives contre les singes au Kenya, Omar et De Vos (1970) ont recommandé de plantes des essences moins appétibles (*Pinus patula* et *P. radiata*), d'effectuer de fréquentes randonnées de surveillance et d'étendre les zones herbacées en bordure des plantations. Autrefois, on préférait se livrer à la chasse des singes.

Biodégradation du bois et des écorces d'arbres fraîchement abattus

Peu de progrès ont été accomplis dans la protection des écorces et du bois des arbres fraîchement abattus et, bien que plusieurs mesures destinées à réduire les pertes causées par les insectes aient été prises (Gray, 1972*a*), on a régulièrement connaissance de graves dommages (Gray, 1974*a*). Les biocides permettent une protection immédiate, mais leur efficacité varie selon la nature de la substance employée, les concentrations, la fréquence des pluies et divers autres facteurs. Rapidement appliqués, les biocides efficaces donnent généralement de bons résultats aux effets durables assez longtemps. En Afrique la protection contre les champignons responsables des taches colorées de l'aubier (bleuissement) a été obtenue pour des périodes de 4 semaines à l'aide d'anti-transpirants, alors que les *Antiaris africana* abattus bleuissaient en 4 jours s'ils n'étaient pas traités (Olofinboba, 1974).

Un problème préoccupant est celui relatif au craquement des grumes, surtout si elles sont stockées à découvert comme c'est fréquemment le cas. Les bactéries, champignons et insectes s'introduisent rapidement dans les fissures, surtout sur le côté à l'ombre, et la biodégradation du bois se développe même si les grumes ont été traitées par pulvérisation de biocides. Il est difficile de trouver une solution satisfaisante, sauf si le bois est traité sous pression, conservé à l'abri de l'humidité ou si des applications répétées de biocides sont réalisées.

Conclusions

Les recherches sur la lutte contre les ravageurs et maladies des arbres des forêts tropicales ont enregistré un retard sensible par rapport à celles conduites dans les régions tempérées. Les causes en sont multiples : réticence à faire appel à des spécialistes de la protection des plantes avant que les problèmes ne deviennent graves ; manque de spécialistes dans les pays tropicaux ; échelle réduite de la plupart des opérations forestières. Les exceptions correspondent généralement à des actions concertées menées par des groupes de scientifiques pendant des périodes relativement courtes, comme, par exemple, la West African Timber Borer Research Unit (1953-1962). Les résultats en ont été importants car, bien qu'elles aient rarement fourni des solutions parfaites, ces recherches ont contribué à une meilleure connaissance du ravageur ou de la maladie.

Les moyens de lutte utilisés variaient selon la biologie et l'écologie des ravageurs et des maladies, l'importance des dégâts commis, les préférences des spécialistes ou des gestionnaires, et selon les ressources disponibles.

Les biocides ont souvent permis de lutter efficacement contre les ravageurs, mais cela a été rarement le cas dans de vastes plantations. En raison du coût et de l'efficacité probablement moindre en zone tropicale (fréquence plus grande des pluies et températures plus élevées), l'administration répétée de biocides n'est pas une mesure à recommander. La nature du produit et la méthode de traitement devraient être dictées par les possibilités

locales et l'efficacité de l'équipement. L'avion a rarement été utilisé sauf durant les dernières années.

Les méthodes de lutte autres que l'application directe de biocides ont surtout été utilisées contre les perceurs de pousses de *Cedrela* et de *Swietenia*, c'est-à-dire *Hypsipyla*. Il s'agit de l'emploi contrôlé de biocides, de l'isolement de phéromones, de substances attractives ou répulsives aussi bien que des méthodes de lutte biologique plus classiques. L'explication de la résistance à certains *Hypsipyla* de quelques espèces de *Cedrela* et de *Swietenia*, ou d'essences de provenance particulière a considérablement fait avancer les connaissances et il pourrait en résulter un progrès au plan pratique de la lutte biologique contre ces insectes. Des recherches analogues consacrées à d'autres ravageurs et maladies qui sévissent dans les forêts de certains ensembles régionaux devraient être encouragées.

Bien que n'offrant pas, comme les biocides, de solutions à court terme aux problèmes, le développement des recherches sur la résistance, sur la lutte biologique et sur d'autres méthodes de lutte est préférable. Dans le cas de la biodégradation du bois des arbres fraîchement abattus, il est urgent de trouver les moyens de réduire l'infestation par les Coléoptères térébrants et par les champignons. Certains produits chimiques se sont révélés efficaces, mais ils n'ont pas été utilisés à une très grande échelle et leur efficacité reste à démontrer lorsque les grumes doivent être stockées pendant de longues périodes.

Forêts et plantations

Plantations et forêts sempervirentes présentent nombre de différences. Les plantations renferment des arbres d'âge, de taille et de structure semblables, poussant selon un arrangement déterminé par l'homme. Elles n'offrent aux phytophages et autres organismes que peu de choix en matière de nourriture (hôte ou type d'aliments), de milieux et micromilieux, mais des ressources relativement homogènes en quantité abondante. Elles peuvent présenter une certaine variation, les arbres étant plus petits et souvent plus vulnérables sur les sites les moins favorables, ce qui peut accroître la sensibilité aux ravageurs et aux maladies. Les plantations de régénération et d'enrichissement peuvent être assimilées aux plantations artificielles, bien qu'elles soient généralement moins homogènes et se montrent plus résistantes aux agressions.

En revanche, les forêts sempervirentes feuillues ont une structure et une composition floristique très complexes, avec de nombreuses espèces d'arbres, d'âge, de taille et de port très divers répartis selon de multiples arrangements (Harrison, 1962; Richards, 1973). Cette complexité peut être moins grande, par exemple dans les premiers stades d'une succession, en altitude, dans des conditions climatiques ou édaphiques extrêmes, et dans le cas des forêts de conifères (Orians, 1974). Ces forêts offrent aux organismes phytophages de nombreuses sources de nourriture et beaucoup de milieux et micromilieux. Les ressources qu'elles présentent sont très hétérogènes, pouvant être abondantes ou médiocres (Richards, 1973).

Les forêts tropicales se caractérisent par un dynamisme important. Au niveau d'un arbre ou d'une parcelle, la forêt est le siège d'une croissance et d'une évolution rapides, tandis qu'à une échelle de superficie plus vaste le système apparaît relativement stable quant à sa composition spécifique. La plupart, sinon la totalité, des organismes sylvicoles sont très spécialisés par rapport à telle ou telle de leurs propriétés (hôte ou site préféré, comportement, reproduction, etc.). La concurrence à divers degrés, et même l'exclusion compétitive, est une autre caractéristique de beaucoup de ces organismes qui a rarement été étudiée. Aussi, bien que les forêts paraissent riches en ressources alimentaires, il pourrait ne pas y avoir d'abondance au niveau des espèces du fait de leur sélectivité. Outre qu'elles entretiennent de dangereux ravageurs et des maladies propres aux essences forestières, les forêts tropicales sont aussi un réservoir de nombreux parasites des cultures et de l'homme.

La composition et la densité des organismes vivant dans les forêts et les plantations sont très différentes, mais la plupart des espèces observées dans les plantations proviennent des forêts. La proximité ou la contiguïté de formations herbacées ou de zones de transition peut se traduire par la présence dans la plantation d'espèces d'origine mixte, mais avec une majorité d'entre elles localisées sur leur plante hôte naturelle. Les données quantitatives disponibles sur l'abondance relative et la composition des peuplements animaux en forêt sont rares. Font défaut les informations sur la zonation des organismes phytophages et des autres animaux dans les forêts tropicales. Beaucoup d'espèces sont fréquemment représentées par quelques individus. Les effectifs totaux d'organismes phytophages ou herbivores sont généralement faibles (Richards, 1973). En forêt amazonienne, au Brésil, Fittkau et Klinge (1973) ont calculé que la biomasse des plantes vivantes était de 940 t/ha et qu'elle était seulement de 200 kg/ha pour les animaux. La faune du sol représente 50 % de cette biomasse animale, les consommateurs de végétaux verts 7 % seulement et les consommateurs de bois mort ou vivant 19 %. Les organismes vivant dans le bois mort ou dans le sol peuvent être moins spécialisés, mais la richesse spécifique est presque partout de règle. Les peuplements peuvent varier considérablement dans leur composition et leurs effectifs d'une forêt à l'autre, que celles-ci soient semblables ou différentes, pour des raisons encore inexpliquées (Gray, 1972*a*), bien qu'on puisse établir des corrélations entre les effectifs et d'autres facteurs, tels que l'humidité dans le cas des bactéries et des champignons. Voir aussi les chapitres 6, 7 et 11.

Outre la diversité des espèces et l'abondance des organismes, la structure complexe, le grand nombre d'habitats, les hôtes de nombreux organismes phytophages et xylophages ont aussi des mécanismes d'attraction et de défense. Ceux-ci sont très évolués sous les tropiques (Levin, 1973). Ils peuvent être des facteurs décisifs chez plusieurs espèces et expliqueraient la faible proportion des animaux qui se nourrissent aux dépens des tissus vivants par rapport à celle de ceux qui attaquent le bois et les matières en décomposition. Des échantillons d'air prélevés à proximité

de certains arbres connus au Panama pour leur haute résistance à des ravageurs ont été analysés; les chromatogrammes complexes obtenus révèlent la présence de substances volatiles produites par le bois, qui seraient responsables de la résistance à l'agression et à la décomposition (Hutton et Rasmussen, 1970). Une telle hypothèse mérite des investigations approfondies, car d'autres travaux (Gray, 1972*a*) ont confirmé l'existence de substances chimiques spécifiques responsables de la résistance de certains arbres tropicaux. On admet généralement que les arbres en bonne santé et à croissance vigoureuse sont aussi les plus résistants aux ravageurs. La production de substances volatiles pourrait être fonction de l'état physiologique de l'arbre. La spécificité de ces essences expliquerait en partie la sélectivité des organismes.

Certains mécanismes de défense sont bien connus, mais d'autres le sont moins. Les poils épidermiques (trichomes) jouent un rôle protecteur contre les insectes phytophages (Levin, 1973). La production d'éthylène en réponse à l'infection (Shain et Hillis, 1972) est un autre mécanisme de défense, encore mal connu dans le cas des essences tropicales.

Le climat équatorial se caractérise par des températures assez peu variables durant toute l'année, mais les variations journalières peuvent être considérables selon l'altitude, l'insolation et d'autres facteurs. Les pluies dépassent habituellement 2 000 mm/an. Le régime hygrométrique annuel est variable selon les régions, certaines subissant l'alternance régulière de saisons sèches et de saisons humides tandis que d'autres connaissent des périodes sèches ou humides d'intensité variable et d'incidence irrégulière. Vent et éclairement ont également une influence importante sur les organismes bien que leurs effets soient probablement plus faibles en forêt. On dispose de peu de données sur le microclimat forestier ; les températures sont nettement plus basses sous la canopée et la plupart des organismes sont inféodés à ces micromilieux plus frais et aux milieux moins exposés. En général les variations climatiques brutales entraînent des fluctuations des effectifs des organismes, les conditions de sécheresse exerçant un effet particulier (Gray, 1972*a*). Il existe des différences de densité et de composition des peuplements en fonction de l'altitude ; les densités d'insectes les plus élevées sont observées aux altitudes moyennes (Janzen, 1973) ; la zone comprise entre 700 et 1 500 m, qui fait transition entre la forêt de plaine et la forêt de montagne, a souvent une flore plus riche et un climat plus doux. Il est intéressant de noter que la température préférée de la plupart des insectes (et peut-être d'autres organismes) des régions tempérées et tropicales est comprise entre 20 et 27 °C ; leur grande phase d'activité se situe à la fin du printemps et en été en zone tempérée, et le matin (6 à 10 h) et en fin d'après-midi (17 à 21 h) en zone tropicale.

Les plantations hébergent moins d'espèces, mais qui sont souvent représentées par davantage d'individus. Des abondances étonnantes peuvent être enregistrées dans des plantations, en particulier dans des régions exposées aux vents ou à proximité de forêts ou de zones de transition. Une proportion importante de ces insectes est représentée par des pullulements temporaires ou par des individus en déplacement migratoire (Gray, 1974*c*). Il peut aussi y avoir des échanges d'organismes, quotidiennement ou par périodes, entre les plantations et la végétation adjacente. Le climat des plantations tropicales diffère de celui des forêts, avec des températures et une évaporation généralement supérieures et une humidité beaucoup plus variable. Les organismes présents dans les plantations se rattachent en grande partie aux espèces des forêts adjacentes, si les mêmes essences s'y rencontrent, ou, dans le cas de plantes exotiques, à celles qui, occupant des niches semblables, se nourrissent sur les arbres sans produire d'effets délétères. Des effectifs importants peuvent exister sur d'autres plantes de la plantation ou dans le sol. La composition globale des peuplements animaux des plantations peut changer profondément à mesure que croissent les arbres et que le feuillage se modifie, les changements les plus marquants survenant après la fermeture de la canopée.

Une autre différence importante entre les forêts et les plantations s'observe au niveau de la fréquence des pullulements qui s'y produisent. Le terme de pullulement est généralement utilisé pour désigner les accroissements numériques de grande amplitude que peuvent présenter les populations de ravageurs. De tels pullulements ont été souvent signalés dans les forêts des régions tempérées. On en a également enregistré dans les forêts tropicales, mais ils étaient toujours liés à des hôtes grégaires (Gray, 1972*a*; 1974*a*). Aucun pullulement comparable n'a été observé dans les pluviisylves feuillues, ce qui suscita un grand intérêt et permit d'avancer diverses hypothèses. Des pullulements localisés, affectant seulement quelques arbres ou une parcelle de faible étendue, sont assez rares et mal connus. Ils sont de courte durée (moins de six mois) et, par suite d'un rétablissement rapide ou de la fermeture de la canopée, il n'en reste que peu de signes visibles, sauf si plusieurs arbres proches ont été tués. Les inventaires forestiers ont mis en évidence d'anciennes parcelles d'arbres morts ou mourants sur une faible surface sans traces apparentes de feu, de tempête ou de dégâts causés par l'homme, bien que la foudre puisse être l'agent responsable; mais les ravageurs et les maladies sont généralement considérés comme la cause la plus vraisemblable. Dans d'autres cas, on ne trouve que quelques arbres partiellement défoliés ou des populations importantes d'insectes sur une petite parcelle de la forêt (Gray, 1972*a*). Ces pullulements sont probablement limités par la richesse spécifique de la forêt et par la spécialisation des ravageurs pour lesquels seuls quelques arbres de certaines classes d'âge peuvent constituer des hôtes acceptables. Ces pullulements locaux pourraient être déclenchés par des agressions ou des conditions climatiques extrêmes.

On sait peu de choses sur l'efficacité des facteurs contrôlant le niveau des populations et sur leur variation. Beaucoup de publications ont porté sur la diversité et la stabilité des écosystèmes agricoles et forestiers, en faisant souvent allusion aux forêts tropicales. Il est évident qu'un écosystème simple composé d'une seule espèce hôte sera

plus vraisemblablement sévèrement affecté par les ravageurs et les maladies que les écosystèmes complexes; ceux-ci ne devraient l'être que rarement, sinon jamais. D'où le dogme selon lequel la diversité crée la stabilité. Plusieurs hypothèses ont été proposées pour l'expliquer. Van Emden et Williams (1974) ont montré l'ambiguïté des termes diversité et stabilité. Ils reconnaissent la relation générale qui existe dans les écosystèmes naturels entre diversité et stabilité. Les variations structurales des écosystèmes aussi bien que leurs configurations doivent être aussi d'importants facteurs (Murdoch *et al.*, 1972). L'évolution des forêts tropicales est très ancienne, aussi ont-elles varié considérablement dans leur répartition, leur abondance, leur composition et leurs structures (Fittkau et Klinge, 1973; Richards, 1973; voir aussi chapitre 3). Elles réagissent aux variations incessantes de l'environnement et aux phénomènes de concurrence de grande amplitude. Elles furent relativement stables dans le passé, mais l'extension récente des activités humaines a largement ébranlé ces écosystèmes.

La rareté de pullulements importants pourrait signifier que les facteurs contrôlant les populations dans les forêts tropicales ont une efficacité certaine. Mais on est mal informé à ce sujet et diverses hypothèses ont été proposées. Dans les pluviisylves où la densité des arbres d'une espèce donnée est très faible, la difficulté pour un organisme de localiser son hôte pourrait être un facteur de régulation important (Gray, 1972*a*). La structure d'âge de la population-hôte peut être aussi importante; ainsi, les vieux arbres, à l'écorce crevassée et qui portent plus d'épiphytes, hébergent de nombreux organismes qu'on ne trouve pas sur les jeunes pieds. D'autre part, on constate l'augmentation rapide de certains organismes lors des opérations d'abattage.

La quantité de parasites ou de prédateurs est un fait remarquable qui a conduit à supposer que ceux-ci seraient le principal facteur de régulation (Janzen, 1971; Evans, 1974). Evans (1974) a écrit : « On suggère à présent que les conditions mésologiques étant optimales pour le développement des champignons, les champignons pathogènes des arthropodes ont évolué au point de jouer un rôle important dans la régulation des populations de leurs hôtes. » Il a trouvé au Ghana moins d'arthropodes malades dans les forêts secondaires ou dégradées que dans les forêts intactes. Cependant il ne fournit guère de preuves quant au caractère direct ou indirect, actif ou passif, de cette régulation (il cite, par exemple, plusieurs arthropodes reconnus comme prédateurs ou parasites qui étaient eux aussi malades) et il ne mentionne pas l'abondance relative des espèces dans les différents cas. Dans beaucoup de situations, la prédation ou le parasitisme, notamment par les champignons, est secondaire (Gray, 1972*a*). Dans d'autres cas, la prédation ou le parasitisme peuvent être faibles — sur des organismes vivant cachés ou capables de se déplacer rapidement — ou, au contraire, très sévères. Des données quantitatives plus nombreuses sur l'étendue et la nature de la prédation et du parasitisme aux différents niveaux du réseau trophique sont nécessaires. Parce qu'on sait peu de choses sur les réseaux trophiques et les interactions entre organismes à l'intérieur de l'écosystème (canopée, sous-canopée, ... surface du sol, strate endogée) celles-ci doivent être étudiées avant de pouvoir déterminer clairement le rôle de la prédation et du parasitisme dans l'écosystème forestier.

Une autre influence importante, non régulatrice celle-là, est celle du climat (Gray, 1972*a*). Les effets du climat (particulièrement du microclimat) sur les populations n'ont guère été soulignés parce qu'il est généralement admis que celui-ci varie peu au cours de l'année ou même de la journée, ce que confirment apparemment les données météorologiques. Cependant les données sont souvent rares ou bien il s'agit au mieux de moyennes mensuelles ou annuelles qui peuvent fausser les résultats. Ainsi, par exemple, une semaine extrêmement pluvieuse peut masquer, au niveau d'une moyenne pluviométrique mensuelle, 3 semaines de sécheresse, alors que les effets d'une telle sécheresse sur la forêt peuvent être considérables. En raison de l'irrégularité des périodes de déficit hydrique, de l'absence d'enregistreurs adéquats et des difficultés d'échantillonnage, on sait peu de choses sur leurs effets, mis à part les résultats des travaux déjà mentionnés de Janzen (1973). Des différences saisonnières nettes y ont été notées dans diverses localités. Les organismes tropicaux paraissent plus sensibles aux variations du temps que leurs homologues plus tolérants des régions tempérées. Les premiers sont adaptés à une gamme relativement étroite (15-30 °C) et ils ne subissent pas durant la majeure partie de l'année des conditions climatiques adverses ou rigoureuses. Cependant, des conditions défavorables peuvent survenir à intervalles plus ou moins réguliers (alternance de saisons sèches et humides marquées). Il peut en résulter des variations dans la densité des espèces et la composition des peuplements, les organismes les plus fragiles étant les plus touchés. Pour mieux comprendre l'évolution et la régulation des populations il faut rassembler des données sur ces conditions climatiques et leurs effets.

En revanche, les pullulements sont très fréquents dans les plantations, sans être pour autant totalement inattendus. Les raisons en sont variées et complexes, mais elles ont été surtout attribuées à un déséquilibre brutal des facteurs responsables de la stabilité (Webb, 1968), ou au fait que les plantations présentent des mécanismes de défense moins efficaces contre les ravageurs et les maladies que les forêts naturelles (Lamprecht, 1966). Il est probable qu'on ne peut se contenter de l'une ou l'autre de ces explications; il est nécessaire d'étudier l'écologie du ravageur et de l'hôte à la fois dans les plantations et dans les forêts pour vérifier la raison des différences et cela a été rarement fait. L'homogénéité des plantations est certainement un facteur important puisque les attaques sont moins fréquentes dans les plantations plurispécifiques ou lorsque la structure des plantations est modifiée (Mathur *et al.*, 1970; Gray, 1974*a*). En plantations monospécifiques, les espèces indigènes peuvent souffrir gravement de maladies ou de ravageurs locaux. Webb (1968) a suggéré de respecter, dans les opérations de sylviculture, une limite dans la réduction du nombre d'espèces-hôtes afin d'éviter les pullulements de ravageurs. La spécialisation des organismes devant une espèce-

hôte particulière — et même une classe d'âge spécifique — est très poussée. Cela expliquerait pourquoi certaines espèces de ravageurs ont de faibles effectifs dans les forêts mais atteignent des proportions épidémiques dans les monocultures d'arbres d'âge homogène. Dans d'autres cas, l'échec pour les prédateurs ou les parasites à s'établir dans les plantations (à cause de l'absence d'hôte intermédiaire, d'un climat défavorable, etc.) est probablement la raison principale des pullulements ; ailleurs ce seront les effets adverses des variations climatiques. Dans presque tous les cas plusieurs facteurs opèrent conjointement. Il faut noter que les pullulements sont plus fréquents dans les jeunes plantations tandis que les vieux arbres paraissent plus vulnérables aux ravageurs et aux maladies (Gray et Wylie, 1974), sauf là où interfèrent d'autres facteurs (blessures). Les raisons en sont mal connues mais des différences nutritionnelles (une teneur en azote plus élevée par exemple) ou la sensibilité aux agressions et des variations dans les mécanismes d'attraction et de défense sont des explications plausibles. Le fait que les plantations tropicales soient plus sujettes à l'invasion par des ravageurs ou des maladies que celles des régions tempérées n'a pas été étudié ; mais le plus grand nombre d'organismes que renferment les forêts tropicales et la plus grande incidence des infestations qu'on y observe tendraient à confirmer une telle hypothèse.

Conclusions

Les écosystèmes forestiers tropicaux diffèrent profondément de ceux créés ou modifiés par l'homme. Ces différences ont rarement été énumérées, identifiées et étudiées en détail, notamment en ce qui concerne la protection, et leur flore et faune.

Du point de vue de la protection, une différence majeure réside dans la faible incidence des principaux ravageurs et de la gravité relativement faible des problèmes phytopathologiques dans les forêts peu ou pas manipulées par rapport à la situation plus préoccupante dans les écosystèmes créés par l'homme. Dans ce dernier cas, les pullulements des ravageurs ont presque certainement des causes multiples : changements climatiques, absence ou inefficacité des prédateurs et des parasites, répartition de la population hôte et son uniformité d'âge; mais les données quantitatives confirmant le rôle et la signification de ces facteurs sont rares. Font aussi singulièrement défaut les études portant sur des espèces de ravageurs dans des stations caractérisées par des épidémies et dans des stations naturelles, afin de faire des comparaisons utiles. Les seules données disponibles sont généralement une liste d'espèces hôtes et concernent des observations superficielles sur l'abondance. Les études sur les modes traditionnels d'utilisation des forêts tropicales, notamment l'agriculture itinérante, en rapport avec les problèmes phytopathologiques, sont tout aussi rares : Ravageurs et maladies sont-ils dans ce cas un sérieux problème ? Comment les populations y font-elles face et quelles sont les solutions mises en œuvre ? Bien que les rendements soient faibles, l'état sanitaire des plantes est meilleur dans ces modes d'exploitation que dans les plantations. Il faudrait davantage d'informations sur les forêts ainsi exploitées, car les résultats des méthodes traditionnelles de lutte contre les ravageurs pourraient améliorer, dans une certaine mesure, les techniques employées dans les plantations modernes.

Les recherches nécessaires et les priorités

1. Création de deux ou plusieurs unités de recherche en vue d'étudier l'écologie des organismes vivant dans les forêts et les plantations. Les travaux devront porter sur la dynamique des populations, les effets du climat, des prédateurs et des parasites, la sélectivité et les échanges d'organismes entre plantes, la richesse en espèces et en individus, le rôle des organismes et leurs interactions.

La réduction progressive et peut-être de plus en plus rapide des forêts tropicales pour satisfaire les besoins en bois ainsi que le développement des plantations soulignent l'urgente nécessité de combler ces lacunes relatives aux aspects fondamentaux de l'écologie de ces formations. Il est essentiel d'entreprendre une action multidisciplinaire centrée sur les micro-organismes (virus, bactéries, champignons et nématodes) en raison de la pauvreté des informations quantitatives disponibles à ce sujet. Les unités de recherches devraient être créées pour une durée supérieure à 5 ans.

2. Établissement d'une banque centrale de données sur les ravageurs et les maladies de forêts tropicales.

Une telle banque de données pourrait être gérée par le Département des forêts de la FAO. Hepting (1965) a proposé un système de collecte des données bibliographiques relatives à la pathologie forestière sur une échelle mondiale. Un système plus complet est cependant nécessaire, pour plusieurs raisons : le domaine de la protection des forêts doit être couvert dans sa totalité; plusieurs ravageurs et maladies des régions tropicales ne sont pas mentionnés dans la littérature; de nombreux rapports donnent peu de détails sur la description, l'épidémiologie de ravageurs importants, l'étendue des dégâts causés par eux, alors que cette information peut être obtenue auprès d'un technicien ou d'un spécialiste (Gray, 1974*b*); de nombreux essais d'espèces, particulièrement d'essences exotiques, ont été faits durant la dernière décennie, en même temps qu'on assistait à une extension marquée des plantations (Gray, 1972*a*) (il y a eu aussi une aggravation parallèle des problèmes phytopathologiques, mais les échanges de données sur ces fléaux entre les pays tropicaux concernés sont restés faibles). La banque de données permettrait des quarantaines plus efficaces en identifiant les fléaux les plus dangereux susceptibles d'être introduits. Elle pourrait être mise à jour chaque année ou plus souvent par liaison directe avec chaque service forestier national.

3. Évaluation des méthodes de lutte contre les ravageurs et étude de la régulation de leurs populations.

Orians (1974) a recommandé d'apprécier la valeur des méthodes de lutte en vigueur dans les régions tempérées et d'examiner les possibilités d'application en zone tro-

picale. Il faudrait aussi, suggère-t-il, faire le point sur les concepts relatifs à la régulation des populations d'insectes, concepts encore mal précisés et sujets à controverse. Les méthodes actuelles de lutte en forêts tempérées ont été critiquées ; elles connaissent une évolution par suite de la mise au point d'autres méthodes de lutte comme l'usage de phéromones agrégatives et de susbstances répulsives, ou encore l'intervention de l'hélicoptère pour retirer les troncs morts ou endommagés qui contiennent des ravageurs. En outre le défaut d'informations sur la régulation des populations de ravageurs dans les forêts tropicales rend vaine une telle évaluation des techniques de lutte. Voir Bowers *et al.* (1976) pour les nouveaux développements de la lutte biologique.

La transposition aux tropiques des méthodes de lutte mises au point dans les régions tempérées doit être déconseillée (Gray, 1974*b* ; Lamb, 1974) ; des modifications ou un ajustement sont le plus souvent nécessaires. Ainsi, par exemple, la forêt peut représenter une ressource alimentaire importante ou abriter des groupes humains, de sorte qu'il est indispensable d'examiner soigneusement les effets de l'emploi de biocides. Beaucoup de fléaux et maladies importants des tropiques doivent être jugés de manière intrinsèque, car les problèmes qu'ils posent sont particuliers et ne peuvent que difficilement être comparés à ceux d'autres régions, notamment en zone tempérée. Par contre, lorsque les mêmes espèces se rencontrent en zone tempérée et en zone tropicale (c'est le cas chez les micro-organismes), on peut faire des comparaisons raisonnables et procéder à une évaluation plus correcte.

4. Adoption de techniques sylvicoles qui réduisent les risques de blessures et d'infections des arbres dans les divers types de plantations, et promotion de recherches sur les mécanismes de défense des arbres tropicaux atteints de blessures.

Mise au point d'un programme de recherches sur les possibilités et les limites de la plantation présentant un âge d'exploitabilité (rotation) en régions tropicales, plutôt que de procéder de façon empirique (« essai et erreur »).

Deux séries de considérations conduisent à avoir de sérieuses préoccupations pour la protection des plantations dans un proche avenir :

a) La plupart des plantations sont jeunes et les méthodes sylvicoles habituelles, élagage et coupes d'éclaircie, destinées à améliorer la croissance des arbres et leur port, doivent encore être pratiquées sur une vaste échelle. Les techniques utilisées s'inspirent largement de celles en usage dans les régions tempérées ou de celles appliquées à d'autres essences; elles devront être modifiées avant d'être normalisées. Comme les arbres sont blessés lors des opérations d'élagage et d'éclaircie, la mécanisation de telles techniques sur une large échelle ne pourra qu'accroître considérablement les voies d'accès aux agents pathogènes; cela est particulièrement vrai dans les régions tropicales pour les virus, les bactéries, les champignons et les insectes.

b) Peu de plantations de seconde rotation ont été établies, mis à part des opérations destinées à remplacer les pertes. Cela pourrait radicalement changer à l'avenir à la suite du récent progrès technique accompli dans la fabrication de pâte à papier à partir des bois tropicaux et de l'intérêt accordé de ce fait à des essences à croissance rapide. La coupe rase et la reconstitution des plantations tous les dix ans ou à des intervalles de temps inférieurs représentent une solution qui n'est pas dépourvue d'intérêt et qui risque d'être rapidement adoptée dans les basses terres des tropiques humides. Cela s'apparenterait à un système de récolte agricole, pour lequel l'expérience a montré la nécessité de la rotation et de la jachère. L'adoption de semblables pratiques dans les plantations tropicales paraît évidente.

Mais les risques d'infestation par des ravageurs et d'infection augmenteront pour deux raisons : *a*) la croissance et l'état sanitaire de la seconde génération d'arbres devraient être moins bons que pour la première ; ces arbres devraient être aussi plus vulnérables aux agressions et aux dommages d'agents destructeurs ; *b*) une aggravation des problèmes phytopathologiques est probable si le délai entre la première récolte et la plantation suivante est court. De nombreux agents pathogènes persistent un certain temps après l'abattage, notamment les pourritures des racines (Bakshi, 1965) ; et les termites (Gray, 1972*a*), qui infestent les arbres nouvellement plantés par le sol. Roberts (1973*a*) a alors recommandé d'abandonner l'habitude de replanter aussitôt après l'abattage afin de réduire les risques d'attaque par les coléoptères térébrants (Platypodidés et Scolytidés).

5. Développement des moyens d'accroître la résistance des principales essences.

Accroître la résistance des arbres aux ravageurs et aux maladies en milieu tropical est un exercice qui a été négligé par les forestiers et les biologistes (Gerhold, 1973). Une meilleure connaissance des mycorhizes devrait aussi contribuer à l'accroissement de la production et de la résistance aux maladies (Smith, 1974). Une telle négligence est probablement à attribuer à la durée et au coût de telles études, tandis que beaucoup de fléaux et maladies deviennent rapidement dévastateurs et que, d'autre part, nombre de chercheurs n'ont qu'un statut temporaire.

En raison de la multiplication des essais avec les mêmes espèces d'arbres (par exemple, *Araucaria*, *Eucalyptus* et *Pinus*) et de l'extension consécutive des dommages causés, il faudrait étudier sérieusement les possibilités d'obtenir des variétés résistantes. Les recherches dans ce domaine restent rares, mais on peut citer en Afrique la sélection réussie, d'après le phénotype et le mode de propagation, d'individus résistants aux *Dothistroma* (Ivory et Patterson, 1970 ; Gibson, 1974).

L'introduction ou la sélection de variétés plus résistantes n'est pas nécessairement une solution définitive (Levin, 1973; Viennot-Bourgin, 1974) parce que la qualité de leur bois ou toute autre caractéristique recherchée pourrait ne pas convenir, ou bien encore parce que ces variétés peuvent être victimes d'un autre ravageur. Mais ce n'est pas une raison suffisante pour ne pas poursuivre les recherches sur la sélection de variétés résistantes, mais il s'agit plutôt d'en élargir les objectifs et de faire preuve de prudence.

Bibliographie

ANON. World situation with regard to forest diseases. *Unasylva* (Rome, FAO), vol. 19, no. 3, 1965a, p. 107–112.

——. World situation with regard to forest insects. *Unasylva*, vol. 19, no. 3, 1965b, p. 113–120.

AUSTARA, O. *Gonometa podocarpi* Aur. (Lepidoptera: Lasiocampidae) a defoliator of exotic softwoods in East Africa. The biology and life cycle at Muko, Kigezi District in Uganda. *East African Agric. For. J.*, vol. 36, no. 3, 1971, p. 275–289.

——; MIGUNDA, J. *Orgyia mixta* Snell. (Lepidoptera : Lymantriidae) a defoliator of exotic softwoods in Kenya. *East African Agric. For. J.*, vol. 36, no. 3, 1971, p. 298–307.

——; JONES, T. Host list and distribution of lepidopterous defoliators of exotic softwoods in East Africa. *East African Agric. For. J.*, vol. 36, no. 4, 1971, p. 401–413.

*BAKSHI, B. K. Known and potential hazards from stem diseases. heart rots. In: *FAO/IUFRO Symp. on int. dangerous forest diseases and insects* (Oxford, 1964), vol. 1, 1965, 8 p.

——. Diseases of man-made forests. In: *World Symp. on man-made forests and their industrial importance* (Canberra), 1966, p. 639–661.

*——; KUMAR, D. Forest tree mycorrhiza. *Indian Forester*, vol. 94, no. 1, 1968, p. 79–84.

*——; SINGH, S. Heart rot in trees. In: Romberger, J. A.; Mikola, P. (eds.). *International Review of Forestry Research*, vol. III, 1970, p. 197–251.

BENNETT, F. D. Criteria for determination of candidate hosts and for selection of biotic agents. In: Maxwell, F. G.; Harris, F. A. (eds.). *Proceedings of the summer institute of biological control of plant insects and diseases*, p. 87–96. Jackson, University Press of Mississipi, 1974, 647 p.

*BOWERS, W. S.; OHTA, T.; CLEERE, J. S.; MARSELLA, P. A. Discovery of insect anti-juvenile hormones in plants. *Science*, vol. 193, no. 4253, 1976, p. 542–547.

BOYCE, J. S. *Forest pathology*. New York, McGraw-Hill, 1961, 572 p.

BROWN, K. W. Tests of insecticides against *Pineus* spp. in East Africa. *East African Agric. For. J.*, vol. 34, no. 2, 1970, p. 200–201.

BROWNE, F. G. *Pests and diseases of forest plantation trees*. Oxford, Clarendon Press, 1968.

BRUNCK, F.; FABRE, J. P. Note sur *Analeptes trifasciata* Fabricius, Coléoptère Cérambycide, grave ravageur d'*Anacardium occidentale* en Côte-d'Ivoire. *Bois et Forêts des Tropiques* (Nogent-sur-Marne), 134, 1970, p. 15–19.

*CARTER, W. *Insects in relation to plant disease*. 2nd ed. New York, Wiley, 1973, 759 p.

COOLING, E. N. G. *Fast growing timber trees of the lowland tropics. Pinus merkusii*. Comm. For. Institute, Dept. Forestry (Oxford), no. 4, 1968, 169 p.

DEBACK, P. The use of imported natural enemies in insect pest management ecology. In: *Proc. Tall Timbers Conf. Ecol. Anim. Control Habitat Manage.* (Tallahassee, 1971), 3, 1972, p. 211–233.

*EMDEN, H. F. Van (ed.). *Insect/plant relationships*. Oxford, Blackwell, for the Royal Entomological Society, 1973, 215 p.

——; WILLIAMS, G. F. Insect stability and diversity in agro-ecosystems. *Ann. Rev. Ent.*, 19, 1974, p. 455–475.

EVANS, H. C. Natural control of arthropods, with special reference to ants (Formicidae), by fungi in the tropical high forest of Ghana. *J. Appl. Ecol.*, 11, 1974, p. 37–49.

FABRE, J. P.; BRUNCK, F. Action du methidathion sur les chenilles mineuses des pousses des jeunes plants de Framire en Côte-d'Ivoire. *Bois et Forêts des Tropiques* (Nogent-sur-Marne), 155, 1974, p. 58–60.

FITTKAU, E. J.; KLINGE, H. On biomass and trophic structure of the Central Amazonian rain forest ecosystem. *Biotropica*, vol. 5, no. 1, 1973, p. 2–14.

*FOSTER, R. E. Known and potential hazards from root rot. In: *FAO/IUFRO Symp. on int. dangerous diseases and insects* (Oxford, 1964), vol. 1, 1965, 11 p.

FRANCKE-GROSMANN, H. Some investigations on the hazard of intercontinental spread of forest and timber insects. In: *FAO/IUFRO Symp. on int. dangerous diseases and insects* (Oxford, 1964), vol. 1, 1965, 11 p.

FRANZ, J. M. Forest insect control by biological measures. In: *FAO/IUFRO Symp. on int. dangerous diseases and insects* (Oxford, 1964), vol. 2, 1965, 24 p.

GEARY, T. F. Mukwa blight in Central Africa. *Plant Disease Recorder*, vol. 56, no. 9, 1972, p. 820–821.

GERHOLD, H. D. Forest trees. In: Nelson, R. R. (ed.). *Breeding plants for disease resistance: concepts and applications*, p. 375–386. University Park, Pennsylvania State University Press, 1973.

GIBSON, I. A. S. The impact of disease on forest production in Africa. In: *FAO/IUFRO Symp. on int. dangerous forest diseases and insects* (Oxford, 1964), vol. 1, 1965a, 14 p.

——. Forest pathology in East Africa. *East African Agric. For. J.*, vol. 31, no. 2, 1965b, p. 194–198.

——. The influence of disease factors on forest production in Africa. In: *14th IUFRO-Congress* (München), vol. 5, 1967, p. 327–360.

——. Diseases of *Pinus patula*. A review. *Comm. For. Rev.*, vol. 49, no. 3, 1970, p. 267–274.

——. Field control of *Dothistroma* blight of *Pinus radiata* using copper fungicide sprays. *East African Agric. For. J.*, vol. 36, no. 3, 1971, p. 247–274.

*——. *Dothistroma* blight of *Pinus radiata*. *Ann. Rev. Phytopathology*, 10, 1972, p. 51–72.

*——. Impact and control of *Dothistroma* blight of pines. *Eur. J. Forest Path.*, vol. 4, no. 2, 1974, p. 89–100.

——; HOWLAND, P. Graft failure in young *Cupressus lusitanica*. *East African Agric. For. J.*, vol. 35, no. 1, 1969, p. 52–54.

GIBSON, I. A. S.; HUDSON, J. C. Pelleting of pine seeds with rhizoctol and other fungicides for control of damping off in Kenya highland nurseries. *East African Agric. For. J.*, vol. 35, no. 1, 1969, p. 98–102.

——; MUNGA, F. M. A note on terminal crook disease of pines in Kenya. *East African Agric. For. J.*, vol. 35, no. 2, 1969, p. 135–140.

——; HOWLAND, A. K. The action of copper fungicides in the control of *Dothistroma* blight of pines, a pilot study. *East African Agric. For. J.*, vol. 36, no. 1, 1970, p. 139–153.

GRANHALL, I. Quarantine measures against forest diseases and pests. In: *FAO/IUFRO Symp. on int. dangerous diseases and insects* (Oxford, 1964), vol. 2, 1965, 8 p.

*GRAY, B. Economic tropical forest entomology. *Ann. Rev. Ent.*, 17, 1972a, p. 313–354.

——. The economics and planning of research into tropical forest insect pests. *Pest Articles and News Summaries*, vol. 20, no. 1, 1974a, p. 1–10.

——. Forest insect problems in the South Pacific Islands. *Comm. For. Rev.*, vol. 53, no. 1. 1974b, p. 39–48.

——. Observations on insect flight in a tropical forest plantation. III. Flight activity of Platypodidae (Coleoptera). *Z. Angew. Ent.*, vol. 75, no. 1, 1974c, p. 72–78.

——; WYLIE, F. R. Forest tree and timber insect pests in Papua-New Guinea. II. *Pacific Insects*, vol. 16, no. 1, 1974, p. 67–115.

GREENHAM, C. G.; HAWKSWORTH, F. G. Known and potential hazards to forest production by the mistletoes and dwarf mistletoes. In: *FAO/IUFRO Symp. on int. dangerous forest diseases and insects* (Oxford, 1964), vol. 1, 1965, 11 p.

*GREMMEN, J. Stem diseases of conifers caused by rust fungi. In: *FAO/IUFRO Symp. on int. dangerous forest diseases and insects* (Oxford, 1964), vol. 1, 1965, 15 p.

HARRISON, J. L. The distribution of feeding habits among animals in a tropical rain forest. *J. Anim. Ecol.*, vol. 31, no. 1, 1962, p. 53–63.

*HAWKSWORTH, F. G.; WIENS, D. *Biology and classification of dwarf mistletoes (Arceuthobium)*. Washington, D.C., USDA, Agric. Handbook, no. 401, 1972, p. 1–234.

HEPTING, G. H. Appraisal and prediction of international forest disease hazards. In: *FAO/IUFRO Symp. on int. dangerous forest diseases and insects* (Oxford, 1964), vol. 1, 1965, 12 p.

HOCKING, D. Stem canker and pink stain of teak in Tanzania associated with *Fusarium solani*. *Plant Disease Reporter*, vol. 52, no. 8, 1968, p. 628–629.

——; JAFFER, A. A. Field observations on root rot of teak in Tanzania. *FAO Plant Prot. Bull.*, vol. 15, no. 1, 1967, p. 10–14.

*HODGES, Jr., C. S. Seed and seedling diseases of forest trees of the world. In: *FAO/IUFRO Symp. on int. dangerous forest diseases and insects* (Oxford, 1964), vol. 1, 1965, 8 p.

HOLLOWAY, C. W. The protection of man-made forests from wildlife. In: *World Symp. on man-made forests and their industrial importance* (Canberra), 1966, p. 697–715.

HOWLAND, A. K.; GIBSON, I. A. S. A note on *Diplodia* spp. on pines in East Africa. *East African Agric. For. J.*, vol. 35, no. 1, 1969, p. 45–48.

HUFFAKER, C. B. Some implications of plant-arthropod and higher-level arthropod-arthropod food links. *Environmental Ent.*, vol. 3, no. 1, 1974, p. 1–9.

*HULL, R. Mycoplasma and plant diseases. *Pests and News Summaries*, vol. 18, no. 2, 1972, p. 154–164.

HUTTON, R. S.; RASMUSSEN, R. A. Microbiological and chemical observations in a tropical forest. In: Odum, H. T.; Pigeon, R. F. (eds.). *A tropical rain forest. A study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico*, p. F-43–F-56. U.S. Atomic Energy Commission (USAEC), Div. of Technical Information, 1970, 1 678 p.

IVORY, M. H. *Fusicoccum tingens* Goid.: a wound pathogen of pines in East Africa. *East African Agric. For. J.*, vol. 32, no. 3, 1967a, p. 341–343.

——. A seedling blight of *Vitex keniensis* Turrill. *East African Agric. For. J.*, vol. 32, no. 4, 1967b, p. 393–398.

——. A technique for root cuttings of *Pinus radiata* in Kenya. *East African Agric. For. J.*, vol. 36, no. 4, 1971, p. 356–360.

IVORY, M. H. *Poria* root disease of exotic forest trees in East Africa. *East African Agric. For. J.*, vol. 39, no. 2, 1973, p. 180–188.

——; PATERSON, D. N. Progress in breeding *Pinus radiata* resistant to *Dothistroma* needle blight in East Africa. *Silvae Genetica*, vol. 19, no. 1, 1970, p. 38–42.

*JANZEN, D. H. Seed predations by animals. *Ann. Rev. Ecology Systematics*, 2, 1971, p. 465–492.

——. Sweep samples of tropical foliage insects: effects of seasons, vegetation types, elevation, time of day and insularity. *Ecology*, vol. 54, no. 3, 1973, p. 687–708.

JONES, N. Records and comments regarding flowering of *Triplochiton scleroxylon* K. Schum. *Comm. For. Rev.*, vol. 53, no. 1, 1974, p. 52–56.

——; KUDLER, J. Fruit development and insect pests of *Terminalia ivorensis* A. Chev. *Comm. For. Rev.*, vol. 50, no. 3, 1971, p. 254–262.

KRSTIC, M. Cankers of forest trees. In: *FAO/IUFRO Symp. on int. dangerous forest diseases and insects* (Oxford, 1964), vol. 1, 1965, 18 p.

KUDLER, J. Problem of forest insect defoliation in Ghana. In: *14th IUFRO-Congress* (München, 1967), vol. V, 1967, p. 618–628.

KULKARNI, D. H. Protection of forests against wildlife in the tropics. In: *Proc. 6th World Forestry Cong.* (Madrid, 1966), vol. II, 1968, p. 1924–1927.

KUNTZ, J. E. Forest disease control: indirect measures. In: *FAO/IUFRO Symp. on int. dangerous forest diseases and insects* (Oxford, 1964), vol. 2, 1965, 10 p.

LAMB, A. F. A. *Fast growing timber trees of the lowland tropics. Gmelina arborea*. Comm. For. Institute, Dept. Forestry (Oxford), no. 1, 1968a, 31 p.

——. *Fast growing timber trees of the lowland tropics. Cedrela odorata*. Comm. For. Institute, Dept. Forestry (Oxford), no. 2, 1968b, 46 p.

——. *Fast growing timber trees of the lowland tropics. Pinus caribaea*. Comm. For. Institute, Dept. Forestry (Oxford), no. 5, 1971, 254 p.+annexe.

——; NTIMA, O. O. *Fast growing timber trees of the lowland tropics. Terminalia ivorensis*. Comm. For. Institute, Dept. Forestry (Oxford), no. 5, 1971, 72 p.

LAMB, K. P. *Economic entomology in the tropics*. London, Academic Press, 1974, 195 p.

LAMPRECHT, H. La silvicultura tropical en relación con el establecimiento de plantaciones forestales y el manejo de los bosques naturales. *Instituto Forestal Latino-Americano de Invest. y Capacitación* (Mérida, Venezuela), 22, 1966, p. 18–32.

LAWS, R. M. Elephants as agents of habitat and landscape change in East Africa. *Oikos*, 21, 1970, p. 1–15.

LEE, R. F. *A preliminary annotated list of Malawi forest insects*. Malawi, Forest Research Institute, Research Record, no. 40, 1971, 132 p.

——. *A preliminary account of the biology and ecology of Plagiotriptus spp. (Orthoptera : Eumastacidae)*. Malawi, Forest Research Institute, Research Record, no. 48, 1972, 100 p.

LEVIN, D. A. The role of trichomes in plant defence. *Quart. Rev. Biology*, vol. 48, no. 1, 1973, p. 3–15.

*LEVY, C. *Sapstain of stored wood products and its control. A review of the literature*. Port Moresby, Forest Products Research Centre, 1968, 37 p. multigr.

MACCUAIG, R. D.; DAVIES, R. L. The toxicity of some insecticides against *Manowia* sp. (Acridoidea : Eumastacidae), a pest of *Pinus* plantations in Malawi. *East African Agric. For. J.*, vol. 37, no. 4, 1972, p. 272–278.

MATHUR, R. N. ; CHATTERJEE, P. N. ; SEN-SARMA, P. K. Biology, ecology and control of *Ailanthus* defoliator *Atteva fabriciella* Swed. (Lepidoptera : Yponomeutidae), the defoliator of *Ailanthus excelsa*. *Indian Forester*, vol. 96, no. 7, 1970, p. 538–552.

MCNABB, Jr., H. A 'new' concept of forest tree disease control: physiological suppression. In: *FAO/IUFRO Symp. on int. dangerous diseases and Insects* (Oxford, 1964), vol. 2, 1965, 2 p.

*MIKOLA, P. Mycorrhizal inoculation in afforestation. In: Romberger, J. A.; Mikola, P. (eds.). *International Review of Forestry Research*, vol. III, 1970, p. 123–196.

MURDOCH, W. W.; EVANS, F. C.; PETERSON, C. H. Diversity and pattern in plants and insects. *Ecology*, vol. 53, no. 5, 1972, p. 819–829.

*NOBLE, M.; RICHARDSON, M. J. An annotated list of seed-borne diseases. *Comm. Mycological Institute, Phytopathological Pap.*, no. 8, 1968, 191 p.

NORDIN, V. J. The intercontinental spread of forest pathogens. In: *FAO/IUFRO Symp. on int. dangerous forest diseases and insects* (Oxford, 1964), vol. 1, 1965, 14 p.

NTIMA, O. O. *Fast growing timber trees of the lowland tropics. The Araucarias*. Oxford, Comm. For. Institute, Dept. Forestry, no. 3, 1968, 139 p.

ODERA, J. A. Insecticidal control of *Pineus* sp. (Homoptera : Adelgidae) in East Africa. *Pests and News Summaries*, vol. 17, no. 4, 1971, p. 464–467.

——. A defoliator of pines, *Orgyia hopkinsi* (Lepidoptera : Lymantriidae) in Turbo, Kenya. *Canadian Ent.*, vol. 104, no. 3, 1972a, p. 355–360.

——. Insecticidal control of *Pineus* sp. (Homoptera : Adelgidae) in East Africa. *East African Agric. For. J.*, vol. 37, no. 4, 1972b, p. 308–312.

——. The incidence and host trees of the pine woolly aphid, *Pineus pini* (L.), in East Africa. *Comm. For. Rev.*, vol. 53, no. 2, 1974, p. 128–136.

OLEMBO, T. W. The incidence of Cypress canker disease in East Africa. *East African Agric. For. J.*, vol. 35, no. 2, 1969, p. 166–173.

——. Studies on *Armillaria mellea* in East Africa. Effect of soil chelates on penetration and colonization of *Pinus patula* and *Cupressus lusitanica* wood cylinders by *Armillaria mellea* (Vahl. ex Fr.) Kummar. *Eur. J. Forest Path.*, vol. 2, no. 3, 1972, p. 134–140.

OLOFINBOBA, M. O. Sap stain in *Antiaris africana*, an economically important tropical white wood. *Nature*, 249, 1974, p. 860.

OMAR, A.; DE VOS, A. Damage to exotic softwoods by Sykes monkeys (*Cercopithecus mitus kolbi* Neuman). *East African Agric. For. J.*, vol. 35, no. 4, 1970, p. 323–330.

ORIANS, G. Tropical population ecology. In: Farnworth, E. G.; Golley, F. B. (eds). *Fragile ecosystems. Evaluation of research and applications in the neotropics*, p. 5–65. Berlin, New York, Springer Verlag, 1974, 258 p.

OSISANYA, E. O. The effect of attack of *Diclidophlebia eastopi* (Vond.) (Homoptera : Psyllidae) on the survival of *Triplochiton scleroxylon* (K. Schum.). *Nigerian Ent. Mag.*, vol. 2, no. 1, 1969, p. 19–25.

——. Effect of shade on the rate of infestation of *Triplochiton scleroxylon* by *Diclidophlebia* species. *Ent. Exp. & Appl.*, vol. 13, no. 2, 1970, p. 125–132.

PAULIAN, R. The termites of Madagascar. In: Krishna, K.; Weesner, F. M. (eds.). *Biology of Termites*, p. 281–294. New York, Academic Press, vol. II, 1970, 643 p.

PEREGRINE, W. T. H.; SIDDIQI, M. A. A revised and annotated list of plant diseases in Malawi. *Comm. Mycological Institute, Phytopathological Pap.*, no. 16, 1972, 51 p.

PROCTER, J. E. A. Diseases of pines in the Southern Highlands Province, Tanganyika. *East African Agric. For. J.*, vol. 31, no. 2, 1965, p. 203–209.

REDDY, M. A. R. Damping-off in conifer nurseries in India. *Indian Forester*, vol. 95, no. 7, 1969, p. 475–479.

RICHARDS, P. W. The tropical rain forest. *Scientific American*, vol. 229, no. 6, 1973, p. 58–67.

ROBERTS, H. The Platypodidae of Nigeria (Coleoptera). I. The mountains. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, vol. 83, no. 3–4, 1971, p. 243–301.

——. *Forest entomology. Fiji*. 1973a, 33 p. multigr.

——. The Platypodidae of Nigeria (Coleoptera). III. The low altitude rain forest. *Revue Zool. Botanique Africaines*, vol. 87, no. 2, 1973b, p. 344–378.

ROSEVEAR, D. R. *The rodents of West Africa*. London, British Museum (Natural History), Publ. no. 677, 1969, 604 p.

*ROSSELL, S. E.; ABBOT, E. G. M.; LEVY, J. F. Bacteria and wood. A review of the literature relating to the presence, action and interaction of bacteria in wood. *J. Inst. Wood Science*, vol. 6, no. 2, 1973, p. 28–35.

RUDINSKY, J. A.; SARTWELL, C. Jr.; GRAVES, T. M.; MORGAN, M. E. Granular formulation of methylcydokexenone: an antiaggregative pheromone of the Douglas fir and spruce bark beetles (Coleoptera : Scolytidae). *Z. Ang. Ent.*, vol. 75, no. 3, 1974, p. 254–263.

RUEHLE, J. L. Nematodes and forest trees, types of damage to tree roots *Ann. Rev. Phytopathology*, 11, 1973, p. 99–118. Academic Press, 1972, 563 p.

SANG, F. K. A.; MUNGA, F. M. Trials of fungicides for control of terminal crook in *Pinus radiata* in Kenya. *East African Agric. For. J.*, vol. 39, no. 1, 1973, p. 41–45.

SCHEDL, K. E. *Monographie der Familie Platypodidae, Coleoptera*. The Hague, Junk, 1972, 322 p.

SELISKAR, C. E. Virus and virus like disorders of forest trees. In: *FAO/IUFRO Symp. on int. dangerous forest diseases and insects* (Oxford, 1964), vol. 1, 1965, 44 p.

SHAIN, L.; HILLIS, W. E. Ethylene production in *Pinus radiata* in response to *Sirex-Amylostereum* attack. *Phytopathology*, vol. 62, no. 12, 1972, p. 1407–1409.

SHIGO, A. L.; HILLIS, W. E. Heartwood, discolored wood, and micro-organisms in living trees. *Ann. Rev. Phytopathology*, 11, 1973, p. 197–222.

SIMMONDS, F. J. Economics of biological control. *Pests and News Summaries*, vol. 14, no. 3, 1968, p. 207-215.

SMITH, S. E. Mycorrhizal fungi. *Critical Rev. Microbiology*, vol. 3, no. 3, 1974, p. 275–313.

SPAULDING, P. *Foreign diseases of forest trees of the world*. Washington, D.C., USDA, Agric. Handbook no. 197, 1961, 361 p.

STYLES, B. T. The flower biology of the Meliaceae and its bearing on tree breeding. *Silvae Genetica*, vol. 21, no. 5, 1972, p. 175–182.

VIENNOT-BOURGIN, G. The role of phytopathological research in developing countries. *Phytopathology*, vol. 64, no. 7, 1974, p. 912–917.

VITE, J. P. Pest management systems using synthetic pheromones. *Contrib. Boyce Thompson Institute*, vol. 24, 1970, p. 343–350.

WEBB, L. J. Biological aspects of forest management. *Proc. Ecol. Soc. Aust.*, 3, 1968, p. 91–95.

*WHITMORE, T. C. *Tropical rain forests of the Far East*. Oxford, Clarendon Press, 1975, 278 p., 550 références.

WING, L. D.; BUSS, I. O. Elephants and forests. *Wildlife Monographs*, vol. 19, no. 2, 1970, p. 1–92.

Deuxième partie

Les hommes et les types d'exploitation des écosystèmes forestiers tropicaux

Introduction

Les biocénoses sont des communautés associant diverses espèces d'êtres vivants. Les biotopes sont les milieux physiques au sein desquels ces communautés vivent. Entre les occupants d'un même biotope joue « un ensemble extraordinairement complexe d'influences réciproques. Le but de l'écologie est d'en dégager les caractéristiques principales et les rapports avec les facteurs abiotiques. C'est ce réseau d'interactions multiples qui permet de définir complètement un écosystème » (Lamotte, 1969)[1]. Dans un écosystème, chaque espèce occupe une position et remplit une fonction qui lui sont propres. En l'absence de toute modification des composantes physiques du milieu, les écosystèmes restent à l'intérieur d'une plage de stabilité n'excluant cependant pas les évolutions mineures. Les auteurs européens ont souvent employé, pour désigner cet état, les termes d'équilibre, climax ou homéostasie. Aux États-Unis, on insiste davantage sur une dynamique d'origine à la fois interne et externe, et capable, entre deux seuils de rupture, de provoquer une certaine réorganisation des rapports entre éléments. L'équilibre n'est pas statique, mais les écosystèmes se montrent capables, dans certaines limites, de résister souplement aux modifications du milieu ambiant et aux brusques variations de la densité des populations.

C'est sur ces bases que l'on s'est efforcé de prendre en considération l'homme comme partie intégrante des écosystèmes. Une telle démarche revient à fonder sur des bases biologiques solides une nouvelle géographie humaine analysant la place de l'homme dans les milieux où il vit. Une nouvelle géographie humaine qui est en même temps un retour aux sources, et plus précisément à l'époque où Vidal de La Blache (1921)[2] écrivait : « Au point de vue géographique, le fait de cohabitation, c'est-à-dire l'usage en commun d'un certain espace, est le fondement de tout. » Cette « interdépendance de tous les cohabitants d'un même espace » légitime un point de vue écologique sur l'homme et la façon dont il occupe et utilise le sol.

Les points de vue et les techniques de l'écologie ne sauraient pourtant être transposés tels quels et sans précaution dans le domaine des rapports entre l'homme et le milieu naturel. Ce qui rapproche le plus l'homme de l'animal, c'est la façon dont les conditions d'existence dans le milieu affectent son organisme. Dans les chapitres 15, 16, 17 et 18, on examinera successivement ce qu'ont de spécifique la démographie, l'alimentation, la santé des hommes vivant en milieu tropical forestier et, pour finir, l'empreinte de ce milieu sur leur organisme lui-même. Il s'agit d'une autécologie de l'espèce humaine et l'on pourra apprécier les limites, les contraintes, les agressions que l'homme, vivant dans les écosystèmes forestiers, doit affronter sur le plan organique; et, s'agissant des réactions de l'organisme, comment et jusqu'à quel degré, celui-ci résiste et s'adapte; ou, inversement, se trouve affaibli par rapport à la situation qui est la sienne dans d'autres types d'écosystèmes. La présence même des hommes dans les milieux forestiers implique leur adaptation. L'étendue et la qualité de cette adaptation sont seules en cause. Et la façon dont elle se manifeste : individuellement et dans le cours de l'existence, ou par l'effet d'une pression sélective au niveau des populations. Mais, dans tous les cas, la « réponse » au milieu ne saurait être réduite à des mécanismes purement biologiques. Elle est largement conditionnée par des habitudes, des attitudes et des solidarités qui sont du ressort de la culture et qui sont transmises par l'effet d'une reproduction sociale.

L'exploitation des écosystèmes forestiers par les groupes humains manifeste à un degré encore supérieur l'autonomie de ces derniers vis-à-vis du déterminisme génétique de l'espèce. Il est vrai que les systèmes de production, de la même façon que l'organisme humain, sont plus ou moins efficacement « adaptés » au milieu-support ; les sociétés ne survivraient pas dans le cas contraire. Il est également vrai que la forme générale de cette adaptation tient compte des caractères génétiques de l'humanité. Une dérive sélective peut même se produire, en matière d'hérédité, sous la pression d'environnements particuliers (anémie à falciforme, caractères sanguins particuliers des populations andines de haute altitude). Mais aucun trait du génome, ni général ni particulier, ne peut être raisonnablement mis en rapport avec la forme des outils, le choix des plantes utilisées ou les techniques de fertilisation ; et pas davantage avec la combinaison globale définissant le système de vie d'une population parmi d'autres. La variété constatée dans ce domaine est considérable. Elle résulte d'inventions ou d'emprunts particuliers qu'il serait abusif de vouloir faire dériver de telle ou telle modification du patrimoine héréditaire. En présence des mêmes contraintes (ou facilités) naturelles, l'adaptation des groupes humains utilise selon les temps et les lieux des voies très diverses. Entre les

1. Lamotte, M. *Écologie.* Dans : *Encyclopaedia universalis*, vol. 5, p. 923-933. Paris, 1969, 1106 p.
2. Vidal de La Blache, P. *Principes de géographie humaine.* Paris, Armand Colin, 1921. 327 p.

populations du domaine forestier tropical, l'éloignement ou les obstacles géographiques ont été cause, avec le temps, d'une certaine différenciation génétique. Des caractères héréditaires se sont développés et apparaissent aujourd'hui propres à certains espaces. Mais ces caractères, même quand ils s'associent pour définir des types morphologiques évidents, n'ont qu'une importance mineure. Personne n'a jamais pu prouver qu'ils aient la moindre influence sur l'orientation ou la qualité des efforts par lesquels les hommes tirent leur subsistance du milieu. La diversité des systèmes de production, et de chacune de leurs composantes, est bien le fait d'une différenciation culturelle, c'est-à-dire de l'histoire très brève qui va du Néolithique à nos jours (s'agissant de l'agriculture, élément essentiel de cette diversité). C'est là un point capital qui marque déjà une profonde rupture quand on passe de l'écologie naturelle à l'écologie humaine. Vis-à-vis du milieu, la réponse des espèces animales n'est pas toujours rigoureusement fixée par l'hérédité. Il peut exister une marge de jeu, une possibilité d'apprentissage et donc un minimum d'indétermination quant à la place et au rôle d'une espèce dans l'écosystème où elle s'intègre. Sur ce plan comme sur d'autres, les recherches de ces 20 dernières années ont mis en évidence une certaine continuité de l'animal à l'homme. Chez le premier, les conduites acquises ressortissent déjà, pour une part, à un héritage social. Mais cette part, même chez les espèces les plus évoluées, reste une part mineure, et la diversité de comportements qui en résulte est infiniment moindre que chez l'homme.

La variété des réponses culturelles au problème de la survie dans un environnement donné implique donc pour l'homme une certaine liberté d'action vis-à-vis des autres constituants des écosystèmes. L'animal-homme ne subit pas seulement les effets du milieu, avec une place assignée entre des limites toujours étroites, il s'extrait en quelque sorte de cette position organique en agençant à son bénéfice, et selon ses capacités techniques et organisationnelles, les écosystèmes. En d'autres termes, il cesse de participer à l'équilibre et, de ce fait, rompt l'équilibre. Il faut souligner que dans la nature rien n'est jamais vraiment stable, des réarrangements se produisent et se sont produits bien avant l'homme. Là encore, tout est une question de degré, de vitesse relative. De la cueillette en forêt aux plantations modernes et à la ville construite verticalement, les transformations vont en s'accélérant. De chacune d'elles à la suivante, les paliers de plus en plus brefs ne représentent plus que des équilibres transitoires. La prise de contrôle des écosystèmes, étroitement liée à l'accroissement démographique et à l'élargissement de la vie de relations, confère une puissante originalité à l'écologie humaine. La nature n'est plus seulement le lieu ou le cadre des activités, elle fait globalement l'objet d'une exploitation. Le souci de conservation et de protection de la forêt, menacée de destruction par les excès de cette exploitation, réintroduit l'idée d'un équilibre au moins relatif, au niveau supérieur du couple formé par la nature et l'homme. Mais l'homme, dès les premiers stades de l'agriculture, n'est plus ce ramasseur qui devait à chaque instant composer avec les forces naturelles et les autres espèces. S'il commande toujours à la nature en lui obéissant, selon la célèbre formule, c'est lui désormais qui mène le jeu. C'est pourquoi, en matière d'écosystèmes humanisés, une simple typologie ne suffit pas. Les chapitres 19, 20 et 21, traitant de la forêt dans ses rapports à l'homme, mettront l'accent au contraire sur la dynamique qui fait passer d'une forme d'exploitation à une autre, plus productive. Deux phénomènes liés constituent le moteur des changements : l'invention technique et le croît démographique. Le second agit à son tour selon une double modalité : l'expansion des hommes dans l'espace signifie l'occupation progressive des terres neuves, la forêt intacte en l'occurrence, désormais impliquée dans le cycle des cultures et des jachères; leur multiplication sur place mène au raccourcissement des jachères, à l'instauration de la culture permanente, à la suppression de ce qui reste de la forêt.

Dans les rapports entre les sociétés humaines et les écosystèmes, la notion d'échelle prend une grande importance : l'échelle des temps et celle de l'espace. Le chapitre 19, qui aborde les problèmes sous l'angle de la géographie humaine, fera une large place à cette notion. Le temps n'est plus où la géographie pouvait s'assigner comme objet la simple mise en relation du « milieu naturel » et des hommes. Cet objectif est devenu pour elle inséparable de l'intérêt porté aux médiations de toute nature, inscrites dans l'étendue et la durée, qui s'interposent entre les espaces naturels et leurs occupants : médiation par l'histoire, par les générations solidaires dans le temps pour la mise au point et la perpétuation, au niveau de chaque groupe, d'un arsenal de techniques de production; médiation par la société, telle qu'elle fonctionne dans le présent, avec des spécialisations, ses différenciations dans le partage des tâches productives et des ressources; médiation par les espaces, reliés et hiérarchisés, sur le double plan des échanges (de biens mais aussi d'informations) et de l'organisation politique, de façon qu'à l'intérieur de chaque portion de la surface terrestre d'autres espaces et d'autres hommes, souvent très éloignés, font sentir une influence souvent décisive; médiation enfin par les densités de population, produit complexe d'un ensemble d'actions et de rétroactions entre l'accroissement démographique, le progrès des techniques de production et l'efficacité du contrôle politico-territorial.

15 Démographie

Introduction
La transition démographique : un concept unificateur

Problèmes méthodologiques

Rapports démographie-écosystème

Types d'exploitation et caractéristiques démographiques associées

Caractéristiques démographiques
Effectifs globaux
Densités différentielles
Distribution de la population par sexe et par âge
Composition ethnique
Urbanisation et répartition socio-professionnelle
Natalité et fécondité
Mortalité
Accroissement naturel

Les recherches nécessaires et les priorités

Bibliographie

Introduction

Les groupes humains dans les écosystèmes forestiers tropicaux comprennent, d'une part, ceux dont les activités se situent à l'intérieur de ces écosystèmes et, d'autre part, ceux entretenant des rapports avec des sociétés non forestières. La forêt tropicale ne subsiste relativement intacte que dans quelques régions, où se rencontrent aussi des populations humaines très restreintes, dont la vie n'est pas directement affectée par des activités basées sur des systèmes économiques et sociaux se situant essentiellement en dehors de la zone forestière tropicale.

Les caractéristiques démographiques des populations humaines comprennent la délimitation de ces populations et de leurs sous-groupes, la détermination de la natalité en fonction de l'âge et du sexe, des taux de mortalité et de migration, ainsi que les divers types de structure, de croissance des populations, leur évolution et leur répartition dans le temps et l'espace.

On peut faire à l'ethnologie la critique de présenter des analyses fonctionnelles à partir de la description idéalisée des structures sociales d'un petit nombre de groupes humains obscurs, en montrant rarement comment cette structure se comporte face aux variations mésologiques, démographiques ou historiques, et sans référence systématique aux interactions avec le reste du monde (Hackenberg, 1974). Leach (1954) rompit avec une telle tradition et essaya de décrire des variations dans la structure sociale d'un groupe ethnique et de les associer systématiquement à des différences au niveau des modes d'exploitation (essartage ou agriculture itinérante et agriculture irriguée, par exemple), mais il ne parvint pas à relier ces changements aux caractéristiques démographiques.

Les démographes choisissent généralement des échantillons représentant l'unité nationale pour leurs analyses et leurs descriptions. Les données sont regroupées, malgré des différences importantes dans les comportements des gens, dans des groupes organisés ayant des intérêts communs. Des particularités individuelles sont parfois prises en considération, mais la structure sociale et ses rapports avec la démographie et l'environnement ne le sont pas. Des essais de synthèses des données démographiques à l'échelle des continents ou de sous-continents dans les régions tropicales ont été faits (Davis, 1971; Caldwell et Okonjo, 1978), mais ces travaux ont davantage porté sur la description et la reconstruction historique des faits

démographiques que sur l'analyse des relations entre l'environnement et les variables démographiques. De plus, la plupart des méthodes démographiques supposent que les populations ne sont pas affectées par des migrations, et bien des techniques parmi les plus efficaces supposent que les taux de natalité et de mortalité sont constants, ce qui n'est pas vrai pour la plupart des populations considérées ici.

La marge d'erreur dans les prévisions des taux de croissance et de la taille des populations est souvent supérieure à ce qu'on peut admettre, car de petites erreurs peuvent avoir d'importantes conséquences économiques. D'autre part, la capacité des nations à contrôler volontairement la taille de leurs populations n'a pas toujours été couronnée de succès, ce qui suggère que, malgré la prodigieuse quantité de données existantes, l'application de la théorie démographique n'est pas encore au point. Les théoriciens se sont généralement fondés, en ce qui concerne les principes explicatifs, sur le déterminisme physiologique ou biologique de la mort ou de la capacité à se reproduire, ou sur la « nature humaine », et n'ont guère réussi ou cherché à utiliser l'environnement comme un élément déterminant les caractéristiques démographiques. Ils ne se sont pas non plus intéressés à l'étude des conséquences de la démographie sur l'environnement. Il n'existe pas au demeurant de théorie d'ensemble généralement admise qui traite des relations entre l'écosystème forestier tropical et la démographie.

La plupart, sinon la totalité, des problèmes théoriques essentiels qui se posent à la démographie dans le monde pourraient être considérés, ou l'ont été, dans les études des populations humaines des régions tropicales, mais aucune théorie générale n'a vu le jour qui porte témoignage des études comparées. Les sociétés peuvent modifier (consciemment ou inconsciemment) les relations entre la taille de leur population et leur environnement de diverses manières, et notamment par des modifications de la quantité de ressources fondamentales en changeant le contrôle territorial ou à travers des pratiques sociales comme le commerce, ou bien par des innovations techniques influant sur la fécondité et l'immigration, ou sur la mortalité et l'émigration (voir chapitre 19, 1re partie). Généralement ces tactiques agissent simultanément; elles n'agissent pas de la même façon pour toutes les fractions de la population, de sorte que les distributions au sein de la population peuvent changer.

Plusieurs théories démographiques rationalistes supposent que les gens tâchent de rendre maximal ou optimal un élément particulier (plaisir sexuel, prestige social, contrôle de la production, bien-être économique pour les gens âgés, perpétuation de la lignée, etc.), mais les auteurs de ces théories ne prennent généralement pas en considération l'action simultanée de plus d'une motivation, ni même dans quelle mesure les buts à long terme et à court terme peuvent s'équilibrer, être convergents ou au contraire contradictoires. On peut présumer que tous les gens ont un besoin de prestige, de plaisir sexuel, qu'ils souhaitent contrôler les ressources, qu'ils désirent la sécurité pour leur retraite, éviter d'être dominés et parvenir au bien-être économique le plus élevé, etc. Mais comment tous ces facteurs interfèrent-ils?

Les théories non rationalistes cherchent à expliquer les différences ou les changements dans les taux démographiques en considérant les facteurs biologiques qui affectent la natalité, la mortalité et les migrations, sans recourir à une analyse des motivations. La détermination mathématique des caractéristiques des populations est d'une simplicité trompeuse. La taille de la population est égale à la somme des naissances, moins les décès, plus la migration nette; la composition par âge et par sexe de la population est le résultat de la prise en compte des taux de natalité en fonction de l'âge et du sexe, ainsi que des taux de mortalité et de migration. Ainsi les facteurs qui augmentent l'espérance de vie tendent à augmenter la croissance de la population, tandis que ceux qui réduisent la fécondité diminuent cette croissance, mais chacun de ces facteurs affecte aussi la structure par âge de la population et exerce ainsi une rétroaction sur la croissance future.

Comme on l'a souvent noté, le contact entre deux populations s'est généralement traduit, au début, par l'augmentation de la mortalité due à l'introduction de nouvelles maladies, de nouveaux agents vecteurs et réservoirs de virus, ou consécutive à l'accroissement de la morbidité par suite de la promiscuité. Puis on a généralement constaté le déclin de la mortalité dû à l'augmentation de l'immunité biologique ou à un comportement adéquat — déplacement loin des zones impaludées, port de vêtements protecteurs, suppression des agents vecteurs, lutte prophylactique ou curative et prévention des famines.

Les facteurs biologiques de la fécondité sont au moins aussi compliqués que ceux affectant la mortalité. Les travaux de Calhoun (1962) effectués sur les rongeurs indiquent empiriquement l'existence d'une interaction directe entre une densité de population élevée et le contrôle de la fécondité; en effet, dans des cages surpeuplées, des rats manifestent des changements dans leur structure sociale et enregistrent une perturbation de leur capacité reproductrice. Des mécanismes analogues pourraient expliquer le déclin de la fécondité humaine dans les villes. Romaniuk (1968) a étudié la fécondité relativement basse en Afrique tropicale et conclut : « La stérilité est physiologique, et non pas volontaire. Cette conception est étayée par l'étude de divers facteurs culturels et biologiques liés à la fécondité... La stérilité physiologique observée dans les régions de basse fécondité est causée par les maladies vénériennes. » Le mécanisme biologique qui agit le plus nettement sur la fécondité est l'association entre lactation (allaitement) et aménorrhée *post-partum* (Potter *et al.*, 1965; Jain et Sun, 1972; Simpson-Hebert, 1975). Le retour de la fécondabilité *post-partum* est inhibé par la suppression de la menstruation par la lactation. Ainsi, pour une femme allaitant son enfant, le risque de concevoir est réduit par rapport à une femme ayant un âge et un nombre d'enfants semblables mais qui n'allaite pas. Les facteurs inhibant la lactation (par exemple substitution précoce d'autres aliments au lait maternel, arrêt de l'allaitement pour des raisons culturelles, travail des mères les éloignant de leurs jeunes enfants, mortalité périnatale, etc.) devraient hâter

le retour de l'ovulation et diminuer le temps séparant les conceptions. Les facteurs de modernisation (lait en bouteille, travail des femmes dans l'industrie) devraient donc diminuer l'infécondité *post-partum* et bouleverser éventuellement les mécanismes inconscients de régulation de la fécondité inhérents aux sociétés agricoles traditionnelles. La substitution au lait maternel d'aliments conditionnés pourrait ainsi avoir un effet synergique d'augmentation de la fécondité en exposant l'enfant à un risque plus grand de malnutrition, d'infection et de mortalité, et la mère à un risque plus élevé de grossesses rapprochées.

Davis et Blake (1956) ont raison de souligner les facteurs sociaux qui inhibent ou facilitent le risque de fécondation, de développement et d'accouchement d'un enfant vivant, et qui sont souvent indépendants des motivations conscientes des parents. Nag (1967) a étudié l'influence de la structure familiale sur la fréquence des rapports sexuels (toutes choses égales par ailleurs, une fréquence élevée de ces rapports devrait être associée à une grande fécondité). Il a montré que la fécondité en Inde était plus élevée dans les familles nucléaires que dans les familles étendues, et il estime que cela résulte d'une fréquence plus élevée des rapports sexuels par suite de l'intimité plus grande dans les familles nucléaires. Mais, par ailleurs, l'industrialisation, qui s'est généralement accompagnée d'une nucléarisation des familles, s'est accompagnée d'un déclin de la fécondité. Il est évident que la théorie de l'intimité n'explique pas tout. Le modèle de Davis et Blake ne concerne pas les facteurs sociobiologiques de la fécondabilité, c'est-à-dire la possibilité pour une femme de devenir enceinte. Les recherches récentes sur les relations entre la physiologie de la reproduction et la nutrition (Frisch et Revelle, 1969 ; Frisch, 1974 ; Frisch et McArthur, 1974) indiquent que la période de fécondabilité est retardée par la malnutrition. La malnutrition contribue aussi à la mortalité par le biais du syndrome malnutrition-infection (Scrimshaw, Taylor et Gordon, 1968 ; National Academy of Sciences, 1970, etc.) et, selon les auteurs, peut contribuer à la fois à une fécondité élevée (pour tenter de compenser la mortalité infantile), et à une forte mortalité maternelle (due aux conséquences chez des femmes mal nourries de grossesses fréquentes et rapprochées) (Mata, 1975).

La transition démographique : un concept unificateur

La théorie de la transition démographique ne précise pas dans leur détail les mécanismes en cause. C'est un ensemble de généralisations descriptives développées initialement à partir de travaux réalisés en Europe et en Amérique du Nord (Davis, 1945; Notestein, 1945). Dans ces régions on estime que les taux de fécondité et de mortalité étaient initialement élevés ($\geqslant 40$ °/$_{oo}$) et approximativement équilibrés, de sorte que la population n'augmentait pas. En Europe, les taux de mortalité diminuèrent lentement en raison d'une amélioration de la santé publique, de la production et de la distribution des aliments, des technique médicales, etc.; ce phénomène fut suivi par une lente diminution de la fécondité plus ou moins associée à l'industrialisation et à l'urbanisation, au besoin d'éducation, à l'accès aux biens matériels et à l'instauration d'une sécurité sociale par l'État ou par d'autres institutions non familiales. Les taux de fécondité et de mortalité se situent actuellement autour de 10 °/$_{oo}$. Durant la transition l'excédent de la fécondité sur la mortalité n'était en Europe que d'environ 0,5 % par an.

L'histoire de la transition démographique dans le monde tropical a été différente de celle de l'Europe. Les populations tropicales ne sont entrées dans la période de transition que plus récemment, en particulier durant les trente dernières années, à mesure que les taux de mortalité ont baissé, au point d'atteindre les niveaux européens actuels. Les caractéristiques des populations tropicales trouvent leur expression dans l'existence d'une forte corrélation négative entre la latitude et les taux démographiques :

	Moyenne mondiale (°/$_{oo}$)	*Équation de corrélation*	*Coefficient de corrélation* (r)
Taux brut de natalité	35,3	= 47,6 — 0,511 lat.	— 0,65
Taux brut de mortalité	14,2	= 18,0 — 0,517 lat.	— 0,40
Accroissement naturel (%)	2,1	= 2,87 — 0,031 lat.	— 0,51

Dans la plupart des régions tropicales il existe maintenant un large hiatus entre les taux de natalité et de mortalité, étant donné que les premiers se maintiennent à des niveaux élevés, avec pour conséquence une croissance démographique rapide et massive, de l'ordre de 3 % ou plus. Cette croissance (avec les caractéristiques associées d'effectifs importants et d'un rapport de dépendance infantile élevé) caractérise les populations tropicales contemporaines, dont les traditions culturelles et les économies sont différentes de celles d'Europe et dont la modernisation socio-économique n'a pas atteint les niveaux européens, et qui n'ont pas en outre la possibilité de se déplacer vers des régions moins densément peuplées.

Il en résulte que les études de cas devraient se rapporter à l'interaction entre l'environnement et les causes et conséquences de la fécondité, de la mortalité et de la migration, notamment lorsque celles-ci peuvent être associées à un phénomène récent de modernisation socio-économique et technique. Les questions suivantes sont d'une importance singulière : Quelles étaient les conditions démographiques avant la modernisation? Quelles étaient les caractéristiques de la mortalité et comment ont-elles changé? Quelles ont été les influences sociales et mésologiques sur la fécondité et la migration en rapport avec la modernisation? Quels ont été les effets sur l'environnement et les adaptations de la structure sociale consécutifs à la croissance rapide de la population et à l'apparition d'effectifs importants et concentrés?

Problèmes méthodologiques

L'idéal, pour pouvoir faire des prévisions démographiques pour une région donnée, serait de connaître la taille et la composition actuelles de la population, ainsi que les taux de fécondité, de mortalité et de migration. En général les effectifs et la composition par âge et par sexe sont connus par un recensement. Les taux démographiques sont normalement calculés en se fondant sur la connaissance qu'on a de la taille de la population et des événements survenus pendant une période donnée. Quand ces événements ne sont pas enregistrés de manière suffisamment complète ou exacte, les taux peuvent être reconstitués par des enquêtes rétrospectives, en réunissant des données historiques sur la reproduction, ou en comparant deux recensements successifs et relativement proches (en supposant qu'il n'y a pas eu de migration nette). Quand les données de ce type manquent, on peut estimer les taux démographiques en comparant la distribution des âges observée dans un seul recensement avec des tables de vie théoriques établies sur la base de diverses combinaisons de mortalité et de fécondité liées à l'âge (Bourgeois-Pichat, 1957 ; Keyfitz et Flieger, 1971 ; Weiss, 1973 ; Brass, 1975). Par une extension des techniques de Brass les taux de fécondité peuvent être estimés à partir des données de recensement sur les nombres d'enfants nés et survivants et l'âge de leur mère (Cho, 1973).

Les méthodes et les normes de l'analyse démographique ont été développées en général pour l'étude de populations pour lesquelles il existe des recensements nationaux répétés, dans lesquelles les événements vitaux ont été enregistrés de manière sûre pour la majorité de la population, où les âges peuvent être connus avec précision, où la migration internationale nette est négligeable, et où le calcul des caractéristiques démographiques de sous-groupes de petite taille n'est pas prioritaire. Pour qu'une meilleure compréhension des interactions entre populations et écosystèmes soit possible, il est essentiel que les techniques d'analyse des données incomplètes sur les groupes ethniques se développent, soient testées et davantage appliquées.

Les démographes distinguent les populations stationnaires, qui résultent d'un équilibre entre les naissances et les décès et dans lesquelles il n'existe pas de migration nette, et les populations stables dans lesquelles il n'y a pas de migration nette et où la composition par âge et par sexe ne varie pas, car les taux vitaux sont constants, mais dans lesquelles un déséquilibre entre ces taux peut entraîner un changement des effectifs. S'il n'y a pas de migration nette et si les taux de natalité et de mortalité en fonction de l'âge et du sexe restent constants pendant quelques générations, la population atteindra et maintiendra une structure dépendante de ces taux, quelles que soient les structures initiales par âge et par sexe. L'hypothèse que les taux vitaux en fonction de l'âge et du sexe restent constants simplifie beaucoup l'analyse démographique en permettant aux démographes de calculer les taux vitaux nécessaires pour produire une répartition par âge et par sexe donnée. Une méthode voisine est celle des tables de vie modèles basées sur l'hypothèse que la forme générale des distributions de la mortalité par âge est semblable, quelle que soit la mortalité totale (c'est-à-dire que la mortalité néo- et périnatale est relativement élevée, puis décroît au début de l'enfance pour ensuite augmenter graduellement avec l'âge; Coale et Demeny, 1966). Cela suggère qu'il existe un nombre limité de familles de distributions de la mortalité par âge, au sein desquelles le taux brut de mortalité permet de prévoir les niveaux de mortalité en fonction de l'âge et du sexe. Cela permet l'ajustement des structures de mortalité par âge et par sexe qui pourraient avoir produit la structure démographique observée. Comme les caractéristiques générales de l'association entre l'âge et la mortalité présentent généralement une forte corrélation avec la mortalité périnatale et infantile, les démographes estiment parfois que l'hypothèse de la stabilité des taux sur plusieurs générations n'a pas besoin d'être adoptée de façon stricte dans ce type d'analyse. La fécondité et la mortalité enregistrées durant les dernières années précédant le recensement seront représentées par la distribution par âge des jeunes enfants et de leurs mères présumées, et la distribution par âge pourra être ajustée aux âges inférieurs d'une table de vie modèle qui, à son tour, fournira le schéma de mortalité pour l'ensemble de la population. Comme les caractéristiques générales de la variation de la fécondité en fonction de l'âge ont été trouvées semblables dans un certain nombre de populations différentes, les taux de fécondité par âge peuvent être calculés en ajustant le nombre d'enfants nés (calculé à partir du nombre d'enfants survivant à la date du recensement) et le nombre de femmes en âge de se reproduire à une table théorique de fertilité. Ainsi l'analyse par les tables de vie modèles a été appliquée à des populations dont les taux vitaux sont inconnus mais dont on suppose qu'ils ne changent pas ou qu'ils changent lentement, et où l'on ne dispose pas de deux recensements successifs. Dans ces conditions, l'analyse permet un calcul des taux vitaux moyens de la population durant les dernières années et permet de prévoir les effectifs et la composition futurs de la population, en supposant que les taux calculés ne changeront pas.

Si l'on accepte l'hypothèse générale sur laquelle sont basées les tables de vie modèles et les analyses associées, les anomalies de la distribution de la mortalité au sein des populations tropicales modernes doivent être considérées comme des indicateurs des interactions avec l'environnement. Une telle anomalie semble exister en Afrique au sud du Sahara, où la mortalité infantile entre un et cinq ans est plus élevée par rapport à la mortalité aux autres âges qu'elle ne l'est dans d'autres populations (Cantrelle, 1974; Page, 1974). Cette mortalité supérieure est due aux infections, aux maladies parasitaires et à la malnutrition. Les différences entre les caractéristiques de la mortalité en Afrique et en Asie ont résulté de l'isolement de l'Afrique par rapport au développement technique (Cantrelle, 1974). En discutant les raisons de la divergence apparente des populations tropicales africaines par rapport aux tables de vie modèles de Coale et Demeny (1966), Page (1974, citant Jelliffe, 1968) fait aussi référence à des facteurs nutritionnels, et notamment à la malnutrition

après le sevrage. Cette mortalité supérieure chez les jeunes enfants africains semble être un phénomène récent, plutôt qu'une caractéristique inhérente. Le syndrome malnutrition-infection peut avoir résulté d'une croissance démographique rapide associée à des changements dans l'alimentation traditionnelle des enfants (par exemple, sevrage précoce) qui peuvent être, à leur tour, liés à des changements socio-économiques (par exemple, participation accrue des femmes à la force de travail extrafamiliale) non accompagnés d'un développement conduisant à une révision adéquate de l'alimentation des nourrissons et des enfants (Welbourn, 1955, 1958) ou à des formes de limitation des naissances adéquates se substituant aux formes traditionnelles (aménorrhée durant la lactation, interdits sur les rapports sexuels après l'accouchement, etc.).

Les populations des forêts tropicales qui ne vivent pas dans des conditions modernes répondent peu ou pas aux nécessités requises pour une analyse selon une table de vie modèle stable. On n'a pas systématiquement étudié le degré d'approximation raisonnable offert par ces techniques, malgré la non-validité des hypothèses.

Le fait que les groupes locaux sont susceptibles d'être petits crée des problèmes d'analyse particuliers et a probablement un effet direct sur les niveaux des taux eux-mêmes. L'analyse suppose que les événements démographiques surviennent avec une probabilité donnée, associée à l'âge et au sexe. Les tables de vie permettent simplement de connaître la probabilité pour une personne d'un âge et d'un sexe donnés de survivre (ou de mourir) durant un intervalle de temps donné. L'analyse démographique étant généralement appliquée à des populations importantes, les probabilités s'appliquent directement à des individus nombreux au sein d'une catégorie quelconque, et l'on suppose que les variations seront proportionnellement petites, aléatoires et qu'elles s'annuleront mutuellement. Les probabilités sont alors fournies sous forme de moyennes sans aucune précision sur la variance. Ces hypothèses ne conviennent pas pour de petites populations où les variations aléatoires peuvent avoir des effets relativement importants sur la composition de la population totale. Sur plusieurs années les erreurs peuvent s'annuler ou s'additionner. Un déséquilibre d'un sexe à l'âge de reproduction suggère l'importance des échanges de population pouvant intervenir entre sous-groupes, comme c'est typiquement le cas pour les chasseurs et cueilleurs des forêts tropicales. La migration doit donc être considérée comme un facteur important dans l'analyse démographique des petites populations, car elle concerne les relations entre populations humaines et ressources de l'écosystème.

Les difficultés de l'analyse de ces petites populations sont compliquées par l'absence d'informations sûres à propos de l'âge. Les erreurs peuvent être systématiques et les estimations de la table de vie peuvent être sérieusement biaisées, ce qui entraîne des fautes graves lors de l'estimation des taux vitaux, en l'absence de bons moyens de vérification.

La migration entre groupes, qui semble caractéristique des groupes ethniques, a de sérieuses conséquences sur l'applicabilité des techniques démographiques classiques. La migration étant un important moyen de régulation des rapports entre populations et ressources, il est nécessaire d'élaborer une méthode qui combine l'analyse d'unités socio-comportementales significatives avec celle d'unités démographiques également significatives. Les frontières de ces deux types d'unités peuvent être fort différentes.

La distribution caractéristique de la mortalité en fonction du temps dans les unités socio-démographiques appropriées n'est pas connue. Si la mortalité tend à être constante, les hypothèses relatives à une stabilité de la population peuvent être vérifiées, et les résultats de leur analyse peuvent être significatifs. Si, au contraire, la distribution à long terme consiste en fluctuations entre taux de mortalité bas et élevés, la moyenne peut être trompeuse. Ce problème peut être abordé grâce à une série d'études historiques comparées, mais il semble que l'information nécessaire fasse défaut. Une autre façon de résoudre ce problème pourrait être la simulation sur ordinateur.

Diverses enquêtes par sondage ont suppléé, il y a une quinzaine d'années, aux insuffisances des sources classiques de données démographiques. Les recensements, la plupart du temps de type administratif, étaient davantage des dénombrements, et l'état civil, s'il offrait parfois un fonctionnement satisfaisant dans certaines villes, demeurait néanmoins peu fréquenté dans l'ensemble des écosystèmes forestiers, et ne pouvait prétendre donner une appréciation numérique valable du mouvement naturel de la population.

C'est donc à partir de données collectées entre 1955 et 1970 environ que se sont établis la plupart des indicateurs démographiques de ces écosystèmes. Ces données proviennent principalement d'enquêtes par sondage à passage unique qui ont recueilli, dans une même collecte instantanée, des informations relatives à l'état des populations (effectifs, structure) et à son mouvement naturel (natalité, mortalité). Si les données recueillies ont permis de tracer le profil démographique de populations inconnues jusqu'alors sous cet angle, elles n'en sont pas moins entachées d'erreurs d'observations. Celles-ci concernent les effectifs sondés, presque toujours supérieurs à ceux enregistrés par les recensements administratifs antérieurs (déduction faite de l'accroissement naturel et intermédiaire), mais, en contre-partie, presque toujours inférieurs à ceux définis dans les mêmes zones par des enquêtes à passages répétés qui récupéraient, lors du 2e ou du 3e passage, un certain nombre de personnes « oubliées » dans l'inventaire initial (Podlewski, 1970). Les autres erreurs ont trait au mouvement naturel, puisque pour en déterminer la valeur on interroge les enquêtés sur les naissances et décès survenus dans les 12 derniers mois. Or, particulièrement aux époques des enquêtes, l'usage d'un calendrier uniforme n'était pas général et, par conséquent, outre les boulis possibles, des erreurs relatives à la détermination des 12 derniers mois étaient toujours à craindre. De même, les âges pouvaient ne pas être déterminés avec exactitude, en dépit des actes de baptême qui pouvaient localement suppléer aux défaillances de l'état civil, particulièrement en zone rurale.

Afin de redresser les résultats obtenus, différents

systèmes d'ajustement, parfois contradictoires, ont été mis au point. Ces ajustements se proposent de remédier principalement aux erreurs d'observation. Par conséquent, le bilan de l'état des connaissances démographiques ne s'appuie le plus souvent que sur des données généralement anciennes, parfois incertaines et souvent périmées. De plus, dans un tel bilan, figureront, côte à côte, des données qui, de pays à pays, s'échelonnent sur une quinzaine d'années et ne présentent aucune concordance dans le temps.

Rapports démographie-écosystème

Le détail des rapports entre les variables démographiques caractérisant les groupes humains et l'écosystème doit être examiné pour chacun des types principaux d'exploitation existant dans les forêts tropicales.

Les propriétés de l'écosystème susceptibles d'affecter la fécondité le font vraisemblablement et surtout par le biais des phénomènes nutritionnels et pathologiques. Par exemple, l'apparition retardée des règles, liée à la malnutrition, est caractéristique de beaucoup de populations tropicales, avec pour conséquence un accroissement théorique du temps entre les générations et une diminution de la durée de la période de fécondité des femmes. Cette situation n'existe pas qu'en région tropicale, mais semble en général caractéristique des populations sous-alimentées. La réduction de la fécondité par les maladies vénériennes n'est pas non plus limitée aux tropiques. La petite taille des populations (qui restreint le choix des partenaires conjugaux et peut ainsi retarder l'âge au mariage et augmenter la période entre deux mariages dans les cas de veuvage) est une propriété liée à la taille du groupe social et aux règles du mariage; elle n'est pas spécifique des conditions de la forêt tropicale. Il n'existe donc pas, de façon générale, de conditions spécifiquement tropicales affectant la fécondité.

Il y a peu d'obstacles physiques à la migration au sein des zones de forêts tropicales et entre celles-ci, à l'exception des océans (qui peuvent être en fait des voies de migration); ces obstacles ne sont pas, là encore, particuliers aux tropiques. Les obstacles sont socio-culturels (non spécifiques des tropiques) ou biomédicaux (notamment les maladies transmises par des agents vecteurs, dont quelques-unes seulement sont tropicales).

Il semble donc que les conditions tropicales ne constituent pas une variable indépendante jouant un rôle causal essentiel sur la démographie. La relation entre le milieu tropical forestier et les variables démographiques tend à être lâche, indirecte ou sans importance. Pour cette raison, les caractéristiques démographiques dans les tropiques refléteront plus vraisemblablement les conditions socio-économiques et culturelles et les modes d'adaptation que l'environnement proprement dit. La plupart des sociétés tropicales se caractérisent par une dépendance primordiale à l'égard de l'agriculture et/ou des industries minières, un faible niveau d'industrialisation secondaire ou tertiaire, une monoculture vivrière ou de rente rendant l'économie nationale vulnérable aux variations du climat et du marché mondial, un faible revenu et un état nutritionnel médiocre. Sur le plan démographique, on a affaire à des taux de natalité relativement élevés, à des taux de mortalité élevés mais diminuant rapidement, à un accroissement rapide des populations et des villes et à un retard dans le développement des services sociaux et éducatifs élémentaires. Les migrations internationales à grande échelle qui avaient été souvent encouragées pour occuper les régions sous-exploitées ne sont plus possibles ni encouragées; les migrations internes sur une grande échelle sont devenues importantes, de même que les migrations internationales sur une petite échelle et souvent temporaires, effectuées en vue d'introduire des innovations techniques et sociales. Presque toutes les populations tropicales ont été touchées et la plupart ont été sérieusement modifiées par ces processus.

Les échanges démographiques, culturels, sociaux et économiques entre populations au sein de l'écosystème et entre les populations appartenant à différentes zones écologiques est un trait important, et peut-être fondamental, du système socio-démographique dans son ensemble. Les Pygmées, par exemple, ne vivent pas isolés, mais ont des rapports importants avec les groupes bantous (voir chapitre 19, 2e partie).

En résumé, les caractéristiques de l'écosystème tropical les plus susceptibles d'avoir des effets démographiques le font avant tout par l'intermédiaire des maladies transmises par des agents vecteurs. Cependant les effets démographiques sur l'écosystème forestier tropical sont importants et variés, et ils dépendent surtout de la conjoncture sociale, économique et culturelle. Les effectifs et la densité des populations, par exemple, influent sur l'aptitude du système à se maintenir dans le cas de l'essartage, de la chasse et du ramassage. L'accroissement des effectifs résultant de changements sociaux ou économiques situés hors de la zone tropicale, peut entraîner une diminution de la productivité et, par suite, des migrations ou une augmentation de la mortalité (diminuant ainsi l'accroissement démographique), ou encore des changements techniques (augmentant alors la productivité grâce à de nouvelles modifications du milieu, permettant l'entretien d'une population plus importante). Voir chapitre 19, 1re partie.

Types d'exploitation et caractéristiques démographiques associées

Les groupes humains pratiquant la chasse, la cueillette et la pêche non commerciale provoquent peu de modifications destructrices de leurs écosystèmes. Ils prélèvent leurs aliments et se livrent à l'occasion à des activités agricoles et à des opérations de domestication. Leurs communautés sont petites et les densités sont faibles. A long terme, la croissance démographique est très faible ou nulle, à moins que les facteurs déterminant la mortalité soient modifiés de

l'extérieur. Lorsque ces communautés isolées se sont trouvées au contact avec d'autres groupes, on a souvent constaté au début un déclin des effectifs, dû à l'augmentation de la mortalité par suite de causes exogènes. La fécondité est maintenue à un niveau modéré, suffisant pour compenser toute catastrophe locale, mais pas assez pour entretenir une croissance démographique soutenue. Des migrations peuvent intervenir au cours d'un cycle saisonnier défini, mais la migration hors du système d'exploitation ou vers celui-ci est rare ou absente.

De telles communautés, souvent ethniquement distinctes des populations majoritaires, ne subsistent que dans des zones caractérisées par une exploitation marginale, généralement situées dans les montagnes, les forêts denses ou les régions marécageuses, qui ne conviennent pas à l'agriculture. Les populations résidant dans ces régions ont pu y avoir été repoussées à partir d'autres régions plus favorables, et elles ne présentent pas nécessairement les caractéristiques culturelles, écologiques ou démographiques des chasseurs-cueilleurs primitifs. A présent ces groupes se trouvent de plus en plus contraints d'arrêter leur mode de vie nomade.

L'exploitation forestière commerciale non suivie du remplacement des espèces exportées, peut être considérée comme une variante de la chasse et de la cueillette, mais la maîtrise du processus est assurée hors des forêts tropicales; l'objectif n'est pas d'aboutir à une sédentarisation permanente, ni même au maintien d'un rendement soutenu. La population, qui présente une faible densité, est surtout composée de mâles adultes et elle est très mobile. L'abattage des arbres à des fins commerciales est souvent, quant aux ressources, en compétition directe avec la chasse et la cueillette, ou l'essartage. Comme des routes ont été construites, les régions forestières sont ouvertes à une exploitation plus intensive, et elles deviennent alors souvent biologiquement et socialement impropres à la poursuite de la chasse et de la cueillette. Les effets à court terme comprennent les modifications de la composition spécifique de l'écosystème, l'élimination d'espèces rares ou d'intérêt économique, à moins que l'exploitation ne soit strictement contrôlée (ce qui est rare).

Les essarteurs, dont la subsistance essentielle consiste à cultiver des plantes à tubercules ou des céréales, modifient la forêt par le défrichement, le brûlis, la culture sélective et le désherbage, et aussi par la chasse et la cueillette. La durée et donc les caractéristiques écologiques des jachères dépendent de la densité du peuplement et de la concurrence au regard de la terre, et des coutumes concernant l'écobuage (voir chapitre 19, 1re partie).

Les communautés d'essarteurs locales et semi-isolées sont relativement petites (probablement moins de 1 000 en moyenne), et leur densité est faible (probablement autour de 25-50/km²) quand on inclut dans le calcul les jachères et les aires réservées à la chasse et à la cueillette. La mortalité dans les communautés villageoises semi-isolées a dû être probablement caractérisée par des maximums causés par des épidémies résultant d'un contact avec l'extérieur (voir chapitre 17), ou par des catastrophes locales épisodiques (déficit pluviométrique, invasion de ravageurs, etc.), ou par des guerres intérieures. La fécondité reste probablement relativement élevée, mais les variations de faible amplitude des taux de natalité interfèrent avec les réglementations régissant les mariages et les fluctuations locales relatives à la disponibilité des partenaires, dues aux effets des épidémies sur la structure par âge de la population (Kunstadter, 1966). Les migrations peuvent aider à réajuster les déséquilibres dans les ressources des populations locales, et peuvent être en rapport avec le mariage ou la division de la communauté ainsi qu'avec la colonisation de régions écologiquement semblables mais moins densément peuplées, ou encore avec des déplacements temporaires ou permanents vers des régions d'activité économique plus intense.

Les modifications de l'essartage ont eu lieu dans plusieurs directions à la suite du contact avec les économies de marché et avec des systèmes socio-politiques à organisation plus complexe. C'est le cas du petit exploitant, à cheval sur l'économie de subsistance et l'économie de marché, caractéristique de certaines parties de l'Indonésie et d'ailleurs, et qui constitue généralement une réussite écologique et économique. Les paysans conservent toutes les pratiques traditionnelles de l'essartage, avec une grande variété de plantes cultivées, et produisent ainsi toutes leurs denrées vivrières ou la plupart d'entre elles, tandis que l'intercalation de cultures de rente permet de hausser la production totale sans entraîner des effets écologiques défavorables. Ils participent à l'économie de marché, mais n'en dépendent pas totalement. Les caractéristiques de la population peuvent être modifiées par rapport à celles des purs essarteurs, à savoir une légère augmentation de la densité, et vraisemblablement des modifications des taux de mortalité. La participation à l'économie de marché valorise la production de surplus agricoles et il peut ainsi y avoir une raison et des avantages à accroître la taille de la famille.

Une autre modification de l'essartage est son utilisation complémentaire à des économies agricoles sédentaires, vivrières ou de rente, dans les régions où la terre manque; il peut être aussi un stade préliminaire pour préparer la terre pour des champs permanents, ou encore un moyen de s'approprier des terres qui seront ultérieurement utilisées pour des cultures de rente. Ces phénomènes sont vraisemblablement la cause actuelle des destructions ou modifications étendues et rapides des forêts tropicales. L'activité principale dans ces régions se résume à une agriculture temporaire, généralement en bordure des zones de cultures permanentes plus densément occupées, sur les piémonts ou dans des régions de forêt dense qui n'étaient pas régulièrement défrichées auparavant. Les migrations répétées et la vente ultérieure des terres défrichées ont marqué ce type d'utilisation de la terre, par exemple en Thaïlande. Les communautés locales sont généralement petites et les agglomérations sont souvent dispersées, mais leur degré d'isolement, leur densité et leurs autres caractéristiques démographiques varient. La résidence dans la forêt est souvent temporaire et le système représente généralement un stade intermédiaire vers la culture permanente.

Les grandes plantations ou les entreprises agricoles commerciales provoquent des modifications profondes dans

le milieu. Elles emploient une population qui se caractérise souvent par une composition par âge et par sexe particulière (comprenant surtout des hommes jeunes) et qui est alors fonction de l'apport de travailleurs migrants plutôt que de la capacité de reproduction. Les effets démographiques ont trait à la fois à la région directement affectée et à celle d'où proviennent les travailleurs. Les immigrants dans la région cultivée proviennent souvent d'un environnement différent et peuvent être porteurs de maladies nouvelles, et par ailleurs sensibles à celles de la région d'accueil; ils pourront transmettre ces maladies dans leurs foyers à leur retour (voir chapitre 17). En outre, ils agissent souvent comme facteurs de changement social et culturel en assurant le lien entre leurs communautés d'origine et l'économie de marché (voir chapitre 19, 2e partie). L'alimentation des travailleurs des plantations, basée sur l'économie de marché, diffère de celle des régions d'autoconsommation agricole dont sont originaires ces travailleurs; elle peut s'accompagner d'une dégradation de leur état nutritionnel et d'une augmentation de leur morbidité (voir chapitre 16).

La densité humaine dans les plantations tend à être relativement faible parce qu'il s'agit d'obtenir le meilleur rendement, plutôt que de faire vivre le plus grand nombre. Quand les plantations sont établies dans des régions déjà colonisées, elles peuvent entraîner une diminution de la densité humaine, et induire la migration vers d'autres régions, en consolidant les petites propriétés. Les effets concrets sur l'écosystème forestier tropical et les implications démographiques dépendent de la nature des techniques employées et des liens avec les systèmes socio-économiques extérieurs.

Le système taungya consiste à planter des arbres en vue d'une exploitation commerciale après avoir autorisé les paysans à défricher et à cultiver pour leur propre compte pendant une année ou deux (voir chapitre 20); il se caractérise par une densité humaine bien plus faible que l'essartage, car la période de rotation des forêts commerciales est d'environ 50 à 100 ans. Les paysans sont alors contraints de changer de territoire ou de travail, ou bien ils connaissent une mortalité plus élevée. La plus-value commerciale du système profite généralement aux propriétaires de la forêt et aux gestionnaires, et non pas aux paysans, bien que dans certaines régions les travailleurs engagés dans les opérations forestières soient aussi les cultivateurs taungya dans leurs moments de liberté.

Les essarteurs peuvent aussi faire des cultures de rente. Ils semblent souhaiter obtenir une rentrée maximale d'argent, plutôt que stabiliser leur exploitation d'un site particulier, en s'attachant à mobiliser leurs effectifs pour une culture intensive là où cela est possible. Ils augmentent au maximum le nombre de membres productifs de la communauté grâce à une fécondité élevée, des mariages multiples, l'adoption et l'embauche de travailleurs venus de l'extérieur.

L'augmentation de la production entraîne celle des revenus et peut conduire les familles à s'installer en dehors de la forêt et à changer de travail. Un tel transfert ne compense probablement pas l'augmentation de la population due à l'accroissement naturel et à l'immigration. Le rapport entre la population et les ressources est maintenu en équilibre par les fissions de communautés, les déplacements vers de nouvelles terres et des fusions temporaires de communautés lorsque des ressources suffisantes en terre le permettent.

La culture permanente traduit une maîtrise importante de la végétation, du sol et de l'eau (agriculture irriguée). La forêt est complètement défrichée, la terre est nivelée, des opérations de maîtrise de l'eau à une échelle de plus en plus grande sont réalisées, ce qui entraîne des conséquences sur les communautés d'eau douce (et parfois marines), une diminution du nombre des espèces végétales non cultivées, l'effort de production se concentrant sur quelques espèces. De telles populations d'agriculteurs sont caractéristiques de certaines régions d'Afrique.

La plupart des terres directement irrigables ont déjà été nivelées mais les techniques modernes permettent d'augmenter la production par la maîtrise de l'eau; on peut alors envisager plusieurs récoltes par an en utilisant en particulier des engrais et des biocides.

La population humaine est importante et dense. Bien que la plupart des gens puissent vivre dans un habitat dispersé, ces sociétés sont presque toujours organisées en fonction de marchés locaux et régionaux et d'une économie nationale présentant des concentrations urbaines importantes. Les établissements éloignés sont de plus en plus reliés par les échanges commerciaux et les services administratifs aux autres agglomérations et en définitive à la communauté nationale.

Au sein de ces populations, la mortalité est généralement tombée à 10-20 °/₀₀, tandis que la fécondité s'est maintenue à ⩾ 30-40 °/₀₀ : la population est donc jeune (⩾ 40 % de moins de 15 ans), son taux de dépendance élevé et l'accroissement annuel est au moins égal à 1-3 %. La fécondité est soumise à un certain contrôle volontaire. La migration vers les villes alimente la croissance urbaine, mais on note aussi des mouvements en milieu rural en raison de la pression démographique et des possibilités économiques.

En même temps que la baisse générale de la mortalité, les causes de cette mortalité ont changé. L'accroissement des effectifs des populations et leur concentration augmentent les risques de maladies intestinales et respiratoires. Tandis que les mesures de santé publique font reculer la mortalité due aux affections les plus courantes, les modifications importantes de l'environnement favorisent souvent la propagation des maladies transmises par des agents vecteurs, avec pour conséquence une augmentation importante de la morbidité et de la mortalité (voir chapitre 17). La modernisation croissante de l'agriculture augmente les risques d'accident, mais dans l'ensemble on a une mortalité plus faible qu'auparavant. Une autre cause de mortalité est la malnutrition, notamment chez les enfants, même si la production calorique totale est suffisante (voir chapitre 16). La synergie entre malnutrition et infection rend ces populations plus sensibles aux maladies infectieuses et à la mortalité résultante.

Les communautés industrielles et urbaines peuvent compter jusqu'à plusieurs millions de personnes et sont

le siège des systèmes politiques, économiques et culturels qui dominent le reste des pays concernés ; leur rôle est donc important quant à l'avenir des forêts tropicales.

La population dans les villes peut être extrêmement dense par rapport à la situation existant en Europe et en Amérique, mais la densité humaine totale du système social qu'elles représentent et dont elles tirent leurs ressources doit être calculée par rapport à une surface bien plus grande. Ces villes croissent très rapidement par suite de l'immigration et de l'accroissement naturel. Leurs structures par âge montrent souvent un excédent de jeunes adultes et d'enfants, et elles ont en général un rapport des sexes en faveur du sexe masculin, surtout parmi les travailleurs les plus âgés.

En général, la mortalité due aux principales maladies infectieuses et la plupart de celles transmises par des agents vecteurs ont été contrôlées, mais on constate d'importantes différences entre les classes sociales quant aux taux et aux causes de mortalité, par suite de l'existence de profondes inégalités socio-économiques et d'une mauvaise répartition des avantages sociaux. Les classes les plus défavorisées ont souvent plus de contacts avec les agents pathogènes et souffrent plus de malnutrition, tandis que les classes les plus favorisées tendent à ressembler aux sociétés occidentales urbanisées, avec une mortalité périnatale et infantile très faible et un accroissement des maladies dégénératives aux âges plus avancés.

Les différences principales en matière de fécondité sont parallèles aux différences d'ordre social. La fécondité a généralement diminué dans les classes les plus favorisées et chez les cadres, tout en restant relativement élevée dans les groupes socio-économiques les moins favorisés. La limitation par un contrôle volontaire des naissances est maintenant possible et largement utilisée dans la plupart des villes tropicales, ce qui accentue les différences de fécondité.

La migration est un facteur très important dans la croissance urbaine et elle peut être attribuée à la fois au manque de débouchés et à la surpopulation dans les régions rurales, ainsi qu'à l'attrait des villes qui paraissent offrir des avantages économiques, sociaux, culturels et politiques. Ainsi cet exode rural favorise les cadres et les individus en âge de travailler (plus rarement les familles), tandis que le mouvement de la ville vers la campagne favorise les individus qui n'étaient que temporairement dans le monde urbain du travail. La tendance récente au développement de banlieues autour des villes tropicales est comparable à celle qui existe en zone tempérée; les habitants des banlieues sont encore généralement des citadins en termes de travail et d'orientation culturelle, bien que les villes puissent, par leur croissance rapide, englober à leur lisière des villages ruraux.

Caractéristiques démographiques

Effectifs globaux

Il ne semble guère possible de déterminer de manière satisfaisante l'effectif global actuel des populations qui résident dans les écosystèmes forestiers (données trop anciennes et donc ne tenant pas compte des apports massifs de population dans certains centres urbains durant les 10 dernières années). En effet, la plupart des données actuellement disponibles en matière d'effectifs globaux ne se basent que sur une seule collecte ancienne, dont les résultats sont périodiquement réajustés au moyen des taux enregistrés à l'époque, et sans qu'il soit tenu compte des évolutions intrinsèques ultérieures (Population Index, 1974). Un tel inventaire, si on le dressait présentement avec les données disponibles, sous-estimerait vraisemblablement les effectifs concernés tant au niveau national qu'aux niveaux régionaux ainsi qu'à celui de l'unité d'habitation familiale.

Densités différentielles

Certains auteurs ont présenté un profil de densité de population selon des zones parallèles qui s'étagent de façon croissante du nord au sud, pour atteindre leurs plus hauts niveaux en zone tropicale humide. On peut citer, à titre d'exemple, les nombres proposés pour les différentes aires climatiques définies selon les critères de Köppen (Sautter, 1966).

Climats	*Pourcentage par rapport à la population totale du continent*	*Pourcentage par rapport à la superficie totale du continent*	*Densité humaine (habitants/km²)*
Climat désertique	8,6	25	1,1
Climat des steppes	18	21,3	5,5
Climat des savanes	31,8	27,3	7,6
Climat tropical humide	17,3	11,7	9,6

Mais si on examine plus en détail, dans les écosystèmes forestiers tropicaux, les différentes densités régionales, on distingue deux vastes zones avec des densités de peuplement très différentes :

La zone orientale, englobant le sud du Cameroun, le Gabon, le Congo et la partie occidentale et centrale du Zaïre, présente des densités extrêmement faibles, entre 0,5 et 7 hab/km² selon les régions (Sautter, 1966 ; CEA, 1971 ; Podlewski, 1973) ; la partie la plus déprimée de cette zone se situe au sud-ouest du Cameroun, au nord du Congo et au Gabon, où les densités sont de l'ordre de 1 hab/km² (Sautter, 1966) ; sur les pourtours de cette zone déprimée, les densités semblent s'élever graduellement (Province de Bandaka au Zaïre : environ 6 hab/km² ; Congo méridional : 5 hab/km² ; Cameroun du sud et du sud-ouest, 4 à 8 hab/km²) ; au-delà de cette deuxième zone, les densités s'élèvent encore pour atteindre des valeurs plus élevées sur la partie orientale et le long du 5e parallèle Sud du Zaïre (Province du Kivu, Province du Congo Central, 28) ;

La zone occidentale allant de Douala à la Sierra Leone, où les densités de population sont généralement

très élevées pour l'Afrique Noire, de 30 à 160 hab/km² pour les différentes régions, à l'exception toutefois de certaines d'entre-elles comme le Libéria et le sud-ouest de la Côte-d'Ivoire (CEA, 1971 ; Podlewski, 1973 ; Population Council, 1973).

Ces deux univers de peuplement très distincts dans les mêmes écosystèmes forestiers semblent s'opposer à la théorie selon laquelle les densités suivraient les latitudes (Hanse, 1973). Les aires densément peuplées le sont, semble-t-il, en raison de la concentration des activités modernes dans tous les États au bord de la mer. Les concentrations urbaines, industrielles et minières attirent sans cesse les populations de savane (Diakite, 1971 ; Sanogho, 1971 ; Mabogunje, 1973) ; l'écologie de cette zone autorise la culture d'un grand nombre de produits d'exportation (café, cacao, bananes, huile de palme) et les cultures vivrières peuvent être entreprises tout au long de l'année sans grande difficulté.

Distribution de la population par sexe et par âge

La distribution de la population selon le sexe, permet d'opposer les zones orientales et occidentales des écosystèmes forestiers. Dans la zone orientale (Congo, Gabon, Zaïre), le nombre d'hommes est très nettement inférieur au nombre de femmes (au Gabon, en 1960 : 80 hommes pour 100 femmes, soit un rapport de masculinité de 0,80), alors que l'inverse se produit dans la zone occidentale (Nigéria, Ghana, Côte-d'Ivoire), avec quelques exceptions toutefois (Libéria : 0,97 ; Sierra Leone : 0,98 ; Olusanya, 1973). Faute d'état civil satisfaisant, qui permettrait de connaître les rapports de masculinité à la naissance, on ne peut expliquer cette différence que par un apport dans les zones occidentales les plus dynamiques économiquement de populations masculines venant des écosystèmes pâturés, bien que cela n'explique pas le net déficit masculin en zone orientale (surmortalité, sous-déclaration). Dans l'ensemble de la zone forestière, toutefois, on observe une nette sous-déclaration masculine aux âges actifs (15 à 40 ans) qui semble, comme dans les zones de savane, plus liée au désir d'échapper aux dénombrements ou aux recensements, qu'à des erreurs d'estimation des âges.

Les structures par groupe d'âges, représentées par la pyramide des âges, dénotent toutes d'importantes irrégularités et même des incohérences qui proviennent, semble-t-il, d'une mauvaise estimation des âges et de sous-déclarations volontaires ou involontaires systématiques (Etienne, 1962-1964 ; Baillon, 1970). On ne peut cependant affirmer si certaines de ces irrégularités correspondent à la réalité (elles pourraient être provoquées, par exemple, par de fortes variations de la fécondité ou de la mortalité) ou si elles sont uniquemeut la conséquence d'erreurs d'observation.

Les zones orientale et occidentale de ces écosystèmes dénotent également des différences dans la proportion des personnes âgées de moins de 15 ans, qui représenteraient nettement moins de 40 % des effectifs en zone orientale (le Zaïre faisant exception) et plus de 40 % en zone occidentale. Ces différences annoncent déjà des niveaux de fécondité sensiblement divergents. En tous lieux enfin, la proportion des personnes de plus de 60 ans semble varier de 5 à 7 % environ avec, toutefois, une proportion plus élevée qu'ailleurs au Gabon.

Composition technique

Tous les auteurs qui, sur le terrain, ont cherché à analyser les causes de certains phénomènes démographiques ont été amenés à distinguer les différentes ethnies. C'est à ce niveau que peuvent s'observer des différences interethniques parfois considérables en ce qui concerne la fécondité et la structure par âge. C'est ainsi, que dans la partie orientale des écosystèmes forestiers, certaines ethnies semblent particulièrement touchées par la stérilité (Cohen, 1967). De même, dans la partie occidentale, certains groupes ethniques voisins peuvent présenter des dynamiques démographiques très différentes. Ces dernières sont souvent la conséquence d'un indice d'endogamie généralement élevé, puisque, dans leur très grande majorité, les unions matrimoniales groupent des conjoints de la même ethnie (Gaisie, 1971 ; Okonjo, 1971 ; ORSTOM, 1971 ; Podlewski, 1971).

Il convient par conséquent de déterminer les différents indicateurs démographiques au niveau des ethnies, ce qui n'est réalisable que pour les plus importantes d'entre-elles (Yoruba, Achantis, Ibos, Fang, etc.) ; cela nécessite des études monographiques ou des enquêtes permanentes pour la grande majorité des ethnies à faibles effectifs (inférieurs à 100 000 personnes).

Urbanisation et répartition socio-professionnelle

De la Côte-d'Ivoire au Cameroun, une grande partie des zones rurales des écosystèmes forestiers est fortement conditionnée et influencée par le milieu urbain, de sorte que la frontière entre le monde rural et le monde urbain y est moins marquée que dans les écosystèmes pâturés. A l'est des écosystèmes forestiers, bien que les populations urbaines soient également importantes par rapport aux effectifs globaux, l'emprise du monde urbain sur le monde rural environnant semble moins forte qu'à l'ouest. Étant donné, d'une part, l'ancienneté de certains recensements, et, d'autre part, les taux d'accroissement extrêmement élevés des centres urbains dans ces écosystèmes (Gendreau, 1967), il n'est guère possible d'évaluer de façon significative les effectifs de population résidant dans le monde urbain. On sait toutefois que les grandes métropoles incluses dans ces écosystèmes sont les plus importantes d'Afrique Noire (Mabogunje, 1973). Il faut signaler les nombreuses études et enquêtes socio-démographiques effectuées dans la plupart des capitales.

La traditionnelle exploitation familiale cède souvent, en forêt, progressivement le pas à des exploitations, où les salariés agricoles sont de plus en plus nombreux. Alors que les agriculteurs représentaient la grande majorité de la population active il y a une vingtaine d'années, il semble que leur proportion s'amenuise régulièrement dans les écosystèmes forestiers, au profit des secteurs éco-

nomiques secondaire et tertiaire ; c'est ainsi qu'au recensement de 1960-1961, le Gabon n'enregistrait plus que 48,6 % d'agriculteurs parmi la population active (Francois, 1973 ; Roussel, 1973). A la suite du développement des centres urbains, une nouvelle catégorie de population pèse d'un poids toujours plus lourd sur les économies concernées ; elle englobe en effet les sans-emploi, qui représentent parfois le tiers des effectifs de la population active.

Natalité et fécondité

Sous réserve des incertitudes liées aux enquêtes rétrospectives à passage unique, le niveau de la natalité est sensiblement plus élevé à l'ouest des écosystèmes forestiers, où les taux bruts de natalité sont généralement supérieurs à 45 naissances vivantes pour mille, alors qu'à l'est, les taux sont inférieurs à ce nombre. La natalité est particulièrement déprimée dans une région qui s'étend du centre-Cameroun (sud de la Bénoué) au sud du Gabon. Dans cette bande longitudinale, la natalité est de l'ordre de 36 °/oo (Sautter, 1966 ; Nadot, 1967 ; Podlewski, 1973). Mais ces données globales masquent de profondes différences locales (Gaisie, 1973 ; Podlewski, 1973 ; Roussel, 1973), dont les causes semblent parfois liées aux coutumes de la cellule traditionnelle qu'est l'ethnie. A l'ouest des écosystèmes forestiers, les femmes en âge de procréer (14 à 49 ans) mettent en moyenne 6 enfants (et plus) au monde, alors qu'à l'est ce niveau est rarement atteint, et qu'il descend à environ 4 enfants dans la zone de dépression Cameroun-Gabon ; les bordures méridionales et orientales du Zaïre n'appartiennent pas toutefois à ces zones de dépression (Nadot, 1967). Des monographies ou des enquêtes ont montré, d'une part, les différences existant entre différentes ethnies mitoyennes, et d'autre part, la stérilité prononcée de certaines d'entre elles (Cohen, 1967 ; Gaisie, 1973 ; Podlewski, 1973 ; Roussel, 1973).

Si les zones urbaines présentent généralement des niveaux de fécondité plus modérés que les zones rurales, il arrive parfois que sous l'effet d'une situation matérielle plus stable et moins précaire, les niveaux de la natalité aient tendance à augmenter chez certaines catégories socio-professionnelles des zones urbaines. Des études systématiques mériteraient d'être conduites sur les fécondités urbaines.

Assez peu d'éléments ont été recueillis sur la nuptialité. La scolarisation généralisée tend à faire reculer l'âge du mariage des jeunes femmes. D'autre part, tant que la mortalité infantile et post-infantile demeurera à des niveaux élevés, particulièrement dans les zones rurales, la fécondité aura tendance à ne pas régresser. Néanmoins, les conceptions traditionnelles relatives aux structures familiales semblent se transformer insensiblement ; cette transformation est la résultante de la moindre importance des « aides familiales » dans les économies agricoles modernisées, de l'urbanisation accélérée et du développement de la scolarisation (Gaisie, 1973 ; Roussel, 1973).

Mortalité

Faute d'état civil bien tenu, les niveaux de mortalité sont les plus difficiles à définir. Dans les enquêtes rétrospectives, basées sur la mémoire des personnes enquêtées, des omissions sont toujours à craindre, et les niveaux globaux de la mortalité admis jusqu'ici sont probablement inférieurs à la réalité. S'il est déjà bien difficile d'attribuer un âge exact à une personne vivante, cela sera encore plus risqué lorsqu'il s'agira d'un décès. Les taux de mortalité par âge doivent être considérés avec prudence. D'autre part, alors que les niveaux de la fécondité peuvent présenter des relations avec telle ou telle donnée de structure (le pourcentage des « moins de 15 ans » par exemple) ou avec tel élément de la nuptialité (la fréquence du remariage des épouses par exemple), et qu'il est par conséquent possible de juger des résultats obtenus, les recoupements valables pour apprécier la qualité des indicateurs de mortalité sont plus hasardeux ; d'autant plus que la mortalité peut être sujette à des variations saisonnières importantes, qui ne peuvent être appréhendées au moyen de l'enquête à passage unique.

Dans la zone située à l'est des écosystèmes forestiers, où la natalité est particulièrement déprimée (sud-est du Cameroun, Gabon, Congo) et où il semble exister une certaine unité, on est étonné de la grande variation des niveaux de mortalité. Le sud-est du Cameroun a un taux brut de mortalité de l'ordre de 18 °/oo, le Congo de 24 et le Gabon de 30 ; dans le cas des hommes, les amplitudes sont encore plus marquées (sud-est du Cameroun, 20 et Gabon, 39) ; au Gabon, le taux brut de mortalité variait, en 1960, de 59 °/oo dans le Haut-Ogoué à 20 °/oo dans l'Ogoué-Ivinda (Blayo, 1967 ; Cantrelle, 1967 ; François, 1973). Ces nombres traduisent une grande incertitude et la plupart des auteurs font preuve d'une grande prudence à leur sujet, d'autant plus que certains États ne présentent pas de données chiffrées.

Étant donné la proportion importante de population urbaine dans les écosystèmes forestiers, il semble que dans l'ensemble les niveaux de la mortalité soient moins élevés que dans les écosystèmes pâturés. Si l'on fait abstraction des données globales relatives au Gabon, les niveaux de la mortalité générale varient entre 20 (Centre, sud-Cameroun) et 28 °/oo (Libéria), alors qu'ils avoisinaient ou dépassaient souvent 30 °/oo dans les écosystèmes pâturés (Blayo, 1967 ; CEA, 1971 ; Cantrelle, 1973).

Accroissement naturel

Au Gabon, l'accroissement naturel déterminé en 1960 était de 0,5 % l'an ; il est compris entre 1 et 2 % l'an dans la plupart des zones et légèrement supérieur à 2 % en certaines régions situées à l'ouest des écosystèmes forestiers tropicaux (Nigéria méridional) (Cohen, 1967 ; Olusanya, 1973). Les gouvernements appartiennent aux trois catégories suivantes, quant à leurs attitudes relatives à cet accroissement naturel :

Ceux qui souhaitent le réduire (Nigéria, Ghana, etc) ;

Ceux qui ne semblent pas préoccupés dans l'immédiat, bien que des problèmes de surpopulation puissent se poser localement (régions de Bouaké, Man et Korhogo en Côte-d'Ivoire) ;

Ceux, enfin, qui semblent favorables à l'accroissement de la natalité, à cause d'une densité générale de population jugée trop faible (Cameroun) ou d'une natalité jugée insuffisante (Gabon).

Les recherches nécessaires et les priorités

Le premier effort à entreprendre est de type méthodologique et consiste à préciser la manière dont on peut espérer saisir, dans un univers sans cesse renouvelé, les principales composantes du mouvement naturel de la population. Il n'est évidemment pas satisfaisant de s'appuyer uniquement sur des recensements décennaux pour apprécier les effectifs urbains, qui auront parfois doublé durant cet intervalle de temps. Des sondages périodiques paraissent nécessaires (Blanc, 1973). L'état civil existant doit être, d'autre part, beaucoup plus sollicité, car, en certaines agglomérations, il semble presque fidèle pour la détermination du nombre des naissances tout au moins (Podlewski, 1973). Sa principale faiblesse est la mauvaise transmission des résultats. Il convient donc d'aller exploiter les registres directement dans les mairies ou communes. C'est là chose faisable par de petites unités de recherches, en attendant que la transmission et l'exploitation des bordereaux et statistiques d'état civil soient convenablement réalisées. Les recherches pourraient être orientées dans les directions suivantes :

- Étude des déséquilibres urbains selon le sexe et l'âge, ainsi que de leurs causes et de leurs conséquences à moyen terme.
- Étude des fécondités différentielles et de leurs évolutions.
- Évolution de la fécondité par groupe d'âges (la fécondité a-t-elle tendance à diminuer dans le groupe 14-19 ans et au-dessus de 30 ou 35 ans ?).
- Fécondité selon la catégorie socio-professionnelle (en milieu urbain). Influence du revenu et de la stabilité professionnelle sur la fécondité.
- Étude de la fécondité par ethnie : maintien ou disparition progressive des différences de fécondité entre les ethnies. A ce sujet, en zone urbaine ou dans les secteurs agricoles modernes, il conviendrait de préciser la fécondité des mariages inter-ethniques : ce type de mariage a-t-il tendance à accroître ou à diminuer la fécondité ?
- Évolution des niveaux de la fécondité avec les différents types d'union (monogamie, polygamie, union libre).
- Études sur la mortalité durant les cinq premières années de la vie, au moyen d'observations de type longitudinal (en suivant nommément un certain nombre de nouveau-nés jusqu'à l'âge de 5 ans). Il serait souhaitable de définir l'incidence de l'abaissement des durées d'allaitement (cassure de la droite de Bourgeois-Pichat au 6e ou au 7e mois dans les centres urbains) ; l'incidence des variations saisonnières ; l'importance de la mortalité durant la deuxième année de vie dans des univers à revenus et niveaux d'instruction variables.

Afin de distinguer les influences progressives de l'urbanisation sur les caractères démographiques, il serait souhaitable de faire des études de type longitudinal dans des agglomérations de tailles différentes (petites villes fortement influencées par l'environnement rural, villes moyennes, et enfin métropoles).

En conclusion, les données démographiques déjà collectées dans les écosystèmes forestiers tropicaux dessinent les grandes lignes de la structure et du mouvement naturel des populations mais, du fait des incertitudes relatives aux âges et aux données rétrospectives, elles ne peuvent permettre des analyses très fines.

Peut-être, dans un premier temps, conviendrait-il d'exploiter les enquêtes encore sur fiches, puis, dans un deuxième temps, de les valoriser localement toutes en les actualisant et en les uniformisant (elles datent parfois de plus de dix ans). Toutefois, en zones rurales, il semble que ce soit principalement par la voie de méthodologies nouvelles (enquêtes à passages répétés et cahiers de village principalement) que l'on puisse déterminer, avec le plus de sûreté possible, la variation dans le temps des niveaux de fécondité et de mortalité.

Les écosystèmes forestiers tropicaux étant les plus urbanisés, les plus industrialisés et les plus scolarisés, on trouve dans les centres urbains un état civil, qui serait souvent exploitable à des fins démographiques (tout au moins en ce qui concerne la fécondité, et parfois également la mortalité). Cela permettrait à de petites unités de recherche d'engager, à peu de frais, des études différentielles plus fines. En effet, les recensements et les sondages périodiques nécessitent des moyens importants, qui ne peuvent pas être toujours réunis à temps, de telle sorte que ces lourdes opérations sont souvent reportées, ou ne sont pas renouvelées ; ils présentent souvent également des goulets d'étranglement lors de l'exploitation des données et les résultats sont présentés bien tardivement. Devant cette situation, les monographies dirigées conservent un rôle important à l'échelon local, surtout si les relevés ont répétés durant une certaine période (observation suivie). Ainsi, à côté de l'effort important que doivent faire les états pour obtenir une information démographique globale de base, il convient de déployer un éventail d'enquêtes régionales ou locales, là elles sont le plus nécessaires.

Bibliographie

BAILLON, D. *Erreurs systématiques de recensement en milieu rural traditionnel.* Centre ORSTOM de Petit-Bassam (Côte-d'Ivoire), multigr. Schum. vol. 3, n° 6, 1970.

BLANC, Théodore. *L'amélioration des statistiques des mouvements naturels de population en Afrique.* Paris, INSEE, multigr.

BOURGEOIS-PICHAT, J. Utilisation de la notion de population stable pour mesurer la mortalité et la fécondité des pays sous-développés. *Bulletin de l'Institut International de Statistique* (Actes de la 30e Session), 1957, vol. 36, n° 2, p. 94–121.

——. Social and biological determinants of human fertility in non-industrial societies. *Proceedings of the American Philosophical Society*, vol. 111, no. 3, 1967, p. 133–193.

BRASS, W. (ed.). *The demography of tropical Africa.* Princeton, N.J., Princeton University Press, 1968, 539 p.

——. *Methods for examining fertility and mortality from limited and defective data.* Chapel Hill, N.C., International Program of Laboratories for Population Statistics, Department of Biostatistics, Carolina Population Center, University of North Carolina, 1975, 159 p.

CALDWELL, J. C.; OKONJO, C. *The population of tropical Africa.* London, Longmans, Green and Co., 1968, 457 p.

—— ; ADDO, N. O. ; GAISIE, S. K. ; IGUN, A. ; OLUSANYA, P. O. *Population growth and economic change in West Africa.* New York, Population Council, 1973, 763 p. (voir les chapitres de Boute, Cantrelle, François, Gwatkin, Hanse, Harvey, Joseph, Mabogunje, Page, Podlewski, Roussel).

CALHOUN, J. B. Population density and social pathology. *Scientific American*, vol. 206, no. 2, 1962, p. 139–148.

CANTRELLE, P. Étude démographique dans la région du Sine-Saloum (Sénégal). *Travaux et documents de l'ORSTOM* (Paris), n° 1, 1960.

——. La mortalité du jeune enfant en Afrique tropicale. *Carnets de l'Enfance* (UNICEF), n° 15, juillet-septembre 1971.

——. Is there a standard pattern of tropical mortality ? dans : Cantrelle, P. (ed.). *Population in African development*, p. 33-34. Liège, International Union for the Scientific Study of Population, vol. 1, 1974, 347 p.

—— (ed.). *Population in African development.* Liège, Belgium, International Union for the Scientific Study of Population, 2 vol., 1974, 550 p.

CHO, L. J. The own-children approach to fertility estimation: an elaboration. In: *International Population Conference*, p. 263–279. Liège, International Union for the Scientific Study of Population, vol. 2, 1973, 416 p.

COALE, A. J.; DEMENY, P. *Regional model life tables and stable populations.* Princeton, N.J., Princeton University Press, 1966, 871 p.

Commission économique pour l'Afrique (CEA). *Conférence africaine sur la population* (Accra). 1971. Country statements : Ghana, Liberia, Zaïre.

DAVIS, K. The world demographic transition. *The Annals of the American Academy of Political and Social Science*, 237, 1945, p. 1–11; reprinted in Bobbs-Merrill reprint series in the social sciences, S-370, 257 p.

——. *The population of India and Pakistan.* Princeton, N.J., Princeton University Press, 1951, 263 p.

——. The amazing decline of mortality in underdeveloped areas. *American Economic Review*, 66, 1956, p. 305–318.

——; BLAKE, J. Social structure and fertility; an analytic framework. *Economic Development and Cultural Change*, vol. 4, no. 3, 1956, p. 211–235.

Délégation générale à la Recherche scientifique et technique (DGRST). *Afrique Noire, Madagascar, Comores : Démographie comparée* (voir en particulier les chapitres de Blayo, Cantrelle, Cohen, Gendreau, Nadot). Paris, 1967.

DIAKHITÉ, Y. Les migrations en Afrique occidentale. In : *La transition démographique en Afrique tropicale.* Paris, OCDE, 1971.

ÉTIENNE, P. *Étude régionale de Bouaké 1962-1964, tome I.* Centre ORSTOM de Petit-Bassam (Côte-d'Ivoire).

FRISCH, R. E. *Demographic implications of the biological determinants of female fecundity.* Cambridge, Mass., Harvard University Center for Population Studies, Research Papers Series, no. 6, 1974, 7 p.

——; REVELLE, R. Variations in body weights and the age of the adolescent growth spurt among Latin American and Asian populations in relation to calorie supplies. *Human Biology*, 41, 1969, p. 185–212.

——; MCARTHUR, J. W. Menstrual cycles: fatness as a determinant of minimum weight for height necessary for their maintenance or onset. *Science*, vol. 185, no. 4155, 1974, p. 949–951.

GAISIE, S. K. Incidence du mariage traditionnel, des coutumes et des liens de parenté sur la fécondité au Ghana. In : *La transition démographique en Afrique tropicale.* Paris, OCDE, 1971.

HACKENBERG, R. A. Genealogical method in social anthropology: the foundations of structural demography. In: Honigmann, J. J. (ed.). *Handbook of social and cultural anthropology*, p. 289–325. Chicago, Rand McNally College Publishing Company, 1974, 1 295 p.

INED, INSEE, ORSTOM, SEAEC. *Sources et analyses des données démographiques. Application à l'Afrique d'expression française et à Madagascar. 1re partie : sources des données. 2e partie : ajustements des données imparfaites.* Paris, 1973.

International Union for the Scientific Study of Population (IUSSP). Union internationale pour l'étude scientifique de la population. *Directory of member's scientific activities 1975.* Liège, Belgium, UIESP, 1975, 441 p.

JAIN, A. K.; SUN, T. H. Inter-relationship between socio-demographic factors, lactation and postpartum amenorrhea. *Demography* (India), vol. 1, no. 1, 1972, p. 1–15. Reprinted by University of Michigan Population Studies Center, no. 101.

JELLIFFE, D. B. *Infant nutrition in the subtropics and tropics.* Geneva, WHO, 1968, 271 p.

KEYFITZ, N.; FLIEGER, W. *Population; facts and methods of demography.* San Francisco, Freeman, 1971, 613 p.

KUNSTADTER, P. Residential and social organization among the Lawa of northern Thailand. *Southwestern Journal of Anthropology*, 22, 1966, p. 61-84.

KUNSTADTER, P. Demography, ecology, social structure, and settlement patterns. In: Harrison, G. A.; Boyce, A. J. (eds.). *Biological and social structure of human populations*, p. 313–351. Oxford, Clarendon Press, 1972, 447 p.

LEACH, E. R. *Political systems of highland Burma.* Cambridge, Mass., Harvard University Press, 1954, 324 p.

MATA, L. J. Malnutrition-infection interactions in the tropics. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, vol. 24, no. 4, 1975, p. 564–574.

NAG, M. *Factors affecting human fertility in non-industrial societies: a cross-cultural study.* Yale University, Department of Anthropology, Ph. D. thesis, 1962, 227 p.

——. Family type and fertility. In: *Proceedings of the World Population Conference* (Belgrade, 1965), 2, p. 160–163. New York, United Nations, 1967, vol. 2, 510 p.

National Academy of Sciences. National Research Council. Food and Nutrition Board, Committee on Maternal Nutrition. *Maternal nutrition and the course of pregnancy*. Washington, D.C., U.S. Government Printing Office, 1970, 241 p.

NOTESTEIN, F. W. Population: the long view. In: Schultz, T. (ed.). *Food for the world*, p. 36–57. Chicago, University of Chicago Press, 1945, 352 p.

OCDE. *La transition démographique en Afrique tropicale*. Paris, OCDE, 1971.

OKONJO, C. Mariage, parenté et fécondité en Nigéria. In : *La transition démographique en Afrique tropicale*. Paris, OCDE, 1971.

OMINDE, S. H.; EJIOGU, C. N. (eds.). *Population growth and economic development in Africa*. London, Nairobi, Ibadan, Heinemann, in association with Population Council (New York), 1972, 421 p.

Organisation de la Communauté africaine et malgache (OCAM). *Situation de l'état civil dans les pays de l'OCAM*. Mai 1974.

ORSTOM, INSEE, INED. Colloque de démographie africaine. In: *Cahiers ORSTOM* (Paris), *sér. Sci. humaines*, vol. 3, n° 1, 1970–1971.

ORSTOM. Articles de divers auteurs sur le sujet suivant : Du mariage en Afrique occidentale. In : *Cah. ORSTOM, sér. Sci. hum.*, vol. 8, n° 2, 1971.

ORSTOM, INSEE, INED. *Les enquêtes démographiques à passages répétés. Méthodologie*. 1971.

PAGE, H. J. Infant and child mortality. In: Cantrelle, P. (ed.). *Population in African development*, p. 85–100. Liège, International Union for the Scientific Study of Population, vol. 1, 1974, 347 p.

PODLEWSKI, A. M. Un essai d'observation permanente des faits d'état civil dans l'Adamaoua. Recherche méthodologique. *Travaux et documents de l'ORSTOM*, n° 5, 1970.

——. La dynamique des principales populations du Nord Cameroun. Tome II. Plateau et piémont de l'Adamaoua. *Cah. ORSTOM, sér. Sci. hum.*, 1971, vol. 8, n° spécial.

——. Démographie. In : *Atlas du Cameroun*. Yaoundé, ORSTOM-IRCAM, 1973.

——. Bilan de l'état des connaissances démographiques concernant les écosystèmes pâturés et forestiers des régions tropicales (Afrique). *Cahiers ORSTOM* (Paris), *sér. Sci. humaines*, vol. 12, n° 4, 1975, p. 379-400.

Population Council. *Profils démographiques. Nigéria*. 1973.

——. *A survey of institutional development needs and capabilities in developing countries. Vol. 1. Demography and related social sciences, fertility regulation and related health sciences*. New York, The Population Council, 1975, 345 p.

Population Index. Of population size and growth. January 1974, p. 174.

POTTER, R. G.; NEW, M. L.; WYON, J. B.; GORDON, J. E. Applications of field studies to research on the physiology of human reproduction. *Journal of Chronic Diseases*, 18, 1965r p. 1125–1140. Reprinted by Harvard University Center fo, Population Studies, contribution no. 9.

ROMANIUK, A. Infertility in tropical Africa. In: Caldwell, J. C.; Okonjo, C. (eds.). *The population of tropical Africa*, p. 214–224. London, Longmans, Green and Co., 1968, 457 p.

SANOGHO, G. Les migrations voltaïques. In : *La transition démographique en Afrique tropicale*. Paris, OCDE, 1971.

SAUTTER, G. *De l'Atlantique au fleuve Congo. Une géographie du sous-peuplement*. Paris, La Haye, Mouton, 1966.

SCRIMSHAW, N. S.; TAYLOR, C. E.; GORDON, J. E. *Interactions of nutrition and infection*. Geneva, World Health Organization, WHO Monograph Series, no. 57, 1968, 329 p.

SIMPSON-HEBERT, M. *Breastfeeding and human infertility*. Chapel Hill, N.C., Carolina Population Center, University of North Carolina. Technical Information Service, Bibliography Series, no. 9, 1975, 9 p.

WEISS, K. M. *Demographic models for anthropology*. Memoirs of the Society for American Archeology, no. 27, 1973, 186 p.; issued as *American Antiquity*, vol. 38, no. 2, part 2 1973.

WELBOURN, H. F. The danger period during weaning. *Journal of Tropical Paediatrics and African Child Health*, vol. 1, no. 1, 1955, p. 34–36.

——. Bottle feeding: a problem of modern civilization. *Journal of Tropical Paediatrics and African Child Health*, vol. 3, no. 4, 1958, p. 157–166.

Annexe

La liste la plus complète et la plus systématique des publications démographiques est le *Population Index*, publié trimestriellement par l'Office of Population Research de l'Université de Princeton. Il comporte un index par pays ou régions ainsi que par sujets et par auteurs. Il donne chaque année une liste des bibliographies démographiques parues et des revues démographiques. L'Institut national d'études démographiques (France) publie *Population*, qui contient des résumés et des revues de la bibliographie internationale ainsi que des articles originaux. Des bibliographies spécialisées et des listes de références sont publiées périodiquement par le Committee for International Coordination of National Research in Demographie, le Carolina Population Center, les agences spécialisées ou régionales des Nations Unies et l'OCDE. Ces publications renferment aussi des informations sur les individus et les institutions travaillant en démographie. Les bibliographies générales sur la démographie sont actuellement supplantées par des bibliographies annuelles présentées par rubriques particulières comme environnement, écologie et population, et par des bibliographies spécialisées sur des sujets comme la surpopulation, l'éducation en matière de population, les migrations.

L'Union internationale pour l'étude scientifique de la population est l'association internationale de démographes la plus importante ; son annuaire donne la liste des membres, de leurs activités scientifiques et de leurs institutions.

16 Nutrition

Introduction
- Données sur les individus
- Besoins nutritionnels
- Rations énergétique et protidique, et croissance
- Méthodologie
- Aliments courants

Tendances générales de la situation alimentaire et nutritionnelle
- Aliments et repas
- Alimentation et cultures commerciales
- Alimentation et urbanisation
- Situation nutritionnelle

Conclusions. Les recherches nécessaires et les priorités
- Principaux défauts de l'alimentation ; évolution de la situation
- Moyens d'amélioration de la situation nutritionnelle
- Recherches nécessaires

Bibliographie

Introduction

Les données scientifiques sûres sont encore insuffisantes pour présenter une relation satisfaisante de la situation alimentaire et de l'état nutritionnel de la plupart des populations vivant dans les écosystèmes forestiers tropicaux. On a en effet trop longtemps négligé les études nutritionnelles et les données indispensables n'ont pas été recueillies ni publiées; d'où de sérieuses carences bibliographiques.

Données sur les individus

Les données nutritionnelles obtenues pour des familles ou des groupes plus importants ont une valeur limitée, car elles renseignent seulement de façon très générale sur la suffisance ou non du régime. Par exemple, si la ration calorique moyenne est de 2 400 kcal/personne/jour dans une région de Côte-d'Ivoire, on ignore le mode de répartition de cette ration et de l'activité physique au sein de la famille, on ne sait pas si les enfants ou les mères sont malnutris ; en supposant que les méthodes employées sont correctes, les seules conclusions qu'on peut tirer de ces données sont *probablement* les membres de la famille ont un régime calorique satisfaisant.

Il est difficile de faire une interprétation scientifique rigoureuse si l'on ne dispose pas de données sûres sur des individus. Connaître les divers types d'aliments disponibles dans une région donnée offre peu d'intérêt si l'on ignore leur consommation relative par les individus des différentes communautés. En procédant à un choix judicieux au sein de la population, il est bien plus utile de disposer des données concernant le régime alimentaire de 20 hommes ou femmes ou encore de 20 enfants âgés de 3 ans, que d'avoir des renseignements généraux sur le régime de 500 familles. De telles études restreintes permettraient de procéder à une estimation valable de l'alimentation et de l'état nutritionnel dans une région.

Ces considérations sont d'autant plus importantes qu'on a enregistré des changements conceptuels à propos des normes nutritionnelles satisfaisantes sur le plan physiologique. Un état nutritionnel à la limite de la satisfaction des besoins doit être assez courant chez une fraction importante des populations vivant dans les écosystèmes forestiers tropicaux; une mauvaise santé ou un déficit alimentaire provisoire peuvent avoir pour conséquence des carences nutritionnelles. Il est donc important de recueillir cette

information lorsqu'elle est disponible; il convient également d'examiner les aspects sociaux et culturels, les traditions agricoles et les modes de ramassage des aliments. Mais il est capital de considérer la ration calorique et alimentaire en rapport avec le mode de vie des individus dans leur milieu.

On dispose à présent d'arguments d'ordre médical pour pouvoir admettre le danger de la suralimentation; le régime idéal devrait pouvoir apporter les quantités minimales nécessaires d'aliments énergétiques et de graisses ainsi que de protéines. Dans le cas des éléments minéraux et des vitamines, la situation est moins claire, mais on a peu de preuves en faveur des avantages pouvant être conférés par une ingestion supérieure aux niveaux minimaux recommandés. Mais il est très peu probable que la plupart des hommes vivant dans les forêts tropicales et subtropicales aient à leur disposition une alimentation leur procurant plus que le minimum indispensable; l'accroissement démographique et l'amélioration du niveau de vie souhaitée entraînent des besoins alimentaires plus grands. Il ne peut alors être question pour les nutritionnistes, à moins d'arguments nets et convaincants, de suggérer une consommation supérieure au minimum; car, dans le cas contraire, la situation apparaîtrait pire qu'elle ne l'est réellement et les possibilités d'amélioration seraient encore plus minces. Cela n'interdit pas aux nutritionnistes de souligner clairement les cas où le régime est insuffisant. Mais pour l'affirmer on doit s'assurer qu'on a affaire à un état nutritionnel déficient et que ce dernier peut être nettement amélioré (meilleure santé et activité physique supérieure) à la suite d'une supplémentation alimentaire.

Besoins nutritionnels

L'emploi des tables récapitulant les besoins nutritionnels pour définir des normes est délicat. Ces normes, nationales ou internationales, peuvent donner lieu à des interprétations diverses et l'estimation finale est largement fonction de la connaissance et des préjugés de l'observateur. Les niveaux proposés sont souvent supérieurs aux minimums. Or, en l'absence de symptômes cliniques ou d'indications de nature biochimique ou encore de la démonstration d'une diminution de la capacité de travail, on doit admettre que la ration est équilibrée et que même des valeurs particulièrement basses (ou élevées) sont compatibles avec des conditions physiologiques satisfaisantes. Une telle façon de voir accorde une grande importance à la qualité des techniques employées pour conduire les recherches.

Rations énergétique et protidique, et croissance

L'une des questions les plus difficiles en matière d'état nutritionnel — dans la mesure où il s'agit de ration énergétique et protidique — est celle relative à la croissance des enfants ; comment juger de la normalité de celle-ci et par suite de celle des adultes (taille et poids). On peut faire des réserves sérieuses à l'emploi des normes, comme les courbes de croissance Harvard-Iowa, dans le cas de populations dont la génétique et le milieu sont différents ; ces courbes pourraient même ne pas être valables pour les populations nord-américaines. Bien que les experts de la FAO et de l'OMS (FAO, 1975) et le Comité d'experts sur l'évaluation médicale de l'état nutritionnel (WHO, 1963) « aient vigoureusement suggéré que les normes puissent, dans toute la mesure possible, être établies à partir de données anthropométriques statistiquement acceptables concernant des enfants appartenant à des groupes locaux en bonne santé, c'est-à-dire dont la croissance n'a pas été limitée par des contraintes mésologiques, socio-économiques ou nutritionnelles », on continue d'utiliser les courbes Harvard-Iowa parce que ces données locales sont rarement disponibles. Il en résulte une estimation médiocre de l'état nutritionnel des enfants, car leurs poids et tailles sont presque toujours nettement inférieurs aux normes nord-américaines.

Ce problème est en fait très difficile et complexe. Il est bien évident que des enfants nourris avec une ration riche en énergie et en protéines atteindront des tailles et des poids supérieurs. Mais ce qui est sujet à controverse c'est d'admettre que c'est une bonne chose; dans l'état actuel des connaissances il n'est pas du tout démontré qu'être plus gros ou plus grand est mieux. La frontière entre une nutrition satisfaisante et la suralimentation n'est pas nette; il n'est pas sûr que l'augmentation de poids et de taille des enfants et probablement celle qui en résulte pour les adultes, n'ait que des avantages; les maladies du métabolisme et dégénératives sont plus fréquentes au sein des populations bien nourries; il existe peu d'inconvénients du fait d'être petit au sens physiologique : la capacité de travail est peu modifiée en valeur absolue et elle est même proportionnellement supérieure chez les populations bien portantes mais de poids inférieur; l'espérance de vie est plus grande et l'incidence de la plupart des maladies plus faible chez les individus sveltes et en bonne santé.

On doit donc s'attacher à définir des concepts clairs relatifs à un état de nutrition satisfaisant. On ne répétera jamais assez que les conditions d'un régime convenable sont une bonne santé et la capacité normale d'effectuer un travail physique donné; ces conditions sont largement indépendantes du poids et de la taille. On ne doit pas conférer automatiquement un statut de supériorité à un excédent de poids ou de taille. On doit au contraire admettre que les différences de stature sont en grande partie la conséquence du jeu des facteurs génétiques, mésologiques, et peut-être d'une adaptation.

Méthodologie

En présentant les données relatives aux enquêtes nutritionnelles, on s'efforcera de juger de la précision des méthodes employées, de la possibilité d'interprétation pour les individus de la communauté, de la représentativité de l'échantillon examiné et des conséquences pour l'état nutritionnel des gens. La technique de collecte des données est en effet capitale. D'autre part, le calcul de la valeur énergétique et nutritive de la ration fait généralement appel aux tables de composition des aliments; on souligne assez que des échantillons variés d'un aliment quelconque renferment des quantités différentes d'énergie, de lipides, de protides, d'éléments minéraux et de vitamines, qui sont fonction de la qualité du sol où ont été cultivées la ou les plantes alimen-

taires, des traitements subis par les aliments avant et durant la cuisson, de la saison et de la précision des analyses chimiques; ces facteurs sont assez mal définis et ont été rarement évalués. Les erreurs consécutives à l'emploi des tables de composition alimentaire sont quelquefois de l'ordre de ± 10-15 %, mais il est des cas (Consolazio *et al.*, 1955, 1956; Southgate et Durnin, 1970) où, avec ces tables, le calcul de la ration énergétique diffère de 1 % seulement de l'énergie nette, déterminée par calorimétrie à partir d'échantillons identiques de la ration ingérée et en évaluant les pertes d'énergie dans l'urine et les fèces.

Aliments courants

Le tableau 1 récapitule les aliments courants consommés, avec leur valeur nutritive.

Tendances générales de la situation alimentaire et nutritionnelle

Aliments et repas

En premier lieu, les aliments disponibles en milieu rural sont directement tributaires des conditions écologiques, qui

TABLEAU 1. Aliments courants et valeur nutritive des principaux groupes d'aliments

Groupe	Nom commun	Nom latin	Propriétés nutritionnelles générales du groupe
CÉRÉALES	Orge	*Hordeum vulgare*	La plupart de ces denrées fournissent 350 kcal et 11-12 g de protéines/100 g de matière sèche, environ. L'orge et le sorgho sont les plus riches en protéines, le riz et les mils en renferment moins. Le rapport protéines/énergie est suffisant pour subvenir à la croissance des enfants. Ces aliments fournissent également des vitamines : thiamine, riboflavine, niacine (le maïs est pauvre en niacine). Le degré de mouture des gains influe sur la teneur en vitamines : le riz poli contient un quart de la teneur en thiamine du riz non décortiqué.
	Mil chandelle,	*Pennisetum americanum*	
	Mil pénicillaire	(*P. typhoideum*)	
	Findi	*Digitaria exilis*	
	Éleusine	*Éleusine coracana*	
	Riz glutineux	*Oryza glutinosa*	
	Sorgho	*Sorghum* spp.	
	Mil kodon	*Panicum miliere*	
	Maïs	*Zea mays*	
	Riz	*Oryza sativa*	
	Blé, froment	*Triticum vulgare*	
TIGES, RACINES, TUBERCULES, FRUITS AMYLACÉS	Banane	*Musa* spp.	Ces denrées ont une teneur en calories semblables à celle des céréales par rapport au poids de matière sèche. La teneur en protéines des pommes de terre et des ignames est tout juste suffisante pour les besoins de croissance des enfants ; celle du manioc et du sagou est très basse. Elles fournissent aussi de la vitamine C ; les ignames jaunes, les patates douces et les bananes, de la vitamine A. Les teneurs en vitamines B et en éléments minéraux sont faibles. Lorsque le sevrage se fait avec de tels aliments, les enfants ont tendance à être sous-nutris, sauf si l'on supplémente les repas avec des lipides et des protéines.
	Fruit de l'arbre à pain	*Artocarpus communis*	
	Manioc	*Manihot utilissima*	
	Taro	*Colocasia* spp.	
		Xanthosoma spp.	
	Banane plantain	*Musa* spp.	
	Sagoutier	*Metroxylon sago*	
	Patate douce	*Ipomoea batatas*	
	Igname, jaune	*Dioscorea cayenensis*	
	blanche	*Dioscorea rotundata*	
LÉGUMINEUSES, GRAINES OLÉAGINEUSES	Voandzou	*Voandzeia subterranea*	Les légumineuses renferment 320 kcal et 20-30 g de protéines pour 100 g de matière sèche, ainsi que du fer, des vitamines B et A (variétés de graines de couleur verte, jaune ou rouge). Elles servent à supplémenter les régimes à base de céréales ou de tubercules. Les mélanges de protéines de céréales et de légumineuses ont une valeur biologique comparable à celle de la viande.
	Fève	*Vicia faba*	
	Pois chiche	*Cicer arietinum*	
	Noix de coco	*Cocos nucifera*	
	Vigna	*Vigna unguiculata*	
	Arachide	*Arachis hypogaea*	
	Haricot	*Phaseolus vulgaris*	
	Pois sabre	*Canavalia ensiformis*	
	Lablab	*Dolichos lablab*	
	Lentille	*Lens esculenta*	
	Caroube	*Parkia* spp.	
	Huile de palme	*Elaeis guineensis*	
	Pois	*Pisum sativum*	
	Pois d'Angole	*Cajanus cajan*	
	Sésame	*Sesamum indicum*	
	Soja	*Glycine max*	

Groupe	Nom commun	Nom latin	Propriétés nutritionnelles générales du groupe
LÉGUMES	Aubergine	*Solanum melongena*	Il s'agit là d'une liste sommaire des légumes consommés. Outre cette variété nécessaire dans l'alimentation et leur rôle comme condiments, les légumes fournissent des vitamines C, A (variétés de couleur vert foncé, jaune et rouge), B et de l'acide folique. Les feuilles contiennent parfois des protéines en quantités importantes. Leur composition en nutriments est très variable, car fonction du climat, des conditions édaphiques, etc.
	Chou	*Brassica oleracea*	
	Carotte	*Daucus carota*	
	Piment	*Capsicum* spp.	
	Courge, gourde, potiron	*Cucurbita* spp., etc.	
	Feuilles vertes (épinard, manioc, potiron, etc.)	Espèces d'*Amaranthus, Beta, Bidens, Brassica, Luffa, Spinacia*, etc.	
	Gombo	*Hibiscus esculentus*	
	Oignons	*Allium* spp.	
	Calebasse	*Lagenaria* spp. et *Benincasa* spp.	
	Canne à sucre	*Saccharum officinarum*	
	Tomate	*Lycopersicum esculentum*	
	Plantes herbacées diverses, à épices et à condiments		
FRUITS	Baobab	*Andansonia digitata*	Les fruits fournissent des vitamines A (variétés à chair de couleur rouge-orange), C (en particulier les agrumes, les fruits du baobab et du goyavier) ainsi que des sucres. Ils représentent une source d'eau importante lors des activités physiques sous les climats chauds.
	Agrumes	*Citrus* spp.	
	Goyave	*Psidium guajava*	
	Mangue	*Mangifera indica*	
	Melon	*Cucumis* spp. et *Citrullus* spp.	
	Papaye	*Carica papaya*	
	Ananas	*Ananas comosus*	
ALIMENTS D'ORIGINE ANIMALE	Lait		Source d'énergie, de protéines, de vitamines A et D, de calcium ; pauvre en fer et en vitamines B.
	Œufs		Source d'énergie, de protéines, de vitamines A, B et D, de fer (qui n'est pas bien absorbé).
	Viande, poissons, crustacés et mollusques, insectes, etc.		Sources de protéines, de fer, de vitamines A, D et B (abats), de calcium ; peu de glucides et de vitamine C ; la quantité d'énergie est fonction de la teneur en lipides.

déterminent la nature des cultures vivrières qui sont à la base de l'alimentation (Busson, 1955 ; Schnell, 1957 ; Pelé et Le Berre, 1966 ; Tedder, 1973). On peut distinguer en première approximation deux sortes d'alimentation rurale différant par leur aliment de base (Périssé, 1966 ; Dupin, 1968, 1969, 1973, 1974) : celle des régions pâturables (aliment de base : céréales) et celle des régions forestières (qui ont pour type la région guinéenne d'Afrique ; aliment de base : féculents). Dans les deux cas, les principales caractéristiques de ces régimes sont la richesse en glucides et la pauvreté en protéines, surtout d'origine animale.

Le repas est un acte social (Trémolières, 1962 ; Périssé, 1966). A cet égard, la fête, manifestation sociale par excellence, est toujours assortie de rites alimentaires (libations ou jeûnes) qui ne sont pas sans effet sur l'état nutritionnel du consommateur. A côté du repas de fête qui est exceptionnel, les repas quotidiens sont en général constitués d'un plat de base d'origine végétale (céréales ou féculents selon les régions) et d'un accompagnement plus sapide (sauce qui comporte des légumes ou des fruits cuits, de la viande, de la volaille ou du poisson, et des épices).

Pour les régions forestières, l'aliment de base se présente sous forme de féculents (manioc, igname, plantain, etc.) qui représentent 50 à 80 % des calories ingérées. Ces végétaux contiennent principalement des glucides et peu de protéines (de 1 à 4 %). L'alimentation de base comporte aussi en appoint des céréales (riz, mil, blé, sorgho) provenant principalement d'échanges commerciaux et plus rarement de cultures (riz d'eau), qui apportent en moyenne de 10 à 30 % des calories totales. Ces céréales sont plus riches en protéines (9 %). Cependant leur consommation ne suffit pas, dans les faits, à pourvoir aux besoins de l'organisme en protéines, ni en qualité, ni en quantité. Les féculents présentent un avantage : ils sont disponibles toute l'année sans que soit à craindre une période de soudure.

Pour l'équilibre nutritionnel, le type d'aliment le plus important à considérer après l'aliment de base est constitué par l'ensemble des protéines animales. En Afrique, leur consommation est estimée à 11 ou 12 g par personne et par jour (Périssé, 1966 ; Dupin, 1968 et 1973), alors que dans un régime équilibré, elle devrait être de l'ordre d'une trentaine de grammes (François, 1967). Les protéines animales ingérées constituent 18 % des protéines totales (Dupin, 1968), alors qu'environ 50 % seraient nécessaires. Le déséquilibre protéique est le défaut alimentaire majeur

qui apparaît lorsque la ration calorique est couverte, défaut qui a de graves retentissements sur la croissance, la résistance aux maladies et l'aptitude au travail.

Les œufs sont souvent l'objet d'interdits alimentaires. La consommation de volaille trop faible en général pourrait être améliorée par la pratique du petit élevage familial. Le lait et les laitages ne sont régulièrement consommés que dans les régions pastorales sèches, comme accompagnement judicieux du plat de céréales. Le poisson ne peut être consommé frais que le long des côtes et des cours d'eau à cause de la faible densité des moyens de transport. Mais la conservation traditionnelle (séchage, fumage, salage) (Laure, 1974) permet leur consommation dans des régions plus éloignées. Le goût prononcé du poisson séché, salé ou fumé, est une qualité appréciée par les consommateurs des pays tropicaux. Il semble possible d'augmenter la consommation du poisson sous toutes ses formes, sans bouleverser les habitudes alimentaires traditionnelles. Les moyens de conservation déjà en pratique seraient à encourager en même temps qu'on devrait lutter contre les insectes s'attaquant au poisson séché. La consommation des produits de la chasse est difficile à estimer.

Parmi les aliments protidiques disponibles dans les régions forestières, il faut mentionner les champignons comestibles (Hayes, 1969 ; Zoberi, 1973). Leur collecte et leur culture pourraient représenter un appoint protidique précieux. Des mollusques sont également consommés à cette fin tandis que, dans les mangroves, les poissons représentent une source importante de protéines. Les activités de pisciculture et d'aquiculture offrent à cet égard des perspectives intéressantes, par exemple dans le cas de l'élevage de certaines espèces de *Tilapia* (MacNae, 1968 ; Hickling, 1971).

La consommation en lipides est généralement faible. Bien que l'Afrique intertropicale exporte des oléagineux (coprah, huiles de palme, de palmiste et d'arachide), on n'y consomme que 12 à 45 g de lipides par personne et par jour (le taux de 45 g étant atteint dans les zones productrices d'oléagineux ; Périssé, 1966). Ces proportions sont faibles. Elles représentent 10 à 20 % de l'apport calorique total alors que dans les pays tempérés l'apport calorique des lipides est de 30 %.

La consommation de légumes verts et de fruits est difficile à évaluer. Elle semble varier de 60 à 120 g par personne et par jour selon les régions d'Afrique, d'après Périssé (1966). Ces quantités sont inférieures aux possibilités réelles. Certaines feuilles, comme celles de manioc, contiennent une quantité non négligeable de protéines (environ 8 % ; Peyrot, 1969 ; Arnal-Peyrot et Adrian, 1970) et dont la composition en acides aminés, différente de celle des protéines des céréales et des féculents, peut les supplémenter et les valoriser en partie (sans toutefois atteindre la qualité des protéines animales). Les légumes verts et les fruits contiennent des vitamines et des sels minéraux utiles à l'équilibre nutritionnel.

Les graines de légumineuses constituent le troisième groupe végétal important du point de vue nutritionnel, après les céréales et les féculents. On constate qu'elles sont peu consommées en général (2 à 15 kg par personne et par an ; Dupin, 1968). En Afrique, elles ne représentent un complément alimentaire important que dans les régions situées à la limite sud de la zone soudanienne (cultures de voandzou et de niébé). La consommation maximale de graines de légumineuses se rencontre dans certaines régions d'altitude proches des grands Lacs. Dans les cas extrêmes, elles représentent l'aliment de base et 600 g par jour en sont alors consommés (Périssé, 1966).

Du point de vue nutritionnel, les graines de légumineuses peuvent supplémenter les protéines de l'aliment de base puisqu'elles renferment 25 % de protéines relativement riches en lysine. Mais elles contiennent peu d'acides aminés soufrés indispensables. Leur consommation et leur culture sont à encourager non seulement à cause de leur teneur en protéines, mais aussi parce qu'elles contiennent des lipides en quantité notable (arachide, et à un moindre degré, soja ; Adrian et Jacquot, 1968).

La boisson des régions forestières est le vin de palme. La sève de plusieurs espèces de palmiers est récoltée par incision du stipe. Le jus fraîchement recueilli est riche en sucre et en vitamine C. Il donne au bout de quelques heures, par fermentation, du vin de palme. Cette boisson, lorsqu'elle est fabriquée selon les procédés traditionnels, ne peut se conserver (Bergeret, 1957 ; Fyot, 1973). La consommation du vin de palme est en général modérée, mais, chez certains individus alcooliques, elle peut atteindre 10 l par personne et par jour (Périssé, 1966).

Alimentation et cultures commerciales

L'introduction des cultures commerciales (arachides, cacao, café, canne à sucre) a réduit la superficie des terres consacrées aux cultures vivrières. Cette « économie de marché » a une incidence notable sur l'alimentation. La surface des terrains, le temps, les efforts consacrés aux cultures vivrières familiales diminuent, et en même temps le risque grandit de ne pouvoir disposer avec sécurité de l'aliment de base habituel. Par contre, l'argent gagné donne du prestige et il permet d'acheter divers aliments importés (lait concentré sucré, sardines en boîtes, concentré de tomates, sucre). Parmi ces aliments non traditionnels recherchés par les consommateurs, certains permettent de varier l'alimentation, voire de l'améliorer (lait en boîte, concentré de tomates, sardines en conserves) ; d'autres, par contre, bien qu'ils soient d'un usage commode (riz blanc, pain, sucre) ne présentent pas de qualité nutritionnelle supérieure car, comme les aliments de base qu'ils remplacent, ils sont principalement glucidiques.

Dans l'ensemble, ce sont les cultures commerciales qui montrent l'augmentation la plus accusée (+ 5 % par an, contre + 2 % pour les cultures vivrières). Lorsqu'il s'agit de cultures aboutissant à des exportations massives (ainsi les cultures d'arachides occupent au Sénégal la moitié des terres cultivées et représentent 70 % des exportations), l'équilibre budgétaire ainsi que la balance commerciale sont à la merci de variations climatiques imprévues. Il serait alors souhaitable de favoriser, par mesure de sécurité, le développement des cultures vivrières.

Alimentation et urbanisation

L'urbanisation s'accompagne d'un changement général du mode de vie (travail, environnement culturel, modes d'échanges, types d'habitations et de vêtements, etc.). L'urbanisation s'accompagne aussi d'un changement des habitudes alimentaires par rapport au milieu rural traditionnel qui est souvent le terme de comparaison (Dupin et Brun, 1973). A cet égard, deux zones sont à considérer (Dupin, 1968 et 1973) : les villes proprement dites et les banlieues pauvres qui les entourent.

Les villes proprement dites sont complètement intégrées au système de l'économie de marché, d'une manière semblable aux villes européennes. L'alimentation peut y être variée. On y trouve de nombreuses boutiques d'alimentation, des marchés à approvisionnement régulier, des magasins à grande surface. Bien que les gens y gardent par tradition des coutumes culinaires de leur lieu d'origine, on remarque cependant plus de variété dans les menus. L'un des changements les plus remarquables est la consommation plus régulière de viande, avec abandon des rites attachés dans les campagnes à l'abattage du bétail. Ainsi une enquête faite à Madagascar (François, 1967) montrait que la consommation de viande en milieu urbain était de 32,5 kg par personne et par an alors qu'elle était de 12,3 kg en milieu rural. Les citadins ont souvent un travail régulier, donc un revenu, et peuvent mieux s'alimenter. En outre, les villes disposent d'hôpitaux, de centres de protection maternelle et infantile qui dispensent une certaine éducation nutritionnelle. L'analphabétisme est moins important que dans les campagnes, l'information est meilleure, mais elle peut prendre la forme d'une publicité mensongère. L'environnement culturel de la ville a donc une incidence directe sur l'alimentation.

Dans les villes. on observe une augmentation de la consommation des lipides, qui est liée à celle de la consommation d'une viande plus ou moins grasse. Au-delà d'une certaine limite (environ 30 % des calories ingérées), cette augmentation de la consommation des graisses, surtout d'origine animale, n'est plus à considérer comme un progrès. En effet, cet excès conduit à une incidence plus grande des maladies cardio-vasculaires (Dupin, 1968).

On note aussi l'accroissement des cas de surconsommation alimentaire aboutissant à l'obésité et au diabète.

Les banlieues pauvres (habitat sous-intégré) sont caractérisées par des conditions de misère, d'insalubrité et d'inadaptation. Les revenus en argent sont aléatoires. Dans ces zones, il y a rarement des cultures vivrières et les gens sont sous-alimentés. Leur alimentation est en général moins équilibrée qu'elle ne l'était dans le milieu rural traditionnel.

Situation nutritionnelle

En 1967, la Commission de l'alimentation et de la nutrition pour l'Afrique et le Comité conjoint FAO/OMS/OUA-STRC avaient rapporté l'existence « d'un déficit global de protéines » dans la zone forestière d'Afrique occidentale et signalé que « la répartition au sein de la famille était telle que les adultes parvenaient à se procurer une ration à peine suffisante alors que les enfants présentaient de graves carences caloriques et protidiques ». Les propositions faites par ces organismes étaient d'améliorer la situation en cultivant des plantes riches en protéines, légumineuses (haricots) et céréales (sorgho, riz ou maïs). La pénurie de légumineuses était en fait le problème essentiel; en particulier leur conservation soulève des difficultés car elles sont attaquées par des ravageurs. Une solution consisterait à réduire la période de stockage postmessiale en augmentant le nombre de récoltes par an. Dans le cas des céréales, la conservation et la culture continue sont difficiles en milieu forestier.

La fourniture de protéines d'origine animale pourrait améliorer sérieusement le régime alimentaire, mais elle reste problématique. L'augmentation de la production de lait et de viande de chèvre, d'œufs et de volaille, est cependant possible. La difficulté pourrait résider dans l'existence d'interdits alimentaires à l'égard de la consommation de lait ou d'œufs et dans le fait que l'aviculture prélève des quantités importantes de céréales, retirées à l'alimentation humaine. Il est important de souligner qu'à l'époque des recommandations faites par ces organismes on avait davantage insisté sur l'accroissement de la fourniture de protéines, alors qu'aujourd'hui on insiste bien plus sur l'augmentation de la ration calorique.

Annegers (1973) a étudié la variation des rapports protéine/énergie dans les régimes alimentaires d'Afrique occidentale. Le pourcentage protéino-calorique des aliments amylacés était le plus bas (2 à 5 %) dans l'ensemble des régions forestières; les aliments pauvres en protéines étaient le manioc, la banane plantain, la patate douce, le taro (*Colocasia* et *Xanthosoma*) et les ignames, alors que le sorgho et le mil, aliments des régions de savanes, avaient un pourcentage protéino-calorique bien plus élevé (tableau 2). On assiste dans plusieurs régions d'Afrique occidentale au remplacement du mil par du manioc, ce qui fera encore baisser ce pourcentage.

La supplémentation de ces régimes à base d'aliments amylacés par des denrées riches en protéines, légumineuses, graines et fruits secs, est très variable suivant les régions et les saisons; leur consommation est généralement moins im-

TABLEAU 2. Pourcentage protéino-calorique des aliments amylacés en Afrique occidentale

Farine de blé (extraction à 70-80 %)	12,1
Sorgho	10,6
Mil	10,2
Fonio (*Digitaria exilis*)	7,4
Maïs	7,3
Riz	7,2
Ignames	6,0
Taro (*Xanthosoma, Colocasia*)	4,5
	4,4
Patate douce	4,2
Banane plantain	3,1
Manioc	1,3

portante en Afrique occidentale que dans le reste du monde en développement, peut-être à cause des rendements qui restent encore faibles en zone forestière. Dans celle-ci, la consommation journalière par tête de protéines à partir des légumineuses et d'autres graines riches en ces nutriments est inférieure à 5 g; elle est plus élevée ailleurs dans le monde tropical, car elle peut atteindre 13-17 g/tête/jour (FAO, 1971). Les protéines d'origine animale sont généralement consommées en faibles quantités, probablement moins de 10 g/tête/jour; dans certains cas, la contribution des petits rongeurs, des mollusques et des insectes est importante, mais elle reste habituellement de l'ordre de 1-2 g/tête/jour.

Dans l'ensemble de la zone forestière également, le rapport protéines/calories du régime global est compris entre 6,5 et 10 %. Bien qu'Annegers (1973) insiste sur sa valeur nettement inférieure à celle caractérisant la plupart des régimes en vigueur en Occident et ailleurs, elle n'est pas en fait très inférieure à celle enregistrée chez des populations convenablement nourries de Nouvelle-Guinée (Norgan, Ferro-Luzzi et Durnin, 1974) et d'Éthiopie; Annegers reste cependant convaincu que le kwashiorkor est plus répandu dans les régions caractérisées par un faible rapport protéines/calories dans le régime alimentaire; les preuves en faveur d'une telle affirmation restent encore rares chez les populations des écosystèmes forestiers.

Les variations saisonnières dans l'approvisionnement alimentaire peuvent conduire à des carences nutritionnelles temporaires. En Afrique occidentale, il n'y a généralement pas de déficit alimentaire dans les zones humides, bien qu'il y ait quelques restrictions saisonnières (Annegers, 1973); les aliments de base sont en effet récoltés durant toute l'année et l'huile de palme est également disponible. Il est vrai que l'extension des cultures de rente comme le cacaoyer, le caféier et le palmier à huile, a entraîné des modifications au niveau des cultures vivrières, mais le bananier plantain, les ignames et le manioc peuvent être cultivés en même temps que les cultures de rente (voir chapitre 20).

Périssé (1966) et Dupin (1968) ont également souligné le faible rapport protéines/calories des aliments de base (manioc, plantain, etc.) ainsi que la consommation rare et nettement insuffisante des protéines d'origine animale dans les régions forestières d'Afrique francophone; Périssé (1966) a également insisté sur la faible consommation des graisses, et cela malgré la production d'huile de palme, d'arachide et de coco dans ces zones. Les légumes verts et les fruits peuvent représenter une part importante du régime et ils sont très utiles en raison de leur teneur élevée en vitamines et en éléments minéraux; dans certains cas toutefois, leur consommation excessive augmente le bol alimentaire et limite alors la quantité ingérée des autres aliments, notamment chez les enfants (Nicol, 1971); la réduction de l'énergie et le faible rapport protéines/calories du bol alimentaire affectent les enfants au moment du sevrage (Dupin, 1959), et le kwashiorkor est alors très répandu.

La monétarisation de l'économie (vente des cultures de rente et achat d'aliments importés comme le lait condensé, le sucre raffiné, le riz poli, le pain, les conserves en boîte, etc.) exerce une influence croissante sur l'alimentation. Ces denrées achetées peuvent augmenter la valeur énergétique et protidique du régime alimentaire, mais elles ne sont généralement pas supérieures à cet égard aux produits locaux et elles se contentent souvent d'accroître la consommation glucidique. L'importance des boissons alcoolisées dans les régions forestières a été rarement étudiée en détail; le vin de palme est consommé en quantité modérée (Nicol, 1959*a*), mais celle-ci peut atteindre 10 litres/personne/jour (Périssé, 1966).

Le goitre endémique peut se rencontrer dans certaines régions (Masseyeff, 1955) et il semble causé par un glucoside toxique de certaines variétés de manioc, présentant des propriétés antithyroïdiennes; il est généralement dégradé par les techniques de préparation culinaire.

Périssé (1966) a fait remarquer à juste titre que la validité des méthodes d'enquête par questionnaire (associées ou non à la pesée des aliments) est plus fonction des qualités de l'enquêteur et du questionnaire que de l'aptitude du consommateur à répondre aux questions. Le tableau 3 résume les résultats obtenus par cet auteur chez des populations vivant dans les forêts humides. On y trouve des informations très utiles sur les effets culturels, sociaux et économiques. Mais en dépit de leur intérêt général incontestable, il est difficile d'en tirer des renseignements précis

TABLEAU 3. Études de la ration alimentaire au niveau familial (rations/tête/jour)

	Énergie (kcal)	Protéines (g)	Protéines (%)[a]	Lipides (g)	Ca (mg)	Fe (mg)	Vit. A (I.U.)	Vit. B_1 (mg)	Vit. B_2 (mg)
Côte-d'Ivoire	2 236	49	8,9	21	459	15	6 140	1,5	0,7
Ghana	1 833	45	9,7	36	434[b]	14	10 320	0,7	0,6
Togo	2 031	41	8,1	24	531[b]	13	14 850	1,4	0,6
Nigéria	1 785	46	10,3	19	420	17	5 000[b]	1,5	0,7
Cameroun	1 655	42	10,1	42[b]	455	10	7 900[b]	0,7	0,6
Gabon	1 892	73	15,4	—	—	—	—	—	—
République centrafricaine	2 224	42[b]	7,6[b]	36	414[b]	11[b]	2 840	0,5	0,4[b]
Congo	2 043	46	9,0	32	361	12	7 750	0,8	0,6

a. Pourcentage des calories totales.
b. Grande variabilité des résultats.

sur les individus eux-mêmes : certains résultats semblent trop bas, comme c'est le cas de la ration calorique au Cameroun, au Ghana et au Nigéria, mais il convient de vérifier que cela est bien dû à un régime insuffisant ; les rations protidiques sont souvent faibles, mais elles pourraient être compatibles avec une ration globale satisfaisante ; les rations lipidiques sont faibles partout mais il ne semble pas y avoir là de danger pour la santé ; les quantités de calcium absorbées sont généralement faibles, d'après les normes, mais la carence en cet élément est habituellement rare chez ces populations ; la ration en fer est assez élevée pour permettre de satisfaire les besoins, mais ce pourrait ne pas être le cas chez certaines personnes, comme les femmes enceintes ; à l'exception du cas de la République centrafricaine, les quantités ingérées de vitamines A sont satisfaisantes, tandis que celles des vitamines B_1 et B_2 paraissent faibles.

Les études faites à plusieurs reprises sur les mêmes familles vivant dans les régions forestières du Cameroun, mais à différentes saisons, montrent que les rations caloriques sont faibles (1 400-1 750 kcal/tête/jour) avec de faibles variations saisonnières ($< \pm$ 200 kcal), qu'il en est de même pour les rations protidiques (31-41 g/tête/jour) avec des variations relativement plus importantes ($\pm$ 7-14 g) (Masseyeff, Cambon et Bergeret, 1958; Masseyeff, Pierme et Bergeret, 1958; Eyidi, Pierme et Masseyeff, 1961). De tels résultats montrent l'existence d'un déficit calorique et protidique, au moins chez quelques individus; ces études renferment en outre un grand nombre de renseignements complémentaires utiles et d'informations alimentaires.

L'étude de quelques villages nigérians par Collis, Dema et Omololu (1962*a*, *b*) est également très riche en informations : on y décrit le climat, les modes d'utilisation des terres, les ressources alimentaires, les pratiques agricoles, etc. La nourriture ingérée par les individus est enregistrée à chaque repas durant 7 jours consécutifs, quatre fois par an. On n'est cependant pas renseigné exactement sur la méthode d'enregistrement, sur la manière de la conduire, et, ce qui est le plus fâcheux, les qualités nutritionnelles des régimes alimentaires sont exprimées sous la forme de la consommation moyenne par tête; c'est-à-dire que les précieux renseignements recueillis sur le terrain ne sont pas présentés, même sous la forme de moyennes et d'écarts types, les publications perdant alors une grande partie de leur intérêt. Les résultats principaux de ce travail correspondent aux conclusions des autres études sur les régimes alimentaires des populations des régions forestières d'Afrique occidentale : la ration calorique moyenne se situe entre 1 700 et 2 000 kcal/tête/jour; la ration protidique, surtout d'origine animale, est faible; les tubercules contribuent à plus de 50 % de la ration énergétique et le kwashiorkor se rencontre surtout chez les enfants âgés de 2 à 3 ans.

Nicol (1959*a*, *b*) a mesuré la consommation alimentaire en pesant les rations des gens vivant dans les villages de 7 régions différentes du Nigéria, dont une correspond à des pluviisylves. La consommation alimentaire d'individus d'âge différent fut mesurée à trois saisons distinctes, mais la technique précise n'est pas présentée de sorte qu'il est difficile de juger de la sensibilité des mesures de poids faites; les nombres des individus choisis étaient faibles. Les ignames étaient la base de l'alimentation; le vin de palme était consommé par les hommes et les femmes (670 ml/jour et 280 ml/jour respectivement); la variété du régime était complétée par de petites quantités d'aliments d'origine animale, des légumes, des fruits, de la banane plantain et des fruits secs. Dans l'ensemble le régime semblait satisfaisant : les hommes (« plus de 12 ans ») avaient une ration calorique de 2 400 kcal/jour, les femmes de 1 950, les enfants âgés de 4 à 6 ans de 1 210 et ceux âgés de 7 à 9 ans de 1 520 kcal/jour; les quantités ingérées de protéines, d'éléments minéraux, de vitamines A et B étaient satisfaisantes. On n'enregistrait pas de symptômes de carence nutritionnelle, si ce n'est une très légère incidence de « malnutrition protidique », les femmes paraissant conserver un poids normal, la taille, l'épaisseur du pli cutané étant compatibles avec un état nutritionnel convenable.

Ces résultats concernant des individus viennent renforcer ceux obtenus sur des familles dans d'autres régions tropicales forestières d'Afrique, à savoir qu'une mauvaise nutrition ne constitue pas un problème aussi répandu et sérieux, mais des conclusions définitives ne peuvent être tirées de données aussi réduites.

Conclusions. Les recherches nécessaires et les priorités

Principaux défauts de l'alimentation : évolution de la situation

Des tendances alimentaires peu favorables se trouvent provoquées à la fois par des conditions écologiques et climatiques, des facteurs sociaux et culturels, des conditions économiques. Elles consistent principalement en une sous-alimentation protéique concernant surtout les protéines d'origine animale. Chez les jeunes enfants, ce défaut alimentaire (souvent dû à l'absence d'information et non à un manque de ressources locales) conduit à de graves maladies nutritionnelles au sevrage (maladies qui peuvent être mortelles) et à un affaiblissement de l'organisme qui résiste mal aux maladies infectieuses et parasitaires.

Dans les écosystèmes forestiers tropicaux, la plupart des gens sont donc mal alimentés ou menacés de l'être. Mais cette situation pessimiste est susceptible d'évoluer, car les coutumes alimentaires peuvent varier.

L'attachement pour certaines habitudes alimentaires et culturelles peut avoir parfois des répercussions fâcheuses sur la santé. La forte consommation de viande pendant les fêtes, suivie d'une longue privation en cet aliment, ou bien le changement brutal d'alimentation au sevrage, en sont des exemples. Cependant, ces habitudes ne sont pas immuables (Dupin et Brun, 1973) et peuvent s'améliorer lorsque l'environnement social, culturel et économique le permet (Finot, 1974).

Moyens d'amélioration de la situation nutritionnelle

Cette situation peut être améliorée par plusieurs moyens :

l'information nutritionnelle des mères (Mahler, 1974 ; Anonyme, Conférence de Lomé, 1972) ;

l'éducation nutritionnelle à tous les degrés de l'enseignement (les principes essentiels d'une alimentation équilibrée ne sont pas difficiles à comprendre pour un enfant scolarisé ; Bascoulergue, 1962 ; Dupin et Dupin, 1962) ; les principes plus élaborés peuvent être enseignés à un niveau supérieur (Icaza 1974) ;

l'encouragement des pratiques agricoles, techniques et culinaires locales qui sont bénéfiques (Bouvier, 1974), par exemple petit élevage et jardin familial, plus forte consommation des graines de légumineuses, rouissage du manioc, conservation du poisson selon les procédés traditionnels ;

la propagande en faveur de l'extension d'habitudes culinaires nouvelles favorables et spontanément bien acceptées (lait, sardines, concentré de tomates en boîtes) ;

l'extension des cantines scolaires et des cantines d'entreprises (ces cantines présentent un avantage pratique évident car les repas doivent être calculés en fonction des ressources locales, non seulement d'une façon économique pour l'intendance, mais aussi d'une façon équilibrée du point de vue nutritionnel ; les travailleurs et les enfants scolarisés auront ainsi reçu au moins un repas équilibré par jour et ils prendront conscience de ce que doit comporter un repas) ;

l'extension des cultures vivrières parallèlement aux cultures de rente ;

l'extension des voies de communication, des moyens de transport, de la chaîne du froid car la circulation des denrées alimentaires est directement tributaire de l'infrastructure économique.

Recherches nécessaires

L'examen critique de la bibliographie relative à la nutrition des populations vivant dans les écosystèmes forestiers tropicaux fait ressortir les lacunes considérables dans les connaissances (des pays entiers ne possèdent rien de précis sur l'état nutritionnel de leurs habitants en milieu rural). Cet examen met également en évidence le caractère peu satisfaisant de la méthodologie employée et la valeur limitée des résultats obtenus, ce qui ne permet pas au lecteur de se faire une opinion correcte (c'est le cas, par exemple, des rations présentées sous forme de pourcentages des besoins ou des quantités recommandées). On indique rarement la variation des résultats, en valeur absolue ou sous forme d'écarts types, ou encore en rapport avec la taille de l'organisme. Les données anthropométriques sont rarement satisfaisantes, tandis que la description de l'environnement et des conditions socio-économiques ou de travail des populations n'est donnée qu'exceptionnellement.

La technique de mesure de la ration alimentaire nécessite une critique attentive. On a généralement estimé que si certaines familles avaient une ration de 2 000 kcal/tête/jour alors que la ration recommandée était de 3 000 kcal/tête/jour, cela devait indiquer une carence nutritionnelle. La situation est en fait rarement aussi simple. Les rations calorique et protidique (de même que celles des autres nutriments) sont souvent près du seuil de la satisfaction des besoins; ce seuil n'est pas une ligne de démarcation nette, mais plutôt une frange, un domaine qui se caractérise par des variations saisonnières, par des fluctuations en fonction des conditions de travail, des températures ambiantes, de l'hygiène du milieu, etc. Les techniques de mesure doivent être alors choisies avec soin et les buts poursuivis présents à l'esprit. La ration alimentaire de familles n'a pas grand intérêt, celle des individus au sein d'une famille est plus utile. L'état nutritionnel de la population ou de certains secteurs, comme les femmes enceintes et allaitantes, les enfants, les travailleurs agricoles, etc., ne peut être appréhendé que grâce à la description des individus eux-mêmes (taille, poids, adiposité, stature, capacité de travail, symptômes de carence nutritionnelle, données sur le milieu naturel et social), de sorte que l'examen de 50 individus représentatifs statistiquement bien choisis peut alors fournir des données bien plus utiles que l'étude de 500 familles.

La malnutrition existe certainement ; même lorsqu'elle n'est pas évidente, elle peut apparaître à la suite d'une contrainte quelconque. Elle reste cependant difficile à mettre en évidence et Lörstad (1974) a attiré l'attention sur les problèmes statistiques de sa détermination. Les carences spécifiques de grande importance concernent la teneur en calories et en protéines, en vitamine A et en iode de la ration alimentaire. La carence en fer peut être également répandue, mais les conséquences sur l'état de santé et la capacité de travail de l'anémie qui en résulte ne sont pas claires, à moins que cette anémie ne soit très grave. Il est indispensable et urgent de rechercher au sein des populations l'existence des carences nutritionnelles que l'on soupçonne ; les situations susceptibles d'être améliorées doivent l'être, bien que cela soit souvent assez difficile, même lorsque les solutions existent. Il ne faut cependant pas oublier que les ressources sont limitées dans le domaine nutritionnel, que les solutions sont rares, et il n'y a donc aucune raison de gaspiller le temps, les moyens, les efforts et l'argent, s'ils ne sont pas réellement nécessaires.

La première des choses à faire pour connaître le régime alimentaire d'une communauté est d'évaluer les quantités de calories et de protéines ingérées. L'évaluation de la ration calorique est compliquée par le fait que les insuffisances ne sont pas toujours évidentes et que la subjectivité des jugements peut être importante. La mesure de la croissance des enfants peut fournir de bons renseignements, mais les normes servant aux comparaisons doivent être utilisées avec précaution et on doit montrer nettement les inconvénients de taux de croissance plus faibles, si ces derniers sont constatés. Trop d'hypothèses non fondées ont été avancées à propos de l'intérêt d'une croissance rapide chez les enfants, sans qu'on ait précisé les avantages à court et à long terme. La suffisance de la ration calorique peut être également estimée en mesurant la capacité de travail

ou en administrant des rations plus importantes et en suivant les avantages éventuels.

La ration protidique doit être étudiée en même temps que la ration calorique. Calloway (1975) a en effet montré que la teneur en énergie de la ration alimentaire influait sur l'équilibre azoté dans une plus large mesure que la ration protidique dans le cas des régimes qui sont à peine suffisants. On doit également se débarrasser des préjugés sur l'intérêt des protéines animales, etc., car les gens peuvent être en bonne santé avec un régime dépourvu de protéines animales et où les protides ingérés représentent 6 à 8 % seulement de l'énergie.

Les enquêtes nutritionnelles doivent comprendre la recherche fouillée des symptômes de carence nutritionnelle.

Les populations peuvent voir leur régime alimentaire modifié ou profondément altéré, leurs conditions de vie évoluant à la suite d'une amélioration ou d'une péjoration de la situation sanitaire, qui les expose à divers types d'infections, etc. De tels facteurs de changement sont souvent mentionnés, mais on les comprend encore fort mal et ils méritent des recherches plus poussées.

L'ensemble des problèmes relatifs aux interdits, aux goûts, aux préférences particulières, mérite plus d'attention. Le changement du genre de vie, dans la mesure où il affecte le volume et le type de travail physique accompli ainsi que le mode d'activité à l'état de repos, peut avoir une grande importance sur le plan nutritionnel. Il existe également du point de vue médical des problèmes intéressants en rapport avec l'incidence et la prévalence des maladies métaboliques et dégénératives. Mais tous ces aspects sont probablement secondaires par rapport au besoin le plus urgent qui est celui de recueillir plus de données sur les populations vivant au cœur des écosystèmes forestiers ou sur les marges de ces derniers.

De telles enquêtes n'exigent pas un équipement complexe et elles ne sont pas coûteuses. Leurs résultats sont indispensables à la formulation correcte de programmes de développement. Les recherches nécessitent une planification soigneuse, des objectifs clairs et une consultation interdisciplinaire. Si, au sein de ces populations, des groupes présentent des carences nutritionnelles, on doit organiser l'action à entreprendre pour lutter contre elles ; il s'agira d'une amélioration de la production agricole, de trouver des emplois, d'introduire de nouvelles cultures, de fournir une supplémentation diététique, de subventionner les denrées de base, etc. De tels programmes n'ont des chances de succès que s'ils sont réalisés dans le cadre d'une planification rigoureuse et sur la base d'informations nutritionnelles sûres. *Pareilles études représentent de nos jours le champ le plus important et le plus immédiatement utile de la recherche nutritionnelle.*

Bibliographie

ADRIAN, J. ; JACQUOT, K. *Valeur alimentaire de l'arachide et de ses dérivés.* Paris, Maisonneuve et Larose, 1968, 276 p.

ALDRIN, J. F. Note sur quelques farines de poissons tropicaux. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, vol. 29, n° 4, 1965, p. 421-430.

ALDRIN, J. F. *et al.* Études sur les « nuoc-mam » de poissons de mer en Côte-d'Ivoire. *Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop.*, vol. 22, n° 2, 1969, p. 240-270.

ANNEGERS, J. F. The protein-calorie ratio of West African diets and their relationship to protein calorie malnutrition. *Ecol. Food Nutr.*, 2, 1973, p. 225-235.

——. Seasonal food shortages in West Africa. *Ecol. Food Nutr.*, 2, 1973, p. 251-257.

ANON. *Nutrition et alimentation tropicales. Réunions de la FAO sur la nutrition.* Rome, FAO, rapport n° 20, 3 tomes, 1958 et 1959, 2040 p.

——. *Table de composition à l'usage de l'Afrique.* Rome, FAO, Documents sur la Nutrition, 1970, 218 p.

——. Enfance, jeunesse, femmes et environnement : eau, assainissement, aménagement. In : *Conférence de Lomé : enfance, jeunesse, femmes et plans de développement* (Travaux de la conférence ministérielle tenue à Lomé, Togo, du 18 au 27 mai 1972), p. 25-37. UNICEF, 1972, 144 p.

——. La mère et les enfants de 0 à 5 ans. In : *Conférence de Lomé : enfance, jeunesse, femmes et plans de développement* (Travaux de la conférence tenue à Lomé, Togo, du 18 au 27 mai 1972), p. 16-24. UNICEF, 1972, 144 p.

——. *Les besoins énergétiques et en protéines.* Rome, FAO, rapport d'un comité spécial mixte FAO/OMS d'experts. (FAO n° 52, OMS n° 522), 1973, 123 p.

——. *Ibadan grain storage seminar* (Ibadan, Nigéria, 26-30 juillet 1971). The Bulletin of the tropical stored product center (25). Édition française, 1973, 51 p.

ARNAL-PEYROT, F. ; ADRIAN, J. Rôle nutritionnel de certaines feuilles alimentaires tropicales. *Ann. Nutrit. Alim.*, 24, 1970, p. 137-154.

BASCOULERGUE, P. *Notions d'hygiène alimentaire adaptées au Sud Cameroun.* Paris, ORSTOM, 1962, 31 p.

——. *Notions d'hygiène alimentaire adaptées au Nord Cameroun.* Paris, ORSTOM, 1963, 46 p.

BERGERET, B. Note préliminaire sur l'étude du vin de palme au Cameroun. *Médecine tropicale*, vol. 17, n° 6, 1957, p. 901-904.

BOUVIER, H. Afrifood 74 : premier congrès-exposition africain pour le traitement et la valorisation locale des produits alimentaires (Casablanca 23-28 juin 1974). *Marchés tropicaux et méditerranéens*, 1496, 1974, p. 2057-2059.

BUSSON, F. *Plantes alimentaires de l'Ouest africain.* Paris, Ouvrage publié avec l'aide du Ministère de la Coopération, du Ministère de la recherche Scientifique et Technique, du Ministère des Armées, 1965, 568 p.

CALLOWAY, D. H. Nitrogen balance of men with marginal intakes of protein and energy. *J. Nutr.*, 105, 1975, p. 914-923.

CAVELIER, C. *Contribution à la connaissance physiologique de l'homme noir dans son milieu écologique. Étude des composants sériques : protides, fer, cuivre, chez l'Africain du Cameroun.* Collection Mémoires ORSTOM, 69, 1973, 114 p.

COLLIS, W. R. F.; DEMA, J.; OMOLOLU, A. On the ecology of child health and nutrition in Nigerian villages. I. Environment, population and resources. *Trop. Geogr. Med.*, 14, 1962a, p. 140-163.

——; ——; ——. On the ecology of child nutrition and health in Nigerian villages. II. Dietary and medical surveys. *Trop. Geogr. Med.*, 14, 1962b, p. 201-229.

CONSOLAZIO, C. F.; HAWKINS, J.; BERGER, F.; JOHNSON, O.; KATZENEK, B.; SKALA, J. *Nutrition surveys of two consecutive training cycles of the airborne training Bn. Company 'G' Fort Benning, GA, Oct.-Nov. 1953.* U.S. Army Medical Nutrition Laboratory, Report no. 166, 1955, 47 p.

COUILLIOT, M. F. *Recherche de perturbations au niveau du métabolisme dans une population de goitreux* (rapport de stage pour le DEA de Nutrition cellulaire et physiologie nutritionnelle). Yaoundé, ORSTOM, 1973, 33 p. multigr.

DEBROISE, A. *et al.* Six villages du Sénégal. In : *Conditions de vie de l'enfant en milieu rural en Afrique*, p. 130-134. Centre International de l'enfance, 1967.

DEBRY, G. Nutrition de santé publique : illusions ou réalités ? *Cahiers de Nutrition et de Diététique*, vol. 9, n° 1, 1974, p. 15-26.

DUPIN, H. L'alimentation traditionnelle du jeune enfant dans l'Ouest africain. Déficiences, possibilités de supplémentation. *Diététique et Nutrition*, 1, 1959, p. 33-40.

——. L'alimentation, l'état de nutrition et les tendances actuelles de la consommation alimentaire en Afrique intertropicale. *Développement et Civilisation* (Paris), 35, 1968, p. 21-30.

——. Carence en vitamine A. *Afr. méd.*, vol. 8, n° 71, 1969, p. 507-511.

——. Les enquêtes nutritionnelles effectuées dans les pays en voie de développement. Intérêt, difficultés, limites. *Rev. Hyg. et Méd. soc.*, vol. 17, n° 3, 1969, p. 223-238.

——. *Alimentation et nutrition dans les pays en voie de développement.* Rennes, École nationale de la Santé Publique, 1973, 25 p. multigr.

——. Les besoins nutritionnels et les apports recommandés pour la satisfaction de ces besoins. *L'alimentation et la Vie*, vol. 62, n° 2, 1974, p. 77-118.

—— ; DUPIN, M. *Nos aliments : Manuel à l'usage des éducateurs de l'Ouest Africain.* Orana et Éditions sociales françaises, 1962, 117 p.

—— ; SCHEER, M. Une maladie encore répandue : le goître endémique. *Le Maroc médical*, 515, 1968, p. 419-424.

—— ; KITAN, Y. Nutrition et travail. Alimentation des travailleurs dans les pays tropicaux. *Afr. méd.*, vol. 11, n° 97, 1972, p. 121-132.

—— ; BRUN, T. Évolution de l'alimentation dans les pays en voie de développement. *Cahiers de Nutrition et de Diététique*, vol. 8, n° 4, 1973, p. 283-290.

—— ; MASSÉ, N. P. *Influence de l'alimentation reçue par l'enfant pendant les premiers mois de la vie sur le développement mental.* 1973, 16 p., 3 fig., multigr.

——. Entretien : les facteurs qui influencent les habitudes alimentaires dans les pays en voie de développement. *Impact (Science et Société)*, UNESCO, vol. 24, n° 2, 1974, p. 149-155.

EYIDI, B.; PIERME, M. L.; MASSEYEFF, R. Une enquête sur l'alimentation à Douala. *Recherches et Études camerounaises* (Paris), 5, 1961, p. 3-45.

FAO/WHO/OAU-STRC. *Food and nutrition in Africa.* News Bulletin of the Joint Regional Food and Nutrition Commission for Africa, 1967.

FAVIER, J. C. *Valeur alimentaire de deux aliments de base africains : le manioc et le sorgho.* Université des Sciences et Techniques du Languedoc, thèse. Doct. Sci., 1973, 103 p., 25 fig., 5 graphiques et 31 tabl., multigr.

FERRAND, J. *L'alimentation à Madagascar.* Université de Paris, thèse, 1963, 181 p.

FERRO-LUZZI, A.; NORGAN, N. G.; DURNIN, J. V. G. A. Food intake, its relationship to body weight and age, and its apparent nutritional adequacy in New Guinean children. *Amer. J. Clin. Nutr.*, 28, 1975, p. 1443-1453.

FINOT, P. A. Amélioration de la nutrition dans les pays en voie de développement. *Impact (Science et Société)*, UNESCO, vol. 24, n° 2, 1974, p. 123-131.

Food and Agriculture Organization. *Agricultural production yearbook.* Rome, FAO, 1971.

——. Energy and protein requirements. *Food and Nutrition*, vol. I, no. 2, 1975, p. 11-19.

FRANÇOIS, P. *Budgets et alimentation des ménages ruraux en 1962, rapport de synthèse.* République malgache, Commissariat général au Plan et INSRE (Tananarive) et République française, Secrétariat d'État aux Affaires étrangères, chargé de la Coopération, 1967, 47 p.

FRONTIER-ABOU, D. *Note préliminaire sur un essai de fabrication artisanale de nuoc-mam à partir de résidus de l'industrie crevettière.* ORSTOM, Documents scientifiques du Centre de Nosy-bé, 39, 1973, 21 p.

FYOT, R. La valorisation industrielle d'une boisson traditionnelle: le vin de palme pasteurisé. *Technique et Développement*, 8, 1973, p. 27-29.

GOUROU, P. L'alimentation. Les plantes cultivées. Les techniques agricoles et leurs effets. In : *L'Afrique*, p. 64-68 ; p. 68-71 ; p. 71-80. Paris, Hachette, 1970, 331 p.

HAYES, W. A. Mushrooms, microbes and malnutrition. *New Scientist.* (London), vol. 44, no. 677, 1969.

HICKLING, C. F. *Fish culture.* 2nd ed. London, Faber and Faber, 1971.

ICAZA, S. J. Modèle pour un centre régional d'enseignement de la nutrition. *Impact (Science et Société)* UNESCO, vol. 24, n° 2, 1974, p. 157-162.

JOSEPH, A. ; DELPEUCH, F. *Appréciation de l'importance de la consommation des spirulines chez quelques populations du Kanem (Tchad).* Yaoundé, ORSTOM, 1973, 16 p., multigr. Rapport présenté au Colloque Spiruline (23-24 mai 1973 à l'IFP, Paris).

LAURE, J. *Acceptabilité du coton sans gossypol.* Rapport sur la mission effectuée au Sénégal et au Mali du 12 avril au 13 mai 1973. IRCT-SEAE, 1973, 70 p.

——. *Valeur nutritionnelle de produits de la pêche conservés artisanalement au Cameroun et au Tchad.* ORSTOM, 1974, 79 p.

LÖRSTAD, M. H. On estimating incidence of undernutrition. *Nutrition Newsletter* (Rome, FAO), vol. 12, no. 1, 1974, p. 1-11.

MACNAE, W. A general account of the Fauna and Flora of mangrove swamps and forests in the Indo-West Pacific Region. *Advances in Marine Biology*, vol. 6, 1968. Academic Press.

MAHLER, H. Quatre-vingt-six millions d'enfants manquent de protéines sous les tropiques. *Nations solidaires*, 34, 1974, p. 3.

MALACHOWSKI, S. La promotion humaine et la lutte contre la malnutrition. *L'enfant en milieu tropical*, 90, 1973, p. 13-27.

MASSEYEFF, R. Le goître endémique dans l'Est Cameroun. *Bull. Soc. Path. exotique*, 48, 1955, p. 269-290.

——; CAMBON, A.; BERGERET, B. *Le groupement d'Evodoula: étude de l'alimentation.* Paris, ORSTOM, 1958, 66 p.

——; PIERME, M. L.; BERGERET, B. *Enquêtes sur l'alimentation au Cameroun. II. Subdivision de Batouri.* Paris, ORSTOM, Rapport n° 4173, 1958, 183 p. multigr.

MONDOT-BERNARD, J. *Essai d'analyse de la situation alimentaire en Afrique.* Paris, OCDE, Centre de développement, 1974, 52 p. multigr.

NICOL, B. M. The nutrition of Nigerian peasants, with special reference to the effects of deficiencies of the vitamin B complex, vitamin A and animal protein. *Br. J. Nutr.*, 6, 1952, p. 34–55.

——. Tribal nutrition and health in Nigeria: a comparative clinical study of primitive and urban nutrition. *Am. J. Clin. Nutr.*, 1, 1953, p. 364–371.

——. The calorie requirements of Nigerian peasant farmers. *Br. J. Nutr.*, 13, 1959a, p. 293–306.

——. The protein requirements of Nigerian peasant farmers. *Br. J. Nutr.*, 13, 1959b, p. 307–320.

——. Protein and calorie concentration. *Nutr. Rev.*, 29, 1971, p. 83–88.

NORGAN, N. G.; FERRO-LUZZI, A.; DURNIN, J. V. G. A. The energy and nutrient intake and the energy expenditure of 204 New Guinean adults. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, B, 268, 1974, p. 309–348.

OKITA, S. Alimentation, nutrition, population, croissance économique. Nécessité d'une action intégrée. *Bulletin de Nutrition*, vol. 11, n° 4, 1973, p. 18-22.

PELÉ, J. ; LE BERRE, S. *Les aliments d'origine végétale au Cameroun.* Yaoundé, ORSTOM, 1966, 170 p., multigr.

PERISSÉ, J. *L'alimentation en Afrique intertropicale, étude critique à partir des enquêtes de consommation 1950–1965.* Paris, thèse faculté pharmacie, 1966, 131 p. multigr.

PEYROT, F. *Rôle nutritionnel de certaines feuilles alimentaires tropicales (manioc, igname, baobab, fromager).* Paris, Faculté des Sciences, thèse doct. 3e cycle, 1969, 67 p. multigr.

POKROVSKI, A. Comment résoudre la pénurie de protéines ? *Nations solidaires*, 34, 1974, p. 3.

RABARY, R. Quelques aspects actuels des problèmes alimentaires et nutritionnels à Madagascar. *Bulletin de Madagascar*, 173, 1960, p. 907-915.

RIVIÈRE, R. Étude sur la composition du nuoc-nam de Côte-d'Ivoire. *Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop.*, vol. 22, n° 2. 1969, p. 271-281.

SAADEH, I. Q. Mesure des effets de la nutrition sur le développement et le comportement humains. *Impact (Science et Société)*, UNESCO, vol. 24, n° 2, 1974, p. 189-197.

SAI, F. T. La nutrition, secteur prioritaire du développement national. *Impact (Science et Société)*, UNESCO, vol. 24, n° 2, 1974, p. 133-144.

SCHNELL, R. *Plantes alimentaires et vie agricole de l'Afrique Noire.* Paris, Larose, 1957, 223 p.

SCRIMSHAW, N. S. ; TAYLOR, C. E. ; GORDON, J. E. *Interactions entre l'état nutritionnel et les infections.* Genève, OMS, série des monographies, 57, 1971, 363 p.

SOUTHGATE, D. A. T.; DURNIN, J. V. G. A. Calorie conversion factors. An experimental reassessment of the factors used in the calculation of the energy value of human diet. *Br. J. Nutr.*, 24, 1970, p. 517–535.

TOUSSAINT-SAMAT, M. *La cuisine rustique (Afrique Noire, Madagascar).* Forcalquier (Haute-Provence), Robert Morel, 1971, 283 p.

TRÉMOLIÈRES, J. Facteurs culturels dans les habitudes alimentaires. *La Santé de l'homme*, 3-4, 1962, p. 23-28.

——. ; SERVILLE, Y. ; JACQUOT, R. *Manuel élémentaire d'alimentation humaine.* 3 tomes. Paris, Les Éditions sociales françaises, 1956, 1957, 1958, 262 p., 405 p., 345 p.

World Health Organization. *Expert Committee on Medical Assessment of Nutritional Status.* Geneva, WHO, Technical Report Series, vol. 258, 1963.

ZOBERI, M. H. The edible mushrooms of Nigeria. *Nigerian Field*, vol. 38, no. 3, 1973.

17 Santé et épidémiologie

Introduction

Les types d'exploitation des forêts et leurs conséquences épidémiologiques

Santé et morbidité
- Afrique
  - Aspects démographiques
  - Les pygmées Ituri
  - Les villageois des régions périforestières

Épidémiologie
- Fièvre jaune et autres maladies à virus
- Paludisme
- Filarioses
  - Filariose de Bancroft
  - Loase
  - Onchocercose
- Trypanosomoses
- Bilharzioses

Conclusions : épidémiologie et types d'exploitation

Les recherches nécessaires et les priorités

Bibliographie

Introduction

Les épidémiologistes n'ont perçu l'importance et le rôle des maladies qu'en mettant celles-ci en relation étroite avec le milieu. Pavlovsky (1963) a développé le concept de l'épidémiologie liée aux types de paysages et de la localisation ponctuelle c'est-à-dire des foyers des maladies. A la suite de ses travaux sur la fièvre fluviale du Japon, en Malaisie, Audy (1958) a souligné que les maladies (notamment les maladies infectieuses) étaient étroitement liées aux types de biocénoses, c'est-à-dire les associations particulières de plantes et d'animaux. Mantner (1967) a étendu aux parasites les principes écologiques de la dissémination animale dans un biotope ; il suppose que la répartition des parasites peut être due aux conditions mésologiques actuelles ou à celles caractérisant un passé reculé. Les épidémiologistes-écologistes ont presque toujours appliqué les principes de leur discipline à partir de l'étude d'une maladie particulière, le plus souvent une maladie à agent vecteur, et ils ont alors élaboré une théorie générale des interactions environnement-épidémiologie. On a généralement négligé l'autre démarche qui consiste à s'intéresser à un écosystème d'extension mondiale et à s'efforcer d'y discerner les conditions de vie des hommes, en rapport surtout avec la santé et la morbidité. Les plus récents travaux sur les derniers isolats humains du globe considèrent même que pour comprendre le mode de vie et d'interaction d'une population avec son milieu, il faut considérer tous les flux d'énergie, de matière et d'information qui traversent l'écosystème, l'unité sociale d'existence ou l'individu ; il ne faut donc pas oublier de considérer le potentiel génétique dont dispose la population à chaque moment de son histoire et de suivre, au fil du temps et des transformations du milieu, le devenir de ce génome sous l'effet des migrations, de la dérive au hasard, des pressions de sélection, des mutations. L'étude de la génétique des populations est inséparable des autres recherches de biologie humaine et d'écologie.

La forêt tropicale possède une dimension particulière qui est absente des autres écosystèmes, la hauteur. Il s'agit d'une stratification verticale (voir chapitres 5 et 8); la voûte forestière exposée au rayonnement solaire présente des conditions physiques ainsi qu'une vie animale et végétale fort différentes de celles qui règnent au sol; entre ces deux biotopes extrêmes d'autres biocénoses se sont constituées. On constate également un isolement bionomique

— certaines espèces ayant tendance à rester confinées dans des niches écologiques particulières. Stratification et isolement bionomique ont des conséquences importantes sur la transmission des maladies.

Le cas des infections transmises par un agent vecteur est un bon exemple. Il est évident que la nature du contact entre le vecteur et l'homme conditionne le type de maladie présent dans une communauté ainsi que sa gravité. Le cycle de développement des vecteurs, en relation avec le milieu, représente un élément important du rapport entre l'homme et ces vecteurs; ceux-ci présentent en effet des caractères biologiques et de comportement qui influent sur les relations avec leurs hôtes. C'est ainsi que le choix des pièces d'eau pour la reproduction, les préférences pour l'hôte et le comportement à l'état de repos sont des propriétés génétiquement contrôlées (ou presque), qui peuvent amener ou non un vecteur à proximité de l'homme. Les mêmes principes s'appliquent aux zoonoses pour lesquelles le réservoir de virus occupe une niche écologique particulière dans la forêt; la transmission est dans ce cas compliquée par la nécessité d'un transfert du réservoir de virus à un vecteur, avant que la maladie ne parvienne à l'homme. Certains vecteurs et réservoirs de virus peuvent pénétrer dans les savanes périforestières et c'est au niveau de l'écotone que la transmission à l'homme peut intervenir.

On montrera plus loin la complexité d'un tel cycle pour des maladies comme la fièvre jaune. L'isolement bionomique exerce généralement un effet de protection de la santé de l'homme habitant la forêt. En outre, chez plusieurs organismes infectieux, la multiplication continue chez l'animal sauvage peut aboutir à des souches auxquelles l'homme est peu ou pas sensible. Mais lorsque l'homme modifie l'écosystème forestier, en particulier en pratiquant des coupes importantes à des fins agricoles, ces relations de nature épidémiologique changent et le risque pour la santé augmente.

Dans les massifs forestiers tropicaux africains, qui sont en général peu habités, les contacts entre hommes et vecteurs sont peu fréquents ; ces zones peuvent cependant constituer des foyers naturels de certaines anthropozoonoses (par exemple, fièvre jaune) se maintenant suivant un cycle vecteur-faune sauvage. En revanche, dans les écotones, les vecteurs de la canopée descendent au niveau du sol et entrent en contact avec l'homme. En outre, les zones d'exploitation de la forêt et les cours d'eau provoquent des ruptures de l'écosystème forestier où peuvent s'introduire des espèces savanicoles. Inversement, les galeries forestières ont facilité la pénétration d'espèces forestières en savanes ; elles entrent souvent plus facilement en contact avec l'homme que dans la forêt elle-même, en particulier au niveau des écotones, qui constituent des milieux privilégiés pour les échanges de germes pathogènes entre les foyers naturels et l'homme.

De ce fait, s'il existe quelques affections vraiment propres à la forêt dense humide, comme la filariose à loa-loa, les endémies sont, dans la plupart des cas, identiques à celle de la savane, mais elles y acquièrent des caractères épidémiologiques particuliers, notamment en ce qui concerne le paludisme, l'onchocercose, la fièvre jaune. Outre les problèmes épidémiologiques propres aux écosystèmes forestiers, les grandes lignes de l'évolution des endémies seront dégagées, lorsque se modifie le milieu forestier sous l'influence de sa mise en valeur par l'homme. Il ne sera donc pas question des affections ubiquistes dont les liaisons avec les caractéristiques écologiques n'ont pas été clairement établies.

Les types d'exploitation des forêts et leurs conséquences épidémiologiques

Le contact de l'homme avec la forêt tropicale présente un large éventail de situations, depuis celle des chasseurs-cueilleurs nomades vivant au sein de l'écosystème forestier à celle de communautés se trouvant loin de ce dernier et n'y entrant que rarement. Entre ces deux cas extrêmes, on peut placer les chasseurs-cueilleurs semi-sédentaires, les agriculteurs itinérants, les agriculteurs sédentaires dans les clairières et les groupes humains se trouvant en bordure de la forêt et dans laquelle ils pénètrent pour chasser et se procurer diverses ressources. Le type d'association de l'homme avec la forêt ou de son exploitation a des conséquences épidémiologiques importantes. Le cas des chasseurs-cueilleurs est particulièrement intéressant et il sera examiné en détail, car ils sont partie intégrante de l'écosystème et peuvent servir de sentinelles pour l'identification des dangers menaçant la santé et caractéristiques de la forêt.

L'homme a été depuis son apparition sur la terre un chasseur-cueilleur et c'est le développement de l'agriculture, voici dix mille ans environ, qui a entraîné la sédentarisation et la formation de sociétés agricoles et urbaines. Rares sont aujourd'hui les groupes de chasseurs-cueilleurs qui ne sont pas en contact avec les hommes vivant hors de la forêt; ceux qui n'ont pas de contact vivent généralement dans des régions reculées, ce qui les met hors d'atteinte de toute tentative d'étude. Lorsque des études médicales et anthropologiques ont pu être conduites, il a été généralement impossible d'utiliser les techniques complexes indispensables à la fourniture des données nécessaires. Certains travaux ont été faits sur des restes fossiles, mais par suite de la destruction des tissus mous (sauf dans le cas des momies), les os ne sont pas d'un très grand intérêt pour les informations requises.

Tous les chasseurs-cueilleurs partagent au moins deux propriétés : ils forment de petits groupes ayant des contacts restreints; ce sont des nomades (ils pratiquent quelquefois l'agriculture itinérante). Ces caractères ont des conséquences importantes sur la pathologie de ces hommes. Les travaux de Black, Dunn et Fenner ont dégagé les concepts épidémiologiques de ces sociétés humaines et on peut les résumer ainsi (Dunn, 1968; Fenner, 1970; Balck, 1975) :

1. Les populations de chasseurs-cueilleurs demeurent stables si elles ne subissent pas d'influence extérieure. Dunn

donne la formule suivante pour cette stabilité démographique (d'après Wynne-Edwards) :

Remplacement provenant de la reproduction
+ immigration
= pertes non contrôlables
+ émigration
+ mortalité sociale

Immigration et émigration sont généralement considérées comme négligeables. Les pertes non contrôlables sont les décès dus à la prédation, au parasitisme, aux accidents, à l'inanition, aux maladies chroniques liées à la sénilité. La mortalité sociale comprend les décès résultant des guerres, des pratiques d'homicide et d'infanticide ainsi que de l'avortement. Les dangers de la vie des chasseurs-cueilleurs sont évidents, bien que plusieurs observateurs considèrent que le milieu naturel ne soit pas très dangereux; la maladie reste cependant une cause prépondérante de mortalité : il s'agit des pertes non contrôlables de l'équation précédente.

2. Les maladies infectieuses représentent la cause principale de morbidité et de mortalité, mais les types de maladies sont fonction de l'écosystème et de la taille des populations. Il s'agit d'anthropozoonoses ou d'infections pouvant être continuellement entretenues au sein du groupe social. « Seuls des micro-organismes qui, comme l'agent de la varicelle, peuvent exister dans de petits groupes, ou comme le virus de la fièvre jaune, ont un réservoir non humain, ont pu avoir joué un rôle dans l'évolution de l'humanité au cours de son histoire proprement humaine » (Black *et al.*, 1974).

Le rôle des anthropozoonoses peut paraître évident, mais, dans un écosystème non perturbé, elles pourraient ne pas être si importantes à cause de l'isolement bionomique du réservoir de virus et lorsqu'il existe un hôte intermédiaire, le vecteur.

La pathologie se trouve affectée par la nécessité pour une maladie infectieuse d'avoir, pour pouvoir se transmettre, une masse critique d'hôtes. Des maladies à courte période infectieuse, comme la rougeole, ne peuvent persister dans de petites communautés isolées, alors que c'est le cas pour des infections chroniques comme la tuberculose ou pour l'herpès et le cytomégalovirus, qui survivent dans l'organisme pendant longtemps avec des périodes de réactivation. C'est ainsi qu'on a estimé qu'une communauté de 200 000 âmes était nécessaire au maintien de l'affection rougeoleuse et qu'il suffisait de 2 000 individus pour entretenir la varicelle (Black *et al.*, 1974), et parfois seulement moins de 1 000. Fenner a écrit une mise au point excellente sur les projections théoriques de la masse critique des maladies infectieuses dans différentes conditions mésologiques et sociales.

Santé et morbidité

Chaque fois que cela a paru possible, un tableau de la situation démographique et épidémiologique régionale a été présenté, suivi de l'examen de l'état sanitaire des populations intimement associées à la forêt, puis de celui des groupes extérieurs à la forêt, de manière à pouvoir considérer comme terme de référence la situation des véritables habitants des forêts, à partir de laquelle il serait possible de percevoir les effets d'autres formes de vie et de certaines ruptures.

Afrique

Aspects démographiques

La zone forestière orientale, du Cameroun au Zaïre, est peu peuplée, avec une densité de 0,5 à 7 hab/km², tandis que la zone occidentale a des densités comprises entre 30 et 60 hab/km² (il existe cependant des régions de faible densité, par exemple au Libéria et dans le sud-ouest de la Côte-d'Ivoire; voir chapitre 19). Dans la zone orientale, les femmes sont un peu plus nombreuses que les hommes, alors qu'on a une situation inverse dans la zone occidentale. Il est très difficile d'obtenir des statistiques démographiques sûres permettant de définir avec précision la pyramide des âges, les taux de natalité et de mortalité, etc. Les données disponibles permettent d'évaluer à 40 % de la population vivant dans la zone occidentale la proportion des moins de 15 ans, qui représentent un peu moins de 40 % dans la zone orientale. Les personnes âgées de plus de 60 ans représentent 6 % des effectifs totaux.

Dans la zone occidentale, la frontière entre la forêt et le centre urbain n'est pas très nette, alors qu'elle est plus marquée à l'est. Cette situation est importante sur le plan épidémiologique : on ignore en effet les conséquences pour les individus non immunisés venant des centres urbains et migrant provisoirement ou définitivement dans un environnement forestier, dans le cadre de programmes de colonisation forcée ou spontanée, ou comme travailleurs dans des plantations ou plus simplement pour se procurer des ressources diverses dans la forêt.

Tout en soulignant la rareté et le manque de fiabilité des données statistiques, il semble que le taux de natalité dans la zone occidentale (45 ‰ par an) soit plus élevé que dans la zone orientale (36 ‰). Si la période de procréation des femmes se situe entre 14 et 49 ans, le nombre moyen de naissances par femme est de 6 dans la zone occidentale et de 4 dans la zone orientale. Les taux de mortalité sont encore moins sûrs : on constate cependant à l'est une variation considérable de la mortalité, 20 ‰ au Cameroun, 24 au Congo, 30 au Gabon et 59 dans le Haut-Ogooué. En moyenne, les taux de mortalité sont plus faibles que dans les écosystèmes pâturés. La tendance est celle d'une croissance démographique nette : 5 % par an au Gabon (1960), 2 % par an dans le Nigéria méridional. Voir également le chapitre 15.

Les Pygmées ituri

Environ 176 000 pygmées vivent dans la forêt d'Ituri du Zaïre (Murdock, 1968). Ils appartiennent à trois groupes, Aka, Efe et Mbutu, qui se subdivisent à leur tour en clans de 5 à 34 individus, qui mènent une vie semi-nomade de chasseurs-cueilleurs dans la pluviisylve. D'autres groupes pygmoïdes vivent dans les forêts du Cameroun et du

Gabon, mais on ne sait presque rien de leur état sanitaire. Même s'il s'agit d'hommes vivant dans les profondeurs de la forêt, on ne peut considérer les pygmées comme totalement isolés ; ils ont en effet des rapports de dépendance avec les villageois bantous qui se trouvent en bordure de la forêt et avec lesquels ils procèdent à des échanges de viande de chasse contre des produits agricoles. Au Cameroun, les pygmées ont été sédentarisés le long des routes et quelques-uns ont même été scolarisés avant 1958. Cependant, dans la République centrafricaine, la plupart des pygmées continuent de vivre à l'intérieur de la forêt (Bi-Aka), tandis que quelques-uns ont tendance à se grouper dans des villages (Babinga).

Les résultats d'enquêtes sur des maladies infectieuses et parasitaires affectant les Pygmées ituri sont consignés au tableau 1. L'incidence d'*Entamoeba histolytica*, 36 %, paraît très élevée pour un groupe nomade, mais on ignore les conséquences cliniques réelles de ce parasitisme. Brumpt *et al.* (1972) ont trouvé une proportion comparable de kystes d'*E. histolytica* chez les Sara N'dindjo de l'Empire centrafricain qui ne sont ni des Pygmées, ni des habitants des forêts (ils vivent en effet dans la zone soudanienne de ce pays); mais ces auteurs remarquèrent qu'il y avait 20 % d'*E. hartmanni* qui pouvaient être confondues avec *E. histolytica*. Il serait intéressant de faire une investigation sérologique en même temps que parasitaire, car les anticorps, mis en évidence par des techniques d'hémagglutination indirecte ou d'immunoélectrophorèse, ne se trouvent généralement que chez les individus souffrant ou ayant souffert d'une amibiase véritable. Parmi les autres parasites intestinaux, l'incidence de *Necator americanos* et de l'ascaridiose est importante et pèse lourd sur l'état sanitaire (Price *et al.*, 1963). Malgré cette incidence, on note une anémie relativement faible, peu d'individus ayant un taux d'hémoglobine inférieur à 10 g/l, bien que des travaux antérieurs (Van den Berghe, 1941) aient montré que les taux d'hémoglobine pouvaient être de 25 % inférieurs à ceux des Européens. On peut supposer que le régime alimentaire est assez riche en fer pour compenser les pertes dues au parasitisme. Van den Berghe (1938) a observé une infestation parasitaire intestinale moins importante chez les Pygmées que chez les Bantous vivant en bordure de la forêt, alors que Price *et al.* (1963)

TABLEAU 1. Résultats d'enquêtes sanitaires (pourcentages des individus infestés) chez des populations des forêts tropicales africaines

Groupe humain et mode d'association avec la forêt	Chasseurs-cueilleurs		Agriculteurs itinérants, sédentaires		Village dans la forêt
	Pygmées Ituri (Zaïre)	Cameroun : Babinga et autres groupes	Bantous du Congo[1]	Benaka langa[9] (Ouganda)	Akufo, Nigéria[10]
Entamoeba histolytica	36[1]				12
Giardia lamblia	7[1]				10
Paludisme	Enfants 12 *falciparum*[1] 17 *malariae*[1] 40[2] Adultes 22[2]		Splénomégalie chez les enfants, 28 51[2]	24	51 pourcentage total *falciparum*, avec 14 *malariae* 70, splénomégalie, 2-5 ans 11, splénomégalie, 20 ans
Trypanosomose	Néant	3,4 et 0,2[14]			néant
Necator americanus	86[1], 40[3]		80[3]		71
Ascaris	58[1], 22[3]		73[3]		70
Trichuris	70[1], 27[3]		11[3]		45
Onchocerca	Adultes 43-82[1]	4[10]	5[16] Endémique	100	
Loa loa	2[1]	24[10]			4,1
Dipetalonema perstans	60-100	78[10]		35	1
Schistosomiase	11[3]		28[3]		
Lèpre	7[1], 6-9[12]	Rare[14]	Endémique		Rare
Syphilis, pian et anticorps tréponémiques	Grande incidence de la syphilis, > 50		Pian, 20[11] Syphilis, 60[8]		
Rickettsioses	Typhus présent[13] dans la pluviisylve				
Fièvre jaune			Rare, 0,1[11]		75, immunisés vers 5 ans
Hémoglobine S	26[6]		26[6]	24	25

Sources

1. Price *et al.*, 1963
2. Duren, 1937
3. Van den Berghe, 1938
4. Degotte, 1940
5. Mann *et al.*, 1962
6. Van den Berghe et Janssen, 1950
7. Beghin, 1960
8. Ledent, 1944
9. Raper et Ladkin, 1950
10. Languillon, 1957*a*, *b*
11. Liégois *et al.*, 1948
12. Van Breuseghem, 1938
13. Barlovatz, 1940
14. Lalouel, 1950
15. Gilles, 1964
16. Geukens, 1950

sont parvenus à une conclusion inverse. Les vingt-cinq années qui séparent ces deux travaux ont été probablement marquées par un changement de comportement ou d'hygiène. Les raisons d'un parasitisme intestinal aussi important restent mal connues et des observations sur le comportement et l'hygiène de ces populations sont encore nécessaires.

L'incidence de la schistosomiase (bilharziose) à *Schistosoma mansoni* est faible (11 %), soit moins du tiers de celle enregistrée chez les villageois bantous de la périphérie (Van den Berghe, 1938). Les planorbes, hôtes intermédiaires, sont rarement trouvés dans les cours d'eau forestiers et il est possible que les rares infestations soient acquises hors de la forêt. On a cependant fait peu de recherches sur la transmission de la schistosomiase dans les forêts africaines (voir p. 422).

Bien que les Pygmées babinga n'aient pas de chats domestiques, les tests sérologiques sont positifs dans la proportion de 20 à 50 % (Berengo *et al.*, 1974). Ces auteurs ont suggéré que l'infection résultait de la consommation de viande crue ou mal cuite d'animaux sauvages, qui avaient été infestés par l'ingestion d'oocystes émis par des Félidés sylvatiques. Une telle hypothèse paraît douteuse à d'autres chercheurs qui ont observé que les Pygmées ne consommaient pas de viande crue ou peu cuite (Jaeger, communication personnelle).

Le rôle du paludisme dans la mortalité infantile est mal connu. Les enquêtes de Duren (1937) et de Price *et al.* (1963) montrent peu de changement dans l'incidence de la maladie au cours des vingt-six années séparant ces deux travaux. Comme pour les Noirs africains, la présence du caractère sicklémie (26 %, tableau 1, chez les Pygmées ituri) devrait conférer une certaine protection contre le paludisme; mais ce taux de 26 % relevé par Van den Berghe et Jansen en 1950 semble trop élevé et indiquerait peut-être un métissage avec les populations bantoues. L'enquête de Price *et al.* (1963) a montré que chez les enfants le *Plasmodium malariae* était aussi fréquent que *P. falciparum*. On a de plus en plus la preuve que *P. malariae* est bien l'agent du syndrome néphrotique chez les enfants africains, mais on n'a pas d'observations faites sur cette manifestation clinique chez les enfants pygmées.

Les lacunes des connaissances sont grandes en ce qui concerne les vecteurs et leur biologie. *Anopheles funestus* est considéré comme le vecteur principal en Côte-d'Ivoire; il est surtout exophile, se trouvant rarement à l'intérieur des habitations (Coz, 1966). Au Cameroun, *A. moucheti*, qui se reproduit en bordure des ruisseaux à cours lent, et *A. nili* ont été identifiés comme des vecteurs (Languillon, 1957*a*; Mouchet et Cariou, 1966). Mattingly (1949) a réalisé une excellente étude sur la répartition saisonnière et sur les habitudes de piqûre de *A. hargreavesi* et *A. gambiae*, qui sont les vecteurs du paludisme des forêts marécageuses du Nigéria méridional; *A. hargreavesi* est surtout abondant en saison sèche tandis que *A. gambiae* disparaît presque complètement au cours de cette période, devenant abondant et très répandu durant les fortes pluies de juillet et d'août; les deux espèces piquent au niveau du sol (bien que la preuve n'ait pas été clairement apportée au Nigéria dans le cas de *A. hargreavesi*). *A. gambiae* est le vecteur le plus important en Afrique, lorsque l'homme a coupé la forêt, ce qui fournit à cette espèce les conditions optimales de reproduction (Livadas *et al.*, 1958). Mais sous le couvert forestier, les vecteurs sont généralement rares et souvent absents.

L'onchocercose est hyperendémique le long de certaines rivières. Les manifestations cliniques, c'est-à-dire la cécité, l'épaississement de la peau, qui sont bien connues des zones de savanes, n'ont pas été très étudiées chez les populations forestières. Il est probable que la forme forestière d'*Onchocerca volvulus* n'entraîne pas de graves manifestations oculaires. Les populations forestières d'Afrique, y compris les Pygmées, présentent des taux d'infestation élevés par *Dipetalonema perstans*, *Acanthocheilonema streptocerca* et *Loa loa*, puisque ces parasites se rencontrent presque chez tous les individus; on a considéré que ces filarioses étaient bénignes, mais cette opinion a été remise en cause par le Comité d'experts de l'OMS sur les filarioses (1974).

Les observations de Van Breuseghem (1938) indiquent que les Pygmées sont assez sévèrement touchés par la lèpre (6-9 % d'incidence), mais la maladie n'était pas nécessairement grave. Très peu de cas de lèpre lépromateuse furent observés, s'agissant surtout de la forme maculeuse. Il y a lieu de faire de nouvelles recherches sur la lèpre chez les Pygmées.

La syphilis semble assez répandue et non la blennorragie (Ledent, 1944 ; Mann *et al.*, 1962). Cependant, contrairement à ce qui se passe chez leurs voisins bantous, les Nkundis, les fausses-couches dues à la syphilis n'entraînent pas une diminution rapide des effectifs. Le rapport des adultes aux enfants était égal à 36 : 1 chez les Nkundis et à 1 : 1,5 chez les pygmées, malgré une incidence semblable de la syphilis (Ledent, 1944). Cet auteur a estimé que le comportement sexuel des pygmées favorisait moins la promiscuité que chez les Nkundis et que les individus non infectés étaient capables de maintenir le niveau des effectifs. Mais des recherches récentes (Cicéra *et al.*, 1977) n'ont pas montré de symptômes cliniques indiscutables de la syphilis chez des pygmées Bi-Aka de la forêt de la basse Lobaye (Bokoka), en République centrafricaine ; un pourcentage élevé de tests sérologiques positifs (80 % chez ces pygmées est dû en fait au pian endémique (*Treponema pertenue*) et non à la syphilis (*Treponema pallidum*) ; cette maladie n'est pas pour autant écartée, mais des recherches approfondies sont nécessaires pour montrer sa véritable incidence chez ces populations.

On sait en fait peu de choses sur l'évolution démographique des Pygmées.

Les viroses, en particulier celles dues à des arbovirus, sont très mal connues. Il est probable que l'isolement bionomique des réservoirs et des vecteurs empêche la transmission aux hommes habitant la forêt, comme c'est le cas au Zaïre (Liégeois *et al.*, 1948).

Mann *et al.* (1962) ont trouvé peu ou pas de maladies cardio-vasculaires chez les Pygmées ituri, la pression sanguine étant plus basse à tous les âges que chez des groupes urbanisés. Le taux de cholestérol était de l'ordre de 106 mg/l, soit bien inférieur à celui des Européens (qui ne

TABLEAU 2*a*. Étude immunogénétique des 460 Pygmées bi-aka de Bokoka, République centrafricaine 3° 44 N, 17° 51 E (Jaeger *et al.*, 1977)

SYSTÈMES ÉRYTHROCYTAIRES[a]

ABO : A^1, 0,15 ; A^2, 0,02 ; B, 0,15 ; O, 0,68
Rhésus : R^0, 0,91 ; R^1, 0,02 ; R^2, 0,009 ; r, 0,06
MNSsS^u : MS, 0,03 ; Ms, 0,38 ; MS^u, 0,13 ; NS, 0,11 ; Ns, 0,28 ; NS^u, 0,07
Antigène V^w : V^{w-}, 1
P : P_1, 0,85 ; P_2, 0,15
Kell Cellano : K, 0,995 ; k, 0,005 ; Kp^a, 0,0 ; Kp^b, 1,0
Sutter : Js^a, 0,21 ; Js^b, 0,79
Duffy : Fy^a, 0,0 ; Fy^b, 0,004 ; Fy, 0,996
Kidd : JK^a, 0,83 ; JK^b, 0,17
Lutheran : Lu^a, 0,004 ; Lu^b, 0,996

SYSTÈMES ENZYMATIQUES[b]

G6PD : Gd^{A+}, 0,136 ; Gd^{A-}, 0,064 ; Gd^B, 0,80 ; Gd^s, 0,003
6PGD : $6PGD^A$, 0,98 ; $6PGD^B$, 0,02
PGM 1 et 2 : $PGM_1{}^1$, 0,84 ; $PGM_1{}^2$, 0,16 ; $PGM_2{}^1$, 0,95 ; $PGM_2{}^2$, 0,004 ; $PGM_2{}^6$ *pygmée*, 0,04
Phosphatase acide : p^a, 0,04 ; p^b, 0,87 ; p^r, 0,09
Adénilate kinase : AK^1, 1,0
Adénosine désaminase : ADA^1, 1,0
Superoxyde dismutase : SOD^1, 1,0
Malate déshydrogénase : MDH^1, 1,0
Pseudocholinestérase, C_5 est. : $E_1{}^u$, 1,0 ; E_{2+}, 0,09
Phosphatase alcaline : B, 98,1 ; C, 1,9

IMMUNOGLOBULINES[c]

Gm : Gm1.17.5.6.10.11.14.27, 0,002 ; Gm1.17.5.6.11.24, 0,19
Gm1.17.10.11.13.15, 0,02 ; Gm1.17.5.10.11.13.14.27, 0,79
Inv : $Inv^{1.2}$, 0,42 ; Inv^3, 0,58

HAPTOGLOBINES[d]

Hp0, 31,24 %; Hp21M, 1,73 %
Hp^{1F}, 0,17 ; Hp^{1s}, 0,18 ; Hp^2, 0,65

TRANSFERRINES[d]

Tf^c, 0,84 ; Tf^b, 0,16

GROUP COMPONENT[d]

Gc^1, 0,88 ; Gc^2, 0,12 ; Gc^{-1b}, 0,03

HÉMOGLOBINES[e]

Hb^A, 0,93 ; Hb^S, 0,07 ;
Hb A_2, 0,97 ; A_2 *babinga*, 0,02 ; A_2 *Flatbush*, 0,01

GROUPES LEUCOCYTO-PLAQUETTAIRES[f]

Fréquences antigéniques % — HLA A1 : 0,3; A2 : 12,1; A3 : 14,7; A9 : 15,0; A10 : 10,5; A28 : 7,1; A29 : 8,7; AW19 : 8,4; AW30 : 10,3; AW32 : 0,5; — HLA B5 : 8,2; B7 : 6,8; B8 : 0,3; B12 : 7,6; B13 : 1,1; B14 : 1,3; BW15 : 0,5; BW39 : 7,9; BW17 : 12,1; BW18 : 2,4; BW21 : 6,3; BW22 : 1,8; BW27 : 3,9; BW35 : 3,2; BW40 : 5,8; BW40-13 pygmée : 2,1

Associations gamétiques préférentielles — HLA A3-B5 : 7,1 %; HLA A9-BW39 : 6,0 %; HLA A9-B7 : 4,7 %; HLA A29-BW17 : 4,5 %; HLA A3-BW27 : 3,4, soit 27,7 % des haplotypes déterminés par l'étude familiale.

a. Y. Marty ; A. Muller.
b. H. Vergnes.
c. M. Blanc.
d. J. Constans.
e. M. L. Coquelet.
f. E. Ohayon ; L. Halle.

TABLEAU 2*b*. Résultats d'examens biologiques et anthropophysiologiques réalisés chez 350 Pygmées âgés de plus de 18 ans dans leurs campements forestiers au sud de Bokoka (Jaeger *et al.*, 1977)

ANTHROPOPHYSIOLOGIE[a]		Hommes	Femmes
Stature (cm)	m	154,2	144,2
	s	6,3	6,4
Taille assis (cm)	m	79,8	74,9
	s	2,8	3,9
Poids (kg)	m	48,1	42,3
	s	5,5	6,3
Pression artérielle	m	144,3	135,3
systolique (mm Hg)	s	21,1	22,8
Pression artérielle	m	87,6	83,7
diastolique (mm Hg)	s	11,8	14,2
Pouls assis	m	85,4	86,8
	s	13,1	13,2
Pouls debout	m	90,8	94,3
	s	13,3	13,3

HÉMATOLOGIE. BIOCHIMIE[a]			
Vitesse de	m	31,0	38,1
sédimentation (mm)	s	15,1	16,0
Hématocrite (%)	m	41,0	37,5
	s	4,8	5,2
Hémoglobine (g/l)	m	14,4	12,5
	s	1,4	2,7
Urée (g/l)	m	0,10	0,19
	s	0,05	0,06
Cholestérol (g/l)	m	1,52	1,53
	s	0,34	0,38
β-lipoprotéine	m	29,2	29,4
(unités)	s	7,6	7,9
Acide urique (mg/l)	m	50,8	45,3
	s	10,1	10,9
Glycémie* (g/l)	m	1,05	1,18
	s	0,26	0,44
Bilirubine (mg/l)	m	7,5	5,1
	s	4,8	2,3

Résultats qualitatifs positifs ou anormaux		H %	F %
Reiter, Kolmer[b],			
Kline + + +		80,5	80,5
ASLO > 200 u.		25,8	25,4
Test hépatique + + +		94,5	96,9
Oxaloacétate			
transaminase		32,0	16,2
PROTÉINES[c]			
Protides totaux (g/l)	m	91,5	85,2
	s	23,2	8,3
Albumine, A (%)	m	39,4	49,7
	s	5,8	3,6
Globulines, G :			
Alpha 1 (%)	m	4,4	4,4
	s	0,7	0,8
Alpha 2 (%)	m	7,3	8,1
	s	1,4	1,5
Beta (%)	m	9,7	10,4
	s	1,3	1,6
Gamma (%)	m	39,3	36,3
	s	6,1	4,7
Rapport A/G	m	0,66	0,69
	s	0,15	0,10
Dosage[e]			
IgG (g/l)	m	29,22	s 6,82
IgA (g/l)	m	3,29	s 1,24
IgM (g/l)	m	4,66	s 3,75
IgE très augmentée chez	95 % des sujets		
Transferrine	m	2,74	s 0,59
Céruloplasmine	m	0,474	s 0,177
Alpha 2-Macroglobuline	m	2,11	s 0,54
Beta-1A-Beta 1C	m	1,12	s 0,30

HÉMATOMÉTRIE[d] d'un échantillon de 180 sujets		
Globules blancs (x10³)	m	7,6
	s	2,8
Globules rouges (x10⁶)	m	4,63
	s	0,56
Plaquettes (x10³)	m	220,2
	s	91,5
Formule :		
Neutrophiles	m	30,6
	s	13,5
Éosinophiles	m	17,4
	s	8,4
Lymphocytes	m	45,6
	s	12,6
Monocytes	m	5,4
	s	3,0

RECHERCHE D'ANTICORPS[e] PARASITAIRES

anti-aspergillaire (*Aspergillus fumigatus*) : 0,0; anti-nématodes (*Ascaris suum*, *Parascaris equorum*) : 0,20; anti-cestodes (antigènes hydatiques, *Taenia solium*) : 0,05.

TOXOPLASMOSE[f]

92,0 % de sérums positifs, dont 73 % sont des anticorps naturels.

ANTIGÈNE AUSTRALIA[g]

21 porteurs d'Ag HBs (5,6 %)
dont 19 sous-typés :
15 a^1_2yw; 3 a_1yw; 1 a_2yw.

ARBOVIROSES[h] (fréquence des anticorps)

Groupe A : Sindbis, 4,7 %;
Chikungunya, 9,4 %;
Semliki Forest, 13,3 %.
Groupe Bunyamwera :
Bunyamwera : 10,7 %.
Groupe B : fièvre jaune, 10,9 %;
West-Nile, 3,4 %;
Uganda S, 7,0 %;
Zika, 0,8 %.

a. M. J. Palisson ; G. Pinerd ; J. Saurois.
b. P. Ciréra.
c. M. L. Coquelet.
d. P. Colombies.
e. J. Petithory.
f. P. Bourée.
g. A. M. Courroucé.
h. P. Sureau.

* Non nécessairement à jeun.
m = Moyenne.
s = Écart type.

doivent pas être pris comme référence, en tout état de cause). La conclusion générale de ces chercheurs était cependant celle d'un état de santé médiocre, qui est mis en rapport avec une haute incidence de l'hépatosplénomégalie; l'état nutritionnel était relativement satisfaisant, bien qu'on ait pu noter quelques cas de malnutrition manifeste chez les enfants.

Depuis 1974, une étude plus précise de la biologie des pygmées est réalisée par le Centre eurafricain de biologie humaine (Paris, Jaeger *et al.*, 1977) dans les clairières forestières au sud de Bokoka (forêt de la basse Lobaye, République centrafricaine) ; 1 200 pygmées Bi-Aka de 50 campements environ sont interrogés, examinés, soignés. Les mesures anthropophysiologiques et l'analyse sur place (glycémie, vitesse de sédimentation), au laboratoire de Boukoko et en France, des échantillons de sang, salive, selles, urines, peau, de 460 d'entre eux donnent une première approximation du stock génétique et des valeurs biologiques habituelles de cette population nomade, au cours de ses passages annuels en forêt de lisière entre les périodes de chasse et de récolte de chenilles ou de miel. La première particularité de cette étude est d'être basée sur une connaissance exacte (ratifiée par 70 marqueurs sanguins par individu) de l'apparentement des sujets examinés. Un arbre généalogique de ces Bi-Aka et de leurs parents proches et lointains (4 500 personnes) a été tracé sur 9 générations, 5 de sujets vivants et 4 d'ancêtres. Ce recensement familial permet l'étude démographique de la population. Il permet également la description du patrimoine héréditaire par les probabilités d'origine des gènes et par les marqueurs génétiques. Il permet enfin l'analyse quantitative et qualitative du flux génétique, de génération en génération et d'un campement familial à l'autre, selon le modèle mis au point pour l'étude d'une autre population centrafricaine, les Sara Kaba de Miamane (Jaeger, 1974). Le tableau 2 donne un aperçu des premiers résultats de ces travaux. La seconde particularité de ce travail est de tenter de saisir la signification du mode très particulier d'insertion de cette population dans un écosystème encore très peu altéré et dans la société humaine moderne (voir chapitre 19, 2e partie).

Les villageois des régions périforestières

Si les Pygmées et d'autres groupes de chasseurs-cueilleurs présentent un intérêt épidémiologique évident, la majorité des habitants des zones forestières se trouve cependant dans des villages, des bourgs et des villes. Cela est particulièrement vrai dans la zone occidentale où la pression démographique a entraîné une pénétration importante des hommes dans la forêt et une sédentarisation. Les villageois sont des agriculteurs dont les lopins de terre se trouvent en bordure de la forêt, à quelque distance de leurs demeures. A mesure que l'homme s'éloigne de la forêt, les facteurs qui influent sur sa santé et son bien-être changent également. Les villageois connaîtront non seulement les problèmes de l'urbanisation, comme la fourniture d'eau potable, l'évacuation des déchets, un habitat convenable, etc., mais la proximité de la forêt demeure pour eux un réservoir d'agents pathogènes. Des recherches approfondies ont été conduites sur certaines communautés, qui peuvent servir de modèles pour d'autres. C'est le cas de celles menées par Gilles (1964) sur les habitants d'Akufo, village de 1 500 habitants situé dans la ceinture forestière du Nigéria occidental et assez représentatif des autres villages forestiers.

Les enfants de moins de 14 ans représentaient 43 % de la population du village d'Akufo. La base élargie de la pyramide des âges traduisait une mortalité néo-natale et infantile importante; cela a été confirmé par une enquête de quatre ans qui mit en évidence un taux de mortalité de 43 % par an durant les quatre premières années de la vie. Malgré un ensemble de conditions qui pourraient être résumées par l'indice des « maladies tropicales » de Manson, Gilles estime que « les raisons d'une mortalité aussi forte étaient multiples et difficiles à distinguer ». L'état nutritionnel était considéré comme à peine satisfaisant : manioc et igname étaient les principaux aliments d'un régime riche en glucides; les protéines représentaient 7 % de la ration calorique totale; la malnutrition protidique subclinique se manifestait par un faible taux de sérumalbumine dans tous les groupes d'âge et par un poids et une stature inférieurs à la normale chez les enfants; à l'exception de la vitamine B, on ne notait pas d'autres carences vitaminiques, la vitamine A étant bien fournie par la consommation importante d'huile de palme. Les effets d'une malnutrition protéinocalorique fruste sur le tableau clinique des maladies infectieuses ne sont pas bien connus; mais d'après les travaux nutritionnels récents, il semble que si les besoins énergétiques sont satisfaits, un régime contenant seulement une proportion de protéines égale à 6 % des calories totales peut être considéré comme adéquat. Gilles fait remarquer que la mortalité infantile est aussi élevée qu'en Afrique occidentale dans les régions où la malnutrition est rare ou dans celles où la nutrition est médiocre.

Les principaux résultats concernant l'état sanitaire de la population d'Akufo sont consignés dans le tableau 1. Il est frappant de constater l'incidence très grande du paludisme et de l'hépatosplénomégalie qui l'accompagne; le taux d'infestation parasitaire était égal à 50 % et à 70-80 % dans le groupe d'âge 2-5 ans. C'est d'ailleurs au niveau du paludisme que l'on note la plus grande différence entre les Pygmées (12 %) et les villageois d'Akufo (50 %). On ignore les conséquences d'un tel parasitisme. Chez les porteurs du caractère de la sicklémie (AS), hétérozygotes, le parasitisme n'a pas de suites fatales, bien que le taux d'infestation soit chez eux aussi important que chez les individus ne portant pas le gène S (AA); ainsi, certains enfants présentent une résistance naturelle contre une évolution léthale de la maladie, mais les enfants au génome AS ne représentent que 25 % des effectifs de ce groupe d'âge. Des travaux entomologiques n'ont pas été faits, mais l'explication la plus probable d'une incidence plus grande du paludisme chez les villageois que chez les Pygmées réside dans le plus grand nombre de milieux de reproduction qui s'offrent à *A. gambiae* à la suite du défrichement de la forêt à des fins agricoles.

Les taux d'infestation par *Necator americanus* (némathelminthiase) sont élevés chez les villageois d'Akufo, dans

tous les groupes d'âge; cette affection parasitaire intestinale et le paludisme ont pour conséquence une anémie, et de fait le taux moyen d'hémoglobine est inférieur de 2 à 3 g/l à celui des Européens; toutefois les taux d'hémoglobine des villageois étaient rarement inférieurs à 11 g/l, de sorte que les pertes de fer doivent être probablement compensées par un régime riche en cet élément.

Les diarrhées sont communes chez les enfants d'Akufo, et, même en l'absence de données numériques, Gilles signale que les comptes rendus hospitaliers indiquent que les gastro-entérites sont les causes de décès les plus courantes chez les jeunes enfants; l'étiologie de ces gastro-entérites n'est pas claire; plusieurs cas sont attribués à *Shigella*, *Salmonella*, *Pseudomonas* et à des souches pathogènes d'*Escherichia coli*; mais *E. histolytica* et d'autres parasites intestinaux peuvent être responsables de gastro-entérites, de même que le paludisme à *Plasmodium falciparum* donne souvent des diarrhées chez les enfants. Cette incidence élevée des diarrhées traduit un grave problème sanitaire dans des communautés sédentaires, à savoir celui lié à l'obtention d'eau potable. Ce problème n'est pas aussi grave pour les chasseurs-cueilleurs nomades, mais le taux élevé d'infestation parasitaire qui caractérise ces derniers peut faire penser à une contamination de leur eau de boisson. La dracunculose qui est courante chez les villageois d'Akufo (23 % de personnes infestées) n'a pas été signalée chez les Pygmées ituri; c'est là un autre exemple d'une maladie transmise par les eaux souillées, car la contamination se fait par des *Cyclops* contenant les larves ou les embryons du ver libérés des plaies des malades pénétrant dans les mares.

Gilles n'a pas étudié d'autres caractéristiques physiologiques comme la tension artérielle, mais d'autres travaux ont montré que l'hypertension était fréquente chez les villageois.

Le commentaire suivant de Gilles peut en fait s'appliquer à toute analyse de l'état sanitaire des populations des forêts tropicales : « Il est difficile de dissocier les diverses causes de mortalité chez les villageois d'Akufo, comme dans d'autres lieux d'Afrique occidentale. Le grand nombre d'infections dues à des protozoaires, à des vers, à des bactéries et à des virus, est, à notre avis, grandement responsable de la mortalité de l'enfant nigérian. »

Une autre étude sur la fréquence comparée des parasites chez des villageois et des pygmées a été réalisée par Pampiglione et Ricciardi (1974) en République centrafricaine, en 1968 et 1970 ; ils ont examiné des Bantous et leurs travailleurs Babinga et ils ont mis en évidence d'importantes différences épidémiologiques entre ces deux échantillons (tableau 3).

Les enquêtes épidémiologiques faites permettent de dégager, pour les groupes humains vivant dans les forêts africaines ou à proximité de celles-ci, un certain nombre de relations entre l'état sanitaire et l'habitat. Les chasseurs-cueilleurs semi-nomades sont relativement peu affectés par le paludisme et par d'autres maladies transmises par des vecteurs ; leur état nutritionnel est généralement satisfaisant. Les pygmées habitant à l'intérieur des forêts, comme les Bi-Aka de la République centrafricaine (Jaeger, communication personnelle), montrent en outre des signes

TABLEAU 3. Fréquence comparée des sujets parasités (pourcentages des sujets parasités) dans deux populations (300 individus environ) vivant à la lisière de la forêt (Bagandou-Balg Loko, République Centrafricaine), 1968-1970 (d'après Pampiglione et Ricciardi, 1974)

	Pygmées Babinga	Villageois bantous
SANG		
Présence de gamétocytes	41,8	60,7
dont *P. falciparum*	35,9	58,3
P. malariae	8,2	5,3
P. ovale	1,1	0,3
Microfilaires		
dont *Dipetalonema perstans*	22,0	15,9
Loa loa	2,p	10,6
PEAU		
Dipetalonema streptocerca	27,8	29,5
Onchocerca volvulus	0,8	5,3
URINES		
Schistosoma haematobium	0,0	41,0
SELLES		
1 ou plusieurs protozoaires	85,9	77,3
dont *Entamoeba histolytica*	35,8	26,7
Entamoeba coli	73,6	59,5
Endolimax nana	29,1	19,0
Iodamoeba butschlii	13,0	6,5
Giardia intestinalis	11,4	16,5
Trichomonas intestinalis	18,7	22,2
Chilomastix mesnilii	3,7	1,7
Dientamoeba fragilis	0,3	
1 ou plusieurs helminthes	93,3	97,0
dont *Trichuris trichiura*	77,9	69,7
Ancylostoma sp.	73,6	80,2
Strongyloïdes fülleborni	23,7	11,7
Strongyloïdes stercoralis	5,0	25,7
Ascaris lumbricoïdes	16,7	53,0
Schistosoma mansoni	0,3	8,7

de liberté et d'absence de contrainte (voir chapitre 19) qui traduisent, aux yeux de nombre d'observateurs, l'adaptation à leur milieu et une joie de vivre. La sédentarisation semble s'accompagner d'une altération de l'état de santé ; les modifications par l'homme de l'écosystème forestier créent des situations favorables à la transmission du paludisme, des parasites intestinaux, de la schistosomiase ainsi que d'autres maladies transmissibles par l'eau et par des agents vecteurs.

Épidémiologie

Fièvre jaune et autres maladies à virus

La fièvre jaune sévit dans toutes les zones humides de l'Afrique inter tropicale, sous forme d'épidémies dévastatrices, ou, au contraire, de cas sporadiques liés à la présence de foyers naturels. Un de ceux-ci a été mis en évidence dans les forêts de l'Ouganda, où la circulation du virus amaril entre les singes est assurée dans la canopée par *Aedes africanus*, puis le passage du singe à l'homme par

Aedes simpsoni, au niveau des plantations ; enfin une épidémisation au niveau des villages est réalisée par *Aedes aegypti* (Haddow, 1968). Des preuves de circulation du virus amaril ont été apportées par l'apparition de cas humains isolés, l'étude sérologique des hommes et des singes dans la zone de forêt, au Cameroun (Ayos) et au Libéria et sur les pourtours de celle-ci, en République centrafricaine, au Cameroun, au Nigéria, au Ghana, en Côte-d'Ivoire, au Sénégal.

Bien que l'épidémiologie de la fièvre jaune et son maintien en période inter-épidémique dans la plus grande partie de l'Afrique contiennent encore de nombreux points obscurs, les recherches ont permis de construire un schéma qui rend compte de toutes les situations rencontrées jusqu'ici. La forêt et les galeries de la zone guinéenne peuvent être considérées comme un immense foyer naturel, où la maladie se maintiendrait sous forme d'une enzootie transmise entre les primates non humains par les vecteurs de la canopée et essentiellement *Aedes africanus*. Il est difficile de considérer les singes comme de véritables réservoirs de virus, étant donné qu'après une courte période virémique de 3 à 5 jours, ils développent une immunité qui les place hors du circuit de transmission. Ils joueraient plutôt un rôle de relais et d'amplificateurs dans un système « vertébré-moustique » se traduisant par une enzootie mouvante, qui se déplace en fonction de la disponibilité en vertébrés « neufs », sans réservoir de virus réel (Cordellier, Germain, Mouchet, 1974). La situation serait assez voisine de celle de l'Amérique du Sud et du Centre. Mais, dans ce dernier continent, les singes meurent, alors qu'ils deviennent immuns en Afrique. Il en résulte que les populations de jeunes singes sensibles se reconstituent plus vite ici et que les mouvements épizootiques ont donc une ampleur bien moindre. Il est probable qu'un tel schéma soit extrapolable à de nombreuses arboviroses transmises par des moustiques et dont l'épidémiologie n'est pas expliquée de façon satisfaisante.

L'homme peut être contaminé directement à partir du cycle enzootique par *Aedes africanus* au niveau des écotones, dans la forêt ou plus fréquemment le long des galeries forestières, ainsi que le prouvent les récents isolements de virus amaril chez ce moustique en Côte-d'Ivoire et en République centrafricaine. *Aedes opock* et *Aedes luteocephalus* pourraient localement jouer un rôle similaire. Ce mode de transmission direct diffère sensiblement de celui décrit par Haddow (1968), qui faisait intervenir *Aedes simpsoni* en relais au niveau des plantations. En fait, l'un n'infirme pas l'autre et la différence entre les deux réside dans l'impossibilité pour *Aedes simpsoni* de servir de chaînon entre la faune sauvage et l'homme en Afrique occidentale, car il y est strictement zoophile, alors qu'en Ouganda il pique les hommes et les singes. La contamination à partir du réservoir enzootique ne donne naissance qu'à des cas isolés. C'est ultérieurement, au niveau du village, que va ou non se déclencher un processus d'épidémisation exigeant un grand nombre de vecteurs et une association étroite entre ceux-ci et l'homme, c'est-à-dire dans les maisons ou autour de celles-ci. Le plus connu de ces vecteurs interhumain est *Aedes aegypti* ; étroitement associé aux réserves d'eau de boisson ou aux déchets de consommation (récipients vides, boîtes de conserve, pneus, etc.), il a généralement en forêt et en zone préforestière des densités faibles peu favorables à l'éclatement de grandes épidémies. La plupart des cas sporadiques qui y apparaissent n'ont pas de suite, quelques-uns donnent naissance à des micro-épidémies de 3 à 10 cas (comme celle observée dans le sud du Ghana, en 1970) ; mais des sujets en incubation transportés dans des zones à haute densité de vecteur urbain, généralement en zone guinéenne ou surtout soudanienne, peuvent être à l'origine de grandes flambées épidémiques de fièvre jaune, dont la dernière en Afrique occidentale remonte à 1969. Dans certaines conditions particulières, il est possible que des vecteurs considérés comme sylvatiques acquièrent localement un caractère péridomestique et participent au développement d'une épidémie interhumaine ; il semble bien que ce fut le cas pour *Aedes luteocephalus* dans les villages en bordure des galeries forestières du Plateau de Jos au Nigéria en 1969, d'*Aedes simpsoni* dans les bananeraies d'Éthiopie, d'*Aedes vittatus* dans les régions montagneuses des monts Nuba au Soudan. Mais ces situations se développent plus en savane qu'en forêt. Dans ce dernier milieu, toutefois, l'élévation du niveau de vie, au Gabon et en Côte-d'Ivoire, entraîne la prolifération de gîtes péridomestiques dans les villages de brousse qui pourraient devenir des foyers d'épidémisation dangereux.

La fièvre jaune apparaît donc comme une anthropozoonose qui possède ses racines enzootiques dans les écosystèmes forestiers et développe ses vagues épidémiques en savane. Il est donc difficile de traiter la partie intéressant la forêt en ignorant ce qui se passe dans les autres écosystèmes. La variété des situations écologiques exige une interprétation au plan local de tout schéma épidémiologique, en raison de la prééminence de tel ou tel vecteur. Depuis l'épidémie de 1969, de nombreux travaux de recherches ont été entrepris. Ils commencent à porter leurs fruits et ont amené une conception moins rigide de l'épidémiologie de cette virose. Les résultats déjà publiés (Cordellier *et al.*, 1974) marquent les étapes de ces recherches, dont les principales orientations sont les suivantes :

Rôle de vertébrés autres que les singes dans le cycle enzootique (lémuriens, rongeurs, oiseaux et même animaux à sang froid) (Robin, 1973). Il n'est pas possible de rejeter d'emblée l'existence très hypothétique d'un cycle sylvatique primaire faisant intervenir des vertébrés autres que les singes et éventuellement des vecteurs autres que les *Aedes* (Brès, 1973).

Vérification des différents schémas proposés par une étude épidémiologique dans toutes les zones où se manifestent des cas de fièvre jaune. Précisons sur les différents vecteurs impliqués.

Évolution de la situation des vecteurs épidémiques et notamment *Aedes aegypti* lors de la mise en valeur des écosystèmes forestiers. Délimitation des zones où la densité de ce moustique le rend épidémiologiquement dangereux. Comme il est également vecteur de la dengue hémorragique, maladie en

extension à partir du Pacifique et du Sud-Est asiatique, cette recherche aurait une incidence sur la prophylaxie des deux maladies.

Comparaisons de la situation épidémiologique de l'Afrique avec celle de l'Amérique, où la maladie se développe de façon assez parallèle et avec celle de l'Asie, où elle n'a jamais provoqué de flambées, malgré la présence du vecteur épidémique et l'importation probable du virus.

Bien que de nombreux arbovirus d'importance médicale mineure aient été isolés dans les écosystèmes forestiers africains, les connaissances actuelles ne permettent pas de déterminer leurs rapports avec un écosystème donné. Il en est de même d'un arénavirus, le virus Lassa, très pathogène pour l'homme, isolé depuis 1968 au Nigéria, au Libéria et en Sierra Leone. Un foyer a été découvert dans ce dernier pays avec des prolongements en Guinée et même au Sénégal oriental. Il se manifeste le plus souvent par des formes infra-cliniques et seuls les cas graves sont relevés. Le virus a été détecté dans les tissus de *Mastomys natalensis*, rongeur péridomestique mais, ni chez les *Rattus*, ni chez les souris. Son mode de transmission est probablement par contact et les arthropodes n'ont pu être incriminés. Les cas primaires provenant de foyers sont hautement contagieux, alors que les cas secondaires dérivés le sont beaucoup moins et les cas tertiaires pratiquement inexistants. La manipulation du virus en laboratoire est extrêmement dangereuse, ce qui freine considérablement les études épidémiologiques.

Paludisme

Les deux grands vecteurs du paludisme humain en Afrique, *Anopheles gambiae* et *Anopheles funestus*, sont généralement présents dans les zones forestières, mais ils occupent des biotopes bien particuliers. En effet, ce sont originellement des espèces savanicoles et elles ne pénètrent en zone forestière que dans la mesure où l'écosystème primaire a été modifié.

A. gambiae a été divisé en 6 espèces jumelles (Davidson, 1964) ; une de celles-ci, *A. melas*, se trouve dans les mangroves d'Afrique occidentale, le long des lagunes, mais elle est beaucoup plus rare au Cameroun et au Gabon. L'autre *A. gambiae A*, se rencontre depuis les forêts du Sierra Leone jusqu'au Zaïre, débordant dans les savanes humides jusqu'en zone soudanienne. La présence de *A. gambiae B* en forêt reste à démontrer en Afrique occidentale. *A. gambiae A* ne se rencontre jamais à l'état larvaire sous le couvert forestier ; les gîtes sont constitués par les eaux temporaires qui s'accumulent le long des pistes autour des villages, dans les chantiers, etc., là où pénètre le rayonnement solaire. Ils se trouvent également le long des rivières, surtout dans les mares résiduelles consécutives à la décrue. Paradoxalement, ce moustique occupe en forêt les zones déboisées, aussi sa densité est-elle très variable d'un village à l'autre ; rare dans les hameaux isolés du massif, il est plus abondant dans les zones d'intense peuplement. Sa présence est souvent précaire et il suffit de modifications mineures du milieu comme la réfection d'une piste (Mouchet, communication personnelle) pour voir les populations anophéliennes du village voisin s'effondrer. Par suite de l'absence de bétail et peut-être d'un déterminisme génétique dicté par cette situation, il est strictement anthropophile. Cette particularité le rend, en zone forestière, particulièrement vulnérable aux traitements insecticides domiciliaires (DDT, dieldrine). Au Sud-Cameroun (Livadas *et al.*, 1958), il avait complètement disparu à la suite de tels traitements dans de très larges régions autour de Yaoundé.

A. funestus n'a été que rarement observé sous le couvert forestier. Il se rencontre surtout dans les plans d'eau herbeux des clairières et dans les zones découvertes. Dans le Sud Cameroun, il était présent dans un nombre très limité de villages forestiers. En Afrique occidentale, où le milieu naturel est plus altéré, il est beaucoup plus fréquent. Tout comme l'espèce précédente, il est très anthropophile et vulnérable aux insecticides. Les seuls traitements insecticides au Cameroun avaient amené sa disparition en zone forestière (Livadas *et al.*, 1958).

A. nili est un vecteur d'importance locale dans les villages situés près des cours d'eau assez rapides où vivent ses larves, en savane comme en forêt.

A. moucheti est un vecteur limité au bloc forestier d'Afrique centrale et aux galeries qui s'en détachent. Les larves vivent dans les cours d'eau lents, assez importants, pour que leur trouée permette le passage du soleil. Les adultes, très anthropophiles et endophiles, colonisent les villages riverains. C'est apparemment le seul vecteur autochtone de la forêt (Mouchet et Gariou, 1966).

L'hématozoaire le plus fréquent est *Plasmodium falciparum* que l'on décèle dans 90 % des cas de paludisme. *P. malariae* apparaît dans 10 à 12 % des cas et *P. ovale* dans 1 %. *P. vivax* est pratiquement absent (Livadas *et al.*, 1958).

Comme la répartition des anophèles pouvait le faire supposer, le paludisme revêt dans les régions forestières un aspect très hétérogène. De faible intensité, méso-endémique, dans les villages isolés de la forêt (moins de 30 % dans les camps de Pygmées du Cameroun) il peut devenir hyper- ou holoendémique dans les régions plus ouvertes, les zones cultivées et les bordures des massifs. Ceci a été observé au Cameroun (Livadas *et al.*, 1958), au Libéria (Guttuso, 1960), en Côte-d'Ivoire (Escudie *et al.*, 1962 ; Hamon *et al.*, 1962 ; Coz *et al.*, 1966). Il y a opposition entre le paludisme hétérogène de forêt et le paludisme homogène de savane. Le trait commun réside dans l'acquisition par la population d'une solide immunité au cours des 5 premières années de l'enfance, si toutefois le sujet a survécu à l'attaque du parasite. L'acquisition de cette immunité dans des régions, où le pourcentage des enfants affectés est inférieur à 50 %, n'est pas sans soulever quelques problèmes d'ordre immunologique, car il est généralement admis que ce processus ne se produit que lorsque cette proportion dépasse 75 %.

En fait, dans la plupart des cas, en région forestière, le paludisme est lié aux activités humaines. On pourrait presque dire qu'il y est introduit et, de ce fait, il est plus vulnérable que dans les autres parties du continent. Les campagnes pilotes de lutte antipaludique par pulvérisations

intradomiciliaires d'insecticides rémanents eurent un très grand succès au Cameroun et à un degré moindre au Libéria (Hamon *et al.*, 1963). Elles n'ont pas été poursuivies sous la même forme pour de nombreuses raisons, en particulier à cause du développement de la résistance à la dieldrine chez les anophèles et du coût élevé des traitements. Les insecticides de remplacement sont encore plus chers. Actuellement, plusieurs pays portent leur effort vers la chimioprophylaxie. Néanmoins, c'est dans ces régions où le paludisme est le plus vulnérable, que de nouvelles méthodes de lutte pourraient être essayées avec plus de chances de succès, surtout si le maillon « vecteur » de la chaîne épidémiologique est visé.

Il existe des paludismes chez le chimpanzé, provoqués par *Plasmodium schewetzi* et *P. reichenovi*, homologues de *P. vivax* et *P. falciparum*, non transmissibles à l'homme. Seul *P. malariae* peut passer de l'un à l'autre. Il n'existe pas d'information sur les vecteurs naturels de ces parasites, mais en tout état de cause, le contact entre ces primates et l'homme est extrêmement improbable et le paludisme ne peut être considéré comme une anthropozoonose.

Filarioses

Filariose de Bancroft

Les vecteurs de la filariose de Bancroft en Afrique occidentale sont les mêmes que ceux du paludisme : complexes *Anopheles gambiae* et *Anopheles funestus*. Mais alors que la présence de ces espèces signe celle du paludisme, les foyers de filariose de Bancroft n'apparaissent que là où ces vecteurs sont très abondants pendant une très grande période de l'année (Brengues, 1974). Cette différence du mode de répartition des deux endémies est liée au processus de transmission du parasite. En effet, les *Plasmodium* se multiplient chez les anophèles, alors que le nombre de filaires se réduit au cours du passage chez le vecteur. Il en résulte que pour entretenir l'endémie, il faut beaucoup plus de vecteurs dans le deuxième cas que dans le premier. De ce fait, les foyers de filariose de Bancroft sont absents dans les zones forestières, où les densités anophéliennes sont généralement faibles. Quelques foyers côtiers, très réduits, ont été signalés au Cameroun, mais leur épidémiologie n'a pas été étudiée. Les foyers du Libéria se situent dans des zones déforestées.

Loase

Cette filariose dont les incidences pathologiques ne sont pas clairement connues, transmise par des Tabanidés *Chrysops silacea* et *C. dimidiata*, est limitée au massif forestier centrafricain et aux galeries qui s'en détachent. Bien que *C. silicea* soit signalé au Ghana, la transmission de la loase dans le massif forestier ouest-africain est très discutée et ne présenterait en tout cas qu'une incidence très faible. La transmission diurne a lieu la plupart du temps dans les plantations, donc dans des faciès dégradés, mais elle peut aussi se produire en forêt. Les *Chrysops* se reposent ensuite dans la canopée. Il y a peu ou pas de réduction du nombre de parasites au cours du passage dans le vecteur et le cycle s'effectue en 10 jours.

Le mandrill a pu être infecté par des souches humaines, mais la question du réservoir de virus animal n'est pas résolue pour autant. Il semble que loase humaine et loase simienne représentent deux complexes épidémiologiques différents. La plupart des travaux sur la loase sont antérieurs à 1965 et sont l'œuvre de l'*Helminthiasis Research Unit de Kumba* (Cameroun occidental) (Duke, 1957, 1960).

Onchocercose

Cette filariose, due à *Onchocerca volvulus*, est répandue dans toutes les régions de l'Afrique occidentale et centrale où circulent des cours d'eau assez rapides pour que puissent se développer les larves de *Simulium damnosum*, petite mouche vecteur de la maladie. La libération des microfilaires dans l'organisme humain se traduit par diverses réactions, notamment au niveau du globe oculaire ; l'invasion de ce dernier par les microfilaires provoque, des lésions graves et irréversibles de la cornée, du chorion et de la rétine, pouvant entraîner la cécité. D'ailleurs la maladie a été appelée « cécité des rivières ».

Commune aux régions de savanes et de forêts, la maladie est infiniment moins grave dans ce dernier milieu, où les cas de cécité sont rares ou même souvent absents. D'ailleurs, les habitants ne désertent pas les vallées où sévit cette endémie comme ils le font en savane. Les explications données actuellement à cette différence épidémiologique reposent soit sur la quantité de transmission[1], moindre en forêt par suite d'une espérance de vie inférieure et une dispersion plus grande du vecteur (Le Berre, 1966), soit sur des propriétés différentes des couples filaire-vecteur ; en effet, au Cameroun, Duke *et al.* (1966), ont montré que les simulies de forêt ne transmettaient pas les onchocerques de savane et vice-versa. Récemment, Dunbar et Vajime (1972) ont démontré qu'en fait *S. damnosum* était une espèce polytypique comprenant des cytotypes différents. En Afrique occidentale, notamment, les cytotypes Bandama-Soubré et Bille-Yah prédominent en forêt de Côte-d'Ivoire, alors que les cytotypes Nile et Sirba sont savanicoles (Quillévéré, 1974). Il y a là un sujet de recherches très actuel, qui pourra éclairer les différences épidémiologiques observées dans divers environnements. Enfin, il faut noter que *Simulium neavei* (espèce dont les larves sont fixées sur les crabes d'eau douce) est un vecteur très important d'onchocercose dans les montages d'Afrique orientale et dans la cuvette congolaise au Zaïre (Fain et Hallot, 1965).

Un grand programme régional de lutte contre l'onchocercose se développe sous l'égide de l'OMS. Il intéresse le Mali, la Côte-d'Ivoire, la Haute-Volta, le Ghana, le Niger, le Togo, et le Dahomey. Les régions forestières en ont été exclues, parce que la maladie y est beaucoup moins sévère et qu'elle a de faibles incidences socio-économiques.

La lutte est basée sur la destruction des larves de simulies par des insecticides et notamment l'abate. En effet,

1. Nombre de microfilaires reçues par le sujet en une période de temps donnée.

il n'existe pas actuellement de médicaments réellement efficaces, utilisables en campagne de masse contre l'onchocercose. Ce programme régional va entraîner, tant en forêt qu'en savane, un ensemble de recherches sur l'épidémiologie de la maladie, la biologie et la cytotaxonomie du vecteur, les méthodes de lutte et l'action des insecticides sur l'environnement aquatique.

Cette action contre le vecteur et la maladie est en fait le prélude à la mise en valeur des terres fertiles des vallées désertées par suite des terribles conséquences de l'onchocercose. Il y a là une véritable intégration d'une vaste opération médicale accompagnée de la lutte antivectorielle à un plan ambitieux du développement.

Trypanosomoses

La trypanosomose à *Trypanosoma gambiense* ou maladie du sommeil a été longtemps, en Afrique, la terreur des autorités médicales qui avaient créé des services itinérants de lutte contre cette maladie. Cette action fut très efficace, puisque les cas nouveaux sont actuellement limités à quelques foyers, mais le danger reste grand car des flambées de reviviscence peuvent éclater et les vecteurs sont toujours présents. L'amélioration des techniques parasitologiques et immunologiques permet un meilleur recensement des cas et a mis en évidence la présence de porteurs sans signes cliniques, dont le rôle épidémiologique reste à définir.

Les vecteurs sont les glossines du groupe *G. palpalis*, qui occupent aussi bien la forêt que les galeries des savanes guinéennes et soudaniennes ; en Afrique occidentale, dans l'ouest du Cameroun, du Gabon et du Congo, l'espèce responsable est *Glossina palpalis*, remplacée plus à l'est de ces régions par *Glossina fuscipes* qui s'étend jusqu'aux Grands Lacs. *Glossina plapalis* et *G. fuscipes* sont essentiellement des espèces riveraines se déplaçant le long des cours d'eau ; l'épaisseur du sous-bois ne favorise pas leur vol et semble gêner leur pénétration. Leur rayon de dispersion en forêt à partir des rivières et des routes est très largement inconnu ; il représente pourtant une information fondamentale pour l'organisation des campagnes de lutte chimique.

Au Nigeria, en Côte-d'Ivoire et au Cameroun, des populations de ces espèces de mouche tsé-tsé se sont établies dans les villages, où elles trouvent leur nourriture sur les humains et les porcs ; elles semblent avoir plus ou moins rompu le contact avec les rivières. Ce phénomène pourrait être très important car les foyers de trypanosomose dépendent plus du contact homme-glossines que de la densité de celles-ci.

Le rôle vecteur de *G. caliginea*, espèce côtière très localisée au fond du golfe de Guinée, semble très réduit, bien que cette mouche soit un excellent vecteur de *Trypanosoma vivax*, parasite des céphalophes (Roubaud et Rageau, 1950 ; Eouzan et Ferrara, 1975).

Les connaissances sur la bio-écologie des mouches tsé-tsé de forêt sont nettement moins développées que celles portant sur les espèces de savane (Foster, 1964). Jordan (1974) a révisé les travaux sur l'écologie et sur la lutte contre les glossines. Les difficultés de stérilisation des foyers trypaniques par chimioprophylaxie ou chimiothérapie, l'apparition de souches de trypanosomes résistantes aux composés arsenicaux, particulièrement au Congo et au Zaïre, mettent en évidence la nécessité d'une lutte contre les vecteurs. Or, en forêt, les actions de grande envergure se heurtent aux lacunes de nos connaissances bio-écologiques : dispersion, lieux de repos ; structure des populations.

Les études ne doivent pas se limiter aux espèces précitées, car beaucoup d'autres glossines sont susceptibles de transmettre des trypanosomes animaux. Le rôle des espèces du groupe *fusca* notamment gagnerait à être mieux connu. La présence de trypanosomose est un facteur limitant de l'élevage en forêt ; seuls les ovins, caprins et quelques taurins trypanotolérants (races N'Dama, Baoulé, Lagunes) peuvent survivre aux infections trypanosomiques. Le développement de l'élevage dans les clairières et les zones en bordure de forêt qui renferment de bons pâturages résoudrait une partie des problèmes de nutrition protidique de la population. L'implantation de l'élevage libre ou en ranch reste limitée tant que le problème des trypanosomoses n'est pas résolu.

Sur le plan parasitologique, l'existence d'un réservoir de virus animal pour *Trypanosoma gambiense* souvent postulée n'est pas formellement démontrée et les études dans ce sens doivent être poursuivies.

Les méthodes de dépistage des malades ont été considérablement améliorées ; elles doivent être encore perfectionnées, et, surtout, mises à la portée des services techniques. Enfin, l'absence de nouveaux médicaments devient un grave problème, au moment où se développent des résistances aux produits actuellement disponibles. Les recherches pharmacologiques doivent être développées et encouragées par les organisations internationales, car les débouchés limités des remèdes antitrypaniques ne permettent probablement pas de justifier économiquement les travaux à entreprendre. L'action des services de santé doit rejoindre celle des services de l'élevage, sous forme d'études intégrées pour mettre au point des méthodes prophylactiques plus efficaces.

Bilharzioses

Une de ces affections semble limitée au massif forestier centrafricain et à ses abords ; c'est la bilharziose à *Schistosoma intercalatum*, parasitose relativement peu fréquente transmise par *Bulinus africanus* et *B. forskalli*. La maladie, à localisation intestinale, se présente sous forme de foyers (Deschiens *et al.*, 1972 ; Becquet et Decrocq, 1973). L'épidémiologie de cette schistosomiase est relativement peu connue.

Les bulins transmettent également *Schistosoma haematobium*, agent de la bilharziose urinaire. Cette affection, très largement répandue en savane, est beaucoup moins fréquente en zone forestière, où elle se présente sous forme de foyers, comme celui de Danamé en Côte-d'Ivoire, étudié par Roux et Sellin (1972), où le mollusque incriminé était *Bulinus globosus*. La déforestation et la colo-

nisation humaine ne peuvent que créer des conditions favorables surtout si la mise en valeur s'accompagne de travaux hydrauliques. Les lacs de retenues sont en effet favorables au développement de *B. globosus* et de *B. forskalli*, dont le rôle est toutefois contesté dans le cycle de la bilharziose urinaire (Mandahl-Barth *et al.*, 1972).

La bilharziose intestinale à *S. mansoni* est beaucoup plus répandue en forêt, au moins en Côte-d'Ivoire, où les eaux permanentes offrent de bons gîtes aux planorbes, hôtes intermédiaires, qui ne supportent pas la dessiccation. En Côte-d'Ivoire et en Afrique occidentale, il s'agit de *Biomphalaria pfeffeiri*. Toutefois, la maladie est loin de présenter une continuité dans sa distribution. Aux environs de Yaoundé, son incidence fut longtemps négligeable, mais Ranson (communication personnelle) signalait, vers 1950, les risques de l'extension de *Biomphalaria camerunensis* à la suite de la création d'étangs de pisciculture ; on a effectivement observé, entre 1957 et 1960, autour de cette ville, la création d'un foyer très important de bilharziose intestinale. Cet exemple illustre la sensibilité des écosystèmes forestiers. Les travaux de développement entraînent très fréquemment des risques épidémiologiques liés aux modifications du milieu ; la culture du riz et les canaux d'irrigation créent des biotopes très favorables aux mollusques. Il est quelquefois possible d'empêcher leur développement en maintenant un courant adéquat dans les canalisations, mais il faut alors prendre garde de ne pas créer de gîtes favorables à *Simulium damnosum*. Les marges de manœuvre restent faibles et ne peuvent être déterminées que par des spécialistes très qualifiés.

Conclusions : Épidémiologie et types d'exploitation

Si l'on prend pour terme de référence les chasseurs-cueilleurs, il s'agit de populations étroitement dépendantes de leur milieu forestier qu'elles ne modifient guère tant que la densité humaine reste faible. Ce sont des nomades qui se déplacent dans un territoire dont les limites sont dictées par leurs besoins alimentaires et par la proximité des différents groupes qui y résident. On connaît mal les mécanismes qui ont permis une stabilité numérique de ces groupes humains ; la mortalité infantile joue certainement un rôle important, mais on n'arrive pas encore à l'évaluer avec précision, faute de données sur les taux de mortalité avant la puberté. La mortalité infantile causée par des maladies infectieuses comme la rougeole n'est un facteur déterminant que lorsque ces maladies sont exogènes, et il s'agit généralement d'un épisode, car le nombre d'individus est trop faible pour permettre le maintien des agents pathogènes. Les gastro-entérites représentent une cause importante de mortalité infantile, mais il y a lieu de croire que les ressources en eau de ces populations nomades ne sont pas contaminées et que les aliments sont consommés assez rapidement pour éviter leur détérioration. Par ailleurs, la virulence des maladies chez ces populations est moins forte que dans les forêts modifiées ou sur leur lisière, même dans le cas du paludisme. Certains comportements et traditions pourraient influer sur la taille du groupe, mais on sait peu de choses à leur sujet. On commence à attacher plus d'importance à certaines affections auparavant négligées : c'est ainsi que les hommes adultes atteints de filariose de Bancroft (hydrocèle, qui n'existe pas en forêt) ont moins d'enfants que les hommes ayant des testicules normaux. D'autre part, Vayda (1969) a supposé qu'avec l'agriculture itinérante des pratiques ont été mises au point pour éviter une surexploitation ; cela signifie un effort pour réduire l'accroissement démographique, puisque la fertilité des terroirs ne peut être maintenue que par des jachères d'une durée suffisante ; il pense que des accusations de sorcellerie ont pu permettre l'expulsion d'un excédent démographique. De toute façon, à mesure que les habitants des forêts évoluent vers une exploitation agricole sédentaire de leur territoire, ils en viendront à ressentir les effets de la pression démographique que connaissent d'autres groupes ruraux. Une destruction irréversible de leur habitat pourrait être évitée si l'on faisait appel à une limitation des naissances rationnelle ; mais cela suppose que l'on connaisse tous les facteurs biologiques et culturels qui interviennent chez eux pour cette régulation démographique.

L'écosystème forestier intact est probablement plus protecteur à l'égard de ses populations humaines que bien d'autres milieux. Il est important de connaître les mécanismes de cette protection, de manière à mieux prévoir les dangers qui résulteront d'une perturbation de la forêt.

1. La transmission des maladies est restreinte à cause de la taille réduite du groupe humain qui ne permet pas le maintien des agents pathogènes ou parce que, dans le cas des zoonoses à agent vecteur, ce dernier n'a pas de prédilection pour l'homme ou encore vit dans une partie de l'écosystème (canopée) qui ne favorise pas le contact fréquent avec les humains.
2. L'isolement bionomique des parasites dans certains hôtes-réservoirs est tel que plusieurs souches ou espèces se sont adaptées à des animaux et n'infectent pas l'homme ou encore provoquent chez lui des symptômes cliniques d'une gravité peu importante. On a également montré que beaucoup d'arthropodes vecteurs constituaient des complexes dont les souches ou espèces présentent des comportements et des caractères biologiques différents qui affectent leur pouvoir de transmission.
3. Il reste à prouver expérimentalement — mais on a des raisons de le croire du point de vue épidémiologique — qu'un contact avec un agent pathogène adapté à un animal procure une protection vis-à-vis d'autres agents pathogènes voisins de l'homme. Cela pourrait être le cas pour les virus du groupe B et celui de la fièvre jaune. Nelson (1965) a également suggéré que cela pourrait être également vrai dans

un certain nombre d'helminthiases comme la filariose et la schistosomiase. Une autre forme de protection immunitaire est l'immunité maternelle. En conséquence, les immigrants et les colons non immunisés représentent une population très vulnérable.

4. L'homme habitant au cœur de la forêt s'est adapté aux exigences et aux contraintes de son milieu, tant sur le plan physiologique que sur celui de son comportement. Certains pensent qu'il s'agit essentiellement d'une adaptation de comportement, en particulier à l'égard du climat et en dépensant peu d'énergie dans les activités quotidiennes. D'autres ont montré que les adaptations étaient de nature physiologique : dans le cas des pygmées, leur petite taille leur confère un avantage en raison d'un rapport surface/poids important. L'absence des maladies des sociétés riches, comme l'hypertension, est une autre caractéristique des populations des forêts, bien qu'en compensation elles présentent des affections chroniques. Le risque de santé est réel pour le nouvel arrivant non immunisé, de même que pour ceux qui ne sont pas adaptés physiologiquement et dans leur comportement. Neel (1971) a pu conclure que « ... les maladies infectieuses, parasitaires et nutritionnelles ont des conséquences moins graves chez ces populations forestières que chez les agriculteurs des régions voisines ».

La transformation des forêts tropicales se poursuit à un rythme accéléré, en raison du besoin de terres à cultiver et de la nécessité d'exploiter les ressources forestières. La colonisation progresse, mais on ne connaît pas très bien les modalités de celle-ci, ni les nombres d'individus concernés. L'impression générale qui prévaut est qu'il s'agit plutôt de petits groupes que de vastes projets; mais les conséquences épidémiologiques sont importantes.

Beaucoup d'immigrants viennent de milieux non forestiers, ils sont très vulnérables aux agents pathogènes de la forêt (arbovirus, helminthes, rickettsies, trypanosomes, etc.). Ces difficultés sont encore aggravées par une mauvaise qualité de l'eau et par un assainissement insuffisant ou même absent, dont les conséquences sont un taux élevé d'infestations parasitaires intestinales et une forte incidence des dysenteries bacillaires. La sédentarisation entraîne une contamination importante du sol par les œufs et les larves des nématodes, ce qui accroît encore l'incidence des parasitoses.

On doit également prêter une certaine attention aux maladies des animaux domestiques, dont l'élevage fournit un appoint précieux aux cultures, surtout grâce aux protéines qu'il produit. On ne sait presque rien des risques pour la santé des animaux domestiques, lorsque des territoires gagnés sur la forêt sont mis en exploitation. En zone forestière africaine, les trypanosomes empêchent sérieusement l'élevage des bovins et des porcins, à l'exception des races trypanotolérantes (Baoulé, Lagunes, N'Dama). Des recherches sont indispensables sur les conséquences épidémiologiques, dans le domaine vétérinaire, de la transformation des forêts, si les nouveaux territoires ainsi conquis doivent atteindre une production optimale.

La transformation de la forêt peut modifier les propriétés de l'agent pathogène et du vecteur. Des parasites qui existent généralement chez les animaux peuvent souvent devenir pathogènes pour l'homme, si, à la suite de la destruction de la forêt, leur habitat est supprimé ou leur réservoir animal considérablement réduit.

On dispose de nombreux exemples de modification de comportement des arthropodes vecteurs, à la suite de la transformation ou de la destruction de leur milieu forestier. La disparition d'hôtes préférés et de l'habitat conduit souvent un vecteur à se nourrir aux dépens de l'homme. C'est le cas des moustiques vecteurs des agents pathogènes du paludisme et de la fièvre jaune. Dans leur milieu intact, ces insectes sont surtout confinés dans le canopée où ils parasitent des primates ou des rongeurs, qui jouent le rôle de réservoirs, mais ils descendent au niveau du sol pour piquer l'homme lorsque la forêt a été détruite. Le mécanisme responsable d'un tel phénomène reste obscur : s'agit-il d'une sélection au sein d'une population hétérogène, ou bien ces insectes ont-ils la possibilité physiologique de s'adapter aux nouvelles conditions ?

Dans certains cas, la modification de l'écosystème forestier a pour conséquence le remplacement d'une espèce qui ne joue pas le rôle de vecteur par une autre qui joue ce rôle, tandis que dans d'autres cas on observe une prolifération des vecteurs qui étaient peu nombreux dans le milieu intact. Le remplacement d'une espèce intervient lorsque la modification a été très profonde. Des lacs artificiels peuvent inonder de vastes superficies et entraîner l'apparition ou l'extension du paludisme, de la bilharziose et d'arboviroses. Ces projets de développement attirent les immigrants et compliquent encore la situation. Waddy (1975) a décrit fort bien les problèmes médicaux des opérations de mise en eau de lacs ou de retenues importants; il recommande vivement de rassembler les données existant sur la création de nouveaux lacs et d'établir un organisme central pour l'étude des conséquences biologiques et médicales, en prêtant une attention particulière à l'épidémiologie, à l'assainissement et à l'hygiène du milieu. Il existe en fait à l'OMS un groupe chargé d'examiner ces problèmes de santé au niveau mondial.

On sait peu de choses sur les contraintes psychiques et physiologiques que subissent les populations amenées à vivre dans un écosystème transformé ou nouveau. On a beaucoup souligné l'absence de maladies comme l'hypertension chez les hommes habitant la forêt ou encore pratiquant une agriculture primitive. Les hommes qui viennent vivre dans un milieu transformé doivent adopter un nouveau mode de vie et, pour les habitants des forêts, le coût d'une telle adaptation est l'acculturation. Neel (1971) a montré que celle-ci s'accompagnait d'une inévitable dégradation de l'état de santé. Par ailleurs, l'abandon d'interdits sexuels chez les femmes ayant des enfants âgés de moins de 12 à 18 mois pourra avoir pour conséquence, dans une société acculturée, un accroissement démographique auquel ne pourront pas faire face les disponibilités alimentaires.

On n'a pas assez bien cerné les conséquences psychiques et physiologiques de la modification des conditions écolo-

giques, lorsqu'on procède généralement à une appréciation de l'état de santé; on ne les a pas non plus prises en considération dans les aspects épidémiologiques. On doit aussi étudier la perception des maladies par les populations locales, de manière à mettre au point des mesures de lutte acceptables par elles.

La transformation ou la modification des forêts conduit presque inévitablement leurs habitants à rechercher de nouvelles sources alimentaires, mais très souvent le changement de régime alimentaire a des conséquences néfastes sur l'état nutritionnel; pour les chasseurs-cueilleurs, les animaux qui leur fournissent une part importante de leur alimentation peuvent disparaître ou être menacés d'extinction, d'où une malnutrition protidique résultant d'une ration insuffisante et non balancée par un apport de protéines végétales; une situation analogue peut concerner l'immigrant qui cultive des céréales et des tubercules pauvres en protéines. D'autre part, une utilisation continue du sol pourra épuiser ce dernier. L'emploi des insecticides pour lutter contre les ravageurs des cultures peut aussi avoir pour conséquence, du moins au début, d'éliminer ou de ralentir la prolifération des arthropodes vecteurs d'agents pathogènes; ces vecteurs pourront devenir résistants aux insecticides qui seront utilisés contre eux; il est donc important que cet emploi en agriculture des biocides soit fait avec les conseils d'experts médicaux et en concertation avec les mesures de santé publique (voir aussi le chapitre 14).

La mécanisation qui accompagne l'exploitation industrielle des forêts peut aussi engendrer des dangers sur le plan sanitaire. Les ornières provoquées par les engins constituent, une fois remplies d'eau, des sites de prolifération des agents vecteurs du paludisme et d'autres maladies.

Les recherches nécessaires et les priorités

Le milieu forestier est actuellement en voie de rapide évolution, par suite de son exploitation par les méthodes traditionnelles et surtout de l'introduction de nouvelles techniques. Dans beaucoup de pays d'Afrique, la mise en valeur de nouvelles terres se fait aux dépens de la forêt tropicale. Cette situation se traduit par une modification des conditions épidémiologiques. Si quelques affections comme la loase sont susceptibles de diminuer, beaucoup d'autres (paludisme, bilharziose, etc.) risquent de prendre une grande extension du fait de l'augmentation des populations de vecteurs et de la multiplication des contacts entre ceux-ci et les hommes. Pour faire face à cette situation et proposer des solutions d'avenir, un certain nombre de recherches apparaissent comme prioritaires.

Études longitudinales des vecteurs et de leurs hôtes vertébrés sur des transects forêt-village, en passant par les différentes formes d'exploitation de la forêt. Il serait ainsi possible de suivre la disparition ou, au contraire, la pénétration des différentes espèces lors des transformations du milieu. Ces recherches permettraient d'anticiper sur les problèmes susceptibles d'apparaître lors de la mise en valeur de la forêt. Ce type d'étude est à exécuter en plusieurs points, en Afrique occidentale, centrale et orientale, sur les lisières nord et sud des grands massifs forestiers.

Recherches sur le cycle enzootique de la fièvre jaune et le processus d'apparition des cas humains dans les zones endémiques. Vérification des différents schémas épidémiologiques actuellement proposés.

Évolution de la situation des vecteurs épidémiques de fièvre jaune et notamment *Aedes aegypti*, lorsque la mise en valeur des écosystèmes forestiers élève le niveau de vie et amène la multiplication des gîtes de ce moustique.

Recherche sur l'importance des rongeurs domestiques et péridomestiques dans les viroses (fièvre Lassa).

Étude cytogénétique fine des vecteurs du paludisme, en particulier dans le complexe *Anopheles gambiae* et éventuellement chez *Anopheles funestus* et *Anopheles nili*.

Degré d'adaptation des différents cytotypes au milieu forestier.

Étude épidémiologique du paludisme en forêt, en particulier par les techniques immunologiques pour expliquer la présence d'immunité solide dans des zones d'endémicité modérée ou faible.

Application des modèles mathématiques à l'épidémiologie du paludisme dans les écosystèmes forestiers.

Étude écologique des formes préimaginales des différents vecteurs et notamment des mécanismes régulateurs de leurs populations.

Reprise des études sur l'épidémiologie de la loase et notamment sur les relations entre les cycles interhumains et les cycles enzootiques.

Épidémiologie de l'onchocercose à *Simulium damnosum* en forêt, notamment pour établir plus nettement les causes des différences avec la même endémie en savane.

Dans la cuvette congolaise, étude des aspects entomologiques et épidémiologiques de l'onchocercose transmise par *Simulium neavei*; réévaluation du rôle éventuel de *Simulium albivirgulatum* dans des foyers d'onchocercose où les deux vecteurs majeurs sont apparemment absents.

Répartition et dispersion des différentes espèces de glossines dans les écosystèmes forestiers et leurs abords; études bioécologiques de *Glossine caliginea* et des espèces du groupe *fusca*.

Recherches sur un éventuel réservoir animal de *Trypanosoma gambiense*.

Épidémiologie de la bilharziose à *Schistosoma intercalatum*.

Conditions d'établissement des foyers de *S. haematobium et S. mansoni*.

Bioécologie des mollusques hôtes intermédiaires des schistosomes dans les écosystèmes forestiers et les faciès résultant de leur exploitation.

Sur un plan général, il faudrait poursuivre l'évaluation des risques épidémiologiques que présentent la construction des ouvrages de génie civil (barrages) et les travaux de mise en valeur (irrigation), qui favorisent la multiplication des vecteurs ou des hôtes vertébrés. Il est urgent d'orienter les recherches vers les méthodes d'aménagement permettant de limiter les risques épidémiologiques inhérents à ces travaux, en particulier dans le cas de l'onchocercose, du paludisme, de la filariose de Bancroft, des bilharzioses, etc.

Recherches portant sur :

- de nouveaux insecticides, molluscicides et cercaricides, de nouvelles formulations et nouvelles techniques de traitement applicables aux simulies, aux moustiques, aux glossines et aux mollusques hôtes des schistosomes ;
- de nouveaux médicaments filaricides et schitosomicides utilisables en campagne de masse ainsi que sur des trypanocides actifs contre les souches résistantes aux médicaments actuellement disponibles.

Bibliographie

*Audy, J. R. The localization of disease with special reference to the zoonoses. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, 52, 1958, p. 308–328.

Barlovatz, A. Typhus exanthématique de forêt au Congo. *Annales Société belge de Médecine tropicale*, 20, 1940, p. 23–40.

Becquet, R.; Decrocq, J. Découverte d'un foyer de bilharziose intestinale à *Schistosoma intercalatum* en République Centrafricaine. *Bulletin Société Pathologie exotique* (Paris), 66, 1973, p. 720–727.

*Beghin, I. Enquête sur la nutrition et l'état de santé des enfants Warega (Congo belge). *Annales Société belge de Médecine tropicale*, 40, 1960, p. 253–288.

Berengo, A.; Pampiglione, S.; De Lalla, F. Serological studies on toxoplasmosis in some groups of Babinga pygmies in Central Africa. *Rivista di Parasitologia*, 35, 1974, p. 81–86.

*Black, F. L. Infectious diseases in primitive societies. *Science*, 187, 1975, p. 515–518.

*——; Hierholzer, W. J.; Pinheiro, F.; Evans, A. S.; Woodall, J. P.; Opton, E. M.; Emmons, J. E.; West, B. S.; Edsall, G.; Downs, W. G.; Wallace, G. D. Evidence for persistence of infectious agents in isolated human populations. *American Journal of Epidemiology*, 100, 1974, p. 230–250.

*Brengues, J. *La filariose de Bancroft en Afrique de l'Ouest*. Paris, ORSTOM, Mémoire n° 79, 1975, 299 p.

Brès, P. J. *Virus et pathogénie de la fièvre jaune*. OMS, EM/YF/W.P. 3, Bangui, 22-27 oct. 1973, multigr.

Brumpt, L. C.; Ho Thi Sang; Jaeger, G.; Ricour, A. Quelques réflexions à propos du parasitisme sanguin et intestinal dans deux villages d'Afrique centrale. *Bulletin Société Pathologie exotique* (Paris), vol. 65, n° 2, 1972, p. 263–270.

*Brunhes, J. *La filariose de Bancroft dans la sous-région malgache (Comores, Madagascar, Réunion)*. Paris, ORSTOM, Mémoire n° 81, 1975, 212 p.

Cavalli-Sforza, L. L. Pygmies, an example of hunter-gatherers, and genetic consequence for man of domestication of plants and animals. In: *4th Int. Congress of Human Genetics* (September 1971), p. 79–95. Amsterdam, Excerpta Medica, 1972, 500 p.

Chippaux, A.; Chippaux-Hyppolite, C. Immunologie des arboviroses chez les Pygmées Babinga de Centrafrique. *Bulletin Société Pathologie exotique* (Paris), vol. 58, n° 5, 1965, p. 820–833.

Ciréra, P.; Palisson, M. J.; Pinerd, G.; Jaeger, G. La sérologie tréponémique dans une population pygmée Bi-Aka centrafricaine. *Bulletin Société Pathologie exotique* (Paris), vol. 70, n° 1, 1977, p. 32–36.

Cordellier, R. ; Germain, M. ; Mouchet, J. Les vecteurs de fièvre jaune en Afrique. *Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd. Parasitol.*, vol. 12, n° 1, 1974, p. 57-75.

Coz, J. Études entomologiques sur la transmission du paludisme humain dans une zone de forêt humide dense, la région de Sassandra, République de Côte d'Ivoire. *Cahiers ORSTOM* (Paris), *série Entomologie médicale*, 4, 1966, p. 13–42.

Davidson, G. *Anopheles gambiae*, complex of species. *Bull. OMS*, 31, 1964, p. 625-634.

Degotte, J. Epidemiological leprosy survey in the Nepoko, Kibali-Ituri district, Belgian Congo. *International Journal of Leprosy*, 8, 1940, p. 421–444.

Deschiens, R.; Vauthier, G.; Nordan, C. Observations écologiques et biologiques sur *Bulinus forskalli*, vecteur de la bilharziose à *Schistosoma intercalatum*. *Bulletin Société Pathologie exotique* (Paris), 65, 1972, p. 138–145.

D'Haenens, G.; Lipo, M.; Meyers, H. Notice de la carte des zones malariologiques naturelles de la République du Congo et du Ruanda-Urundi. *Rivista di Parasitologia*, 22, 1961, p. 175–184.

Disney, R. H. L. Observations on chicken-biting blackflies in Cameroon with a discussion of parous rates of *Simulium damnosum*. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology*, 66, 1972, p. 149–158.

*Duggan, A. J. The occurrence of human trypanosomiasis among the Rukuba tribe of northern Nigeria. *Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 65, 1962, p. 151–163.

Duke, B. O. L. Experimental transmission of *loa-loa* from Manto Monkey. *Nature*, vol. 179, n° 4574, 1957, p. 1357-1358.

——. Studies on the biting habits of *Chrysops*. V. The biting cycles and infection rates of *C. silacea*, *C. dimidiata*, *C. langi* and *C. centurionis* at canopy level in the rain forest at Bombe, British Cameroons. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology*, 52, 1958, p. 24-35.

——. Studies of the biting habits of *Chrysops*. VII. The biting cycles of nulliparous and parous *C. silacea* and *C. dimidiata* (Bombe form). *Ann. Trop. Med. Parasit.*, vol. 54, n° 2, 1960, p. 147-155.

——. *Onchocerca-Simulium* complexes. III. The survival of *Simulium damnosum* after high intakes of microfilariae of

* Référence importante.

incompatible strains of *Onchocerca volvulus*, and the survival of the parasites in the fly. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology*, 60, 1966, p. 495–500.

——. Studies on factors influencing the transmission of onchocerciasis. VI. The infective biting potential of *Simulium damnosum* in different bioclimatic zones and its influence on the transmission potential. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology*, 62, 1968, p. 164–170.

*——. Studies on factors influencing the transmission of onchocerciasis. VII. A comparison of the *Onchocerca volvulus* transmission potentials of *Simulium damnosum* populations in four Cameroon rain forest villages and the pattern of onchocerciasis associated therewith. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology*, 66, 1972, p. 219–234.

——. ; WIJERS, D. J. B. Studies on loasis in monkeys. I. The relationship between human and simian *Loa* in the rain forest zone of the British Cameroons. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology*, 52, 1958, p. 58-175.

*——; LEWIS, D. J.; MOORE, P. J. *Onchocerca-Simulium* complexes. I. Transmisslon of forest and Sudan-savanna strains of *Onchocerca volvulus* from Cameroon, by *Simulium damnosum* from various West African bioclimatic zones. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology*, 60, 1966, p. 318–336.

——; ANDERSON, J. A comparison of the lesions produced in the cornea of the rabbit eye by microfilariae of the forest and Sudan-savanna strains of *Onchocerca volvulus* from Cameroon. I. The clinical picture. *Zeitschr. Tropenmed. Parasit.*, 23, 1972, p. 354–368.

DUNBAR, R. W.; VAJIME, C. G. *Le complexe Simulium (Edwardsellum) damnosum: rapport sur les études effectuées jusqu'en avril 1972*. Genève, OMS, WHO/Oncho/72-100, 1972.

*DUNN, F. L. In: BAKER, P. T.; WEINER, J. S. (eds.). *The biology of human adaptability*, p. 539–563. Oxford, Clarendon Press, 1966, 541 p.

*——. Epidemiological factors: health and disease in hunter-gatherers. In: Lee, R. B.; De Vore, I. (eds.). *Man the hunter*, p. 221–228. Chicago, Aldine, 1968.

DUREN, A. *Un essai d'étude d'ensemble du paludisme au Congo belge*. Extrait de *Mémoire* publié par l'Institut Royal Colonial Belge (Section des Sciences naturelles et médicales), 1937.

EOUZAN, J. P. ; FERRARA, L. Bio-écologie de *G. caliginea* dans la région de Douala, Sud-Cameroun. *Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd. Parasit.*, 1975, sous presse.

ESCUDIE, A. ; HAMON, J. ; GODIN, J. Le paludisme et l'importance de sa transmission dans la région de Man, République de Côte-d'Ivoire. *Rivista di Malariologia*, vol. 41, n° 1-3, 1962, p. 1-22.

FAIN, A.; HALLOT, R. *Répartition d'Onchocerca volvulus Leukart et de ses vecteurs dans le bassin du Congo et les régions limitrophes*. Bruxelles, Académie Royale des Sciences d'Outre-Mer, classe des Sciences naturelles et médicales, XVII-1, 1965.

*FENNER, F. In: Boyden, S. V. (ed.). *The impact of civilization on the biology of man*, p. 44–68. Toronto, University of Toronto Press, 1970.

FORD, J. *The role of trypanosomiases in African ecology*. Oxford, Clarendon Press, 1971.

FOSTER, R. Contributions to the epidemiology of human sleeping sickness in Liberia : Bionomics of the vector *Glossina palpalis* (R. D.) in a forest habitat. *Bull. ent. res.*, vol. 54, n° 4, 1964, 727 p.

FRAZER, D. W. ; CAMPBELL, C. C. ; MONATH, T. P. ; GOFF, P. A. ; GREGG, M. B. Lassa fever in the eastern province of Sierra Leone, 1970-1972. I. Epidemiological studies. *Am. J. Trop. Med. Hyg.*, vol. 23, n° 6, 1974, p. 1131-1940.

FREZIL, J. H.; COLUM, J. Apport de l'immunofluorescence indirecte dans le dépistage et le contrôle de la trypanosomiase à *T. gambiense*. In: *10e Conf. Techn. OCEAC* (sous presse).

GARNHAM, P. C. C. Acrodendrophilic mosquitoes of the Langata Forest, Kenya. *Bulletin of Entomological Research*, 39, 1949, p. 489–490.

*——. Malaria as a medical and veterinary zoonosis. *Bulletin Société Pathologie exotique* (Paris), 62, 1969, p. 325–332.

——. *Progress in Parasitology*. London, The Athlone Press, 1971.

——; HARPER, J. O.; HIGHTON, R. B. The mosquitoes of the Kaimosi Forest, Kenya Colony, with special reference to yellow fever. *Bulletin of Entomological Research*, 36, 1946, p. 473–496.

GEUKENS. Contribution à l'étude des filarioses dans le territoire de Feshi. *Annales Société belge de Médecine tropicale*, 30, 1950, p. 1483–1493.

*GILLES, H. M. *Akufo: an environmental study of a Nigerian village community*. Ibadan University Press, 1964, 80 p.

GILLETT, J. O. The habits of the mosquito *Aedes (Stegomyia) simpsoni* Theobald in relation to the epidemiology of yellow fever in Uganda. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology*, 45, 1951, p. 110–122.

GILLIES, M. T. ; MEILLON, B. de. *The anophelinae of Africa South of the Sahara*. Johannesburg, Sth. Afr. Inst. Med. Res. Ed., 1968, 343 p.

*HADDOW, A. J. On the mosquitoes of Bwamba County, Uganda: I. Description of Bwamba, with special reference to mosquito ecology. *Proceedings of the Zoological Society London*, 115, 1945, p. 1–13.

——. The natural history of yellow fever in Africa. *Proc. R. Soc. Edinburgh*, 30, B, 1968, p. 191-227.

——; SMITHBURN, K. C.; MAHAFFY, A. F.; BUGHER, J. C. Monkeys in relation to yellow fever in Bwamba County, Uganda. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, 40, 1947, p. 677–712.

——; GILLETT, J. D.; MAHAFFY, A. F.; HIGHTON, R. B. Observations on the biting habits of some Tabanidae in Uganda, with special reference to arboreal and nocturnal activity. *Bulletin of Entomological Research*, 50, 1950, p. 209–221.

HAMON, J. ; DEDEWANOU, B. ; EYRAUD, M. Études entomologiques du paludisme humain dans une zone forestière africaine, la région de Man, République de Côte-d'Ivoire. *Bull. IFAN*, vol. 24, sér. A, n° 3, 1962, p. 854-879.

—— ; MOUCHET, J. ; CHAUVET, G. ; LUMARET, R. Bilan de quatorze années de lutte contre le paludisme dans les Pays francophones d'Afrique et à Madagascar ; considérations sur la persistance de la transmission et perspectives d'avenir. *Bull. Soc. Path. exot.*, vol. 56, n° 5, 1963, p. 933-971.

JAEGER, G. Étude hémotypologique d'une communauté Sara centrafricaine. *Cahiers d'Anthropologie et d'Écologie humaine* (Paris), vol. 2, n° 2, 1974, p. 19–124.

——; PINERD, G.; PALISSON, M. J. Les Pygmées Bi-Aka de Bokoka, étude médicobiologique et immunogénétique. 1977.

*JORDAN, A. M. An assessment of the economic importance of the tsetse species of southern Nigeria and the southern Cameroons based on their trypanosome infection rates and

ecology. *Bulletin of Entomological Research*, 52, 1961, p. 431–441.

——. The ecology of the *fusca* group of tsetse flies (*Glossina*) in southern Nigeria. *Bulletin of Entomological Research*, 53, 1962, p. 356–393.

——. Recent developments in the ecology and methods of control of tsetse flies (*Glossina* sp.). A review. *Bull. ent. Res.*, 63, 1974, p. 361-399.

——; LEE-JONES, F.; WEITZ, B. The natural hosts of tsetse flies in the forest belt of Nigeria and the southern Cameroons. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology*, 55, 1961, p. 167–179.

JUMINER, B. Le paludisme est-il une anthropozoonose? *Ann. Inst. Pasteur Tunis*, 47, 1970, p. 229–241.

LALOUEL, J. Sur l'état sanitaire des Babinga. *Bulletin Société Pathologie exotique* (Paris), 43, 1950, p. 714–718.

*LANGUILLON, J. Carte épidémiologique du paludisme au Cameroun. *Bulletin Société Pathologie exotique* (Paris), 50, 1957a, p. 585–597.

——. Carte des filaires du Cameroun. *Bulletin Société Pathologie exotique* (Paris), 50, 1957b, p. 417–427.

——; MOUCHET, J.; RIVOLA, E. Contribution à l'étude du *Plasmodium ovale* (Stephens, 1922) dans les territoires français d'Afrique. Sa relative fréquence au Cameroun. *Bulletin Société Pathologie exotique*, 48, 1955, p. 819–823.

LE BERRE, R. *Contribution à l'étude biologique et écologique de Simulium damnosum Theobald* 1903 *(Diptera, Simuliidae)*. Paris, Mém. ORSTOM, 17, 1966, 206 p.

LEDENT, H. La dépopulation chez les Nkundo. *Rec. Travaux Science médicale au Congo belge*, 2, 1944, p. 130–140.

LIÉGOIS, P.; ROUSSEAU, E.; CURTOIS, Ch. Complément d'enquête sur la distribution de l'immunité antiamarile naturelle chez les indigènes du Congo belge. *Annales Société belge de Médecine tropicale*, 28, 1948, p. 247–267.

LIVADAS, G.; MOUCHET, J.; GARIOU, J.; CHASTANG, R. Peut-on envisager l'éradication du paludisme dans la région forestière du Sud Cameroun? *Rivista di Malariologia*, vol. 37, n° 4–6, 1958, p. 229–256.

MANDALH-BARTH, G.; MALAISSE, F.; RIPERT, C. Études malacologiques dans la région du lac de retenue de la Lufira (Katanga). *Bull. Soc. Path. exot.*, vol. 65, n° 1, 1972, p. 146-165.

*MANN, G. V.; ROEL, O. A.; PRICE, D. L.; MERRILL, J. M. Cardio-vascular disease in African Pygmies. A survey of the health status, serum lipids and diet of Pygmies in the Congo. *Journal of Chronic Diseases*, 15, 1962, p. 341–371.

MANTNER, H. W. Some aspects of the geographical distribution of parasites. *Journal of Parasitology*, 53, 1967, p. 3–9.

MATTINGLY, P. F. Studies on West African forest mosquitoes. Part I. The seasonal distribution, biting cycle and vertical distribution of four of the principal species. *Bulletin of Entomological Research*, 40, 1949, p. 149–168.

MONATH, T. P. Fièvre Lassa et maladie à virus Marburg. *Chronique OMS*, 28, 1974, p. 234-242.

MOUCHET, J. Étude préliminaire sur les vecteurs potentiels de fièvre jaune au Ghana. *Cah. ORSTOM, sér. Ent. med. Parasit.*, 10, 1972, p. 177-188.

——; GARIOU, J. *Anopheles moucheti* au Cameroun. *Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd. Parasitol.*, vol. 4, n° 6, 1966, p. 71-81.

MUIRHEAD-THOMSON, J. Black fly and the environment. New Scientist (London), vol. 62, no. 898, 1974.

*MURDOCK, G. P. The current status of the world's hunting and gathering peoples. In: Lee, R. B.; De Vore, I. (eds.). *Man the hunter*. Chicago, Aldine-Atherton, 1968.

NASH, T. A. M. Some observations on resting tsetse-fly populations, and evidence that *Glossina medicorum* is a carrier of trypanosomes. *Bulletin of Entomological Research*, 43, 1952, p. 33–42.

——. *Africa's bane* : the tsetse fly. London, Collins, 1969.

*NEEL, J. V. Genetic aspects of the ecology of diseases in the American Indian. In: Salzano, F. A. (ed.). *The on-going evolution of Latin American populations*. p. 561–590. Springfield, C. C. Thomas, 1971, 680 p.

NELSON, G. S. Filarial infections as zoonoses. *Journal of Helminthology*, 39, 1965, p. 229–250.

PAGE, W. A.; MCDONALD, A. W. An assessment of the degree of man-fly contact exhibited by *Glossina palpalis* at waterholes in northern and southern Nigeria. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology*, 53, 1959, p. 162–165.

PAMPIGLIONE, S.; RICCIARDI, M. L. The presence of *Strongyloides fülleborni* Von Linstow, 1905, in man in Central and East Africa. *Parasitologia*, 43, 1971, p. 257–269.

——. Experimental infestation with human strain *Strongyloides fülleborni* in man. *Lancet*, March 25, 1972, p. 663–665.

——; ——. Parasitological survey on pygmies in Central Africa in Babinga group (CAR). *Rivista di Parasitologia*, vol. 35, n° 3, 1974, p. 161–188.

*PAVLOVSKY, Y. N. *Human diseases with natural foci*. Moscow, Foreign Languages Publishing House, 1963.

*PRICE, D. L.; MANN, G. V.; ROELS, A. O.; MERRILL, J. M. Parasitism in Congo Pygmies. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 12, 1963, p. 383–387.

QUILLÉVÉRÉ, D. *Étude cytotaxonomique du complexe Simulium damnosum en Afrique Occidentale. 3 cartes chromosomiques et répartition géographique des cytotypes*. OCGE, 79/Oncho/74, 1974, 41 p., multigr.

RAGEAU, J.; ADAM, J. P. Répartition des Glossines au Cameroun français. *Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop.*, vol. 6, n° 2, 1953, p. 73-76.

RAPER, A. B.; LADKIN, R. G. Endemic dwarfism in Uganda. *East African Medical Journal*, 27, 1950, p. 339–359.

ROBIN, Y. *Étude du réservoir animal*. OMS, SEM/YE/WP. 14, Bangui, 22-27 oct. 1973, multigr.

ROUBAUD, E.; RAGEAU, J. *Glossina caliginea* Aust. au Cameroun. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 230, 1950, p. 895-897.

ROUX, J.; SELLIN, B. *Enquête sur la bilharziose dans la région de Danamé, Côte-d'Ivoire*. Rap. OCCGE, Bobo-Dioulasso, 1972.

TAUFFLIEB, R.; CORMET, M.; LE GONIDEC, G.; ROBIN, Y. Un foyer selvatique de fièvre jaune au Sénégal Oriental. *Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd. et Parasitol.*, vol. 11, n° 3, 1973, p. 211-220, 1 carte.

VAN BREUSEGHEM, R. La lèpre chez les Pygmées. *Annales Société belge de Médecine tropicale*, 18, 1938, p. 135–137.

VAN DEN BERGHE, L. Les parasites intestinaux des Pygmées Efe de l'Ituri (Congo belge). *Annales Société belge de Médecine tropicale*, 18, 1938, p. 293–296.

——. Contribution à la connaissance de l'hématologie normale des indigènes du Congo belge. Premier mémoire : le sang. *Annales Société belge de Médecine tropicale*, 21, 1941, p. 375–395.

——; JANSSEN, P. Maladie à *sickle cells* en Afrique noire. *Annales Société belge de Médecine tropicale*, 30, 1950, p. 1553–1566.

——; ZAGHI, A. J. Wild pigs as hosts of *Glossina vanhoofi* Heurard and *Trypanosoma suis* Ochman in the central African forest. *Nature*, 197, 1963, p. 1126–1127.

——; CHARDONNE, M.; PEEL, E. The filarial parasites of the eastern goulla in the Congo. *Journal of Helminthology*, 38, 1964, p. 349–368.

*VAYDA, A. An ecological approach in cultural anthropology. *Bucknell Review*, vol. 17, no. 1, 1969, p. 112–119.

*WADDY, B. B. Research into the health problems of man-made lakes, with special reference to Africa. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, 69, 1975, p. 39-50.

*WHO. *Research on human population genetics*. Geneva, WHO Report Series no. 387, 1968.

WIESEKE, N. M. Encuesta medica de dos aldeas machiguences. *Bol. Oficina Sanitaria Panamericana*, 6, 1968, p. 485–504.

ZAHRA, A. Paragonimiasis in the southern Cameroons: a preliminary report. *West African Medical Journal*, 1, 1952, p. 75–82.

18 Adaptation humaine et condition physique

Introduction

Stature

Croissance et santé

Dépense d'énergie et capacité de travail

Thermotolérance

Tension artérielle et maladies cardio-vasculaires

Conclusion

Les recherches nécessaires et les priorités

Bibliographie

Introduction

Le mode principal d'exploitation par l'homme des forêts tropicales a été, jusqu'à une époque récente, l'agriculture itinérante ; cela conditionne les caractères démographiques des populations forestières (voir chapitre 15), car de petits groupes humains ont besoin de grandes surfaces. La densité humaine varie généralement de 4 à 15 hab/km² (Boyden, 1972), mais dans la vallée du Bandama, en Côte-d'Ivoire, elle dépasse 60 hab/km². L'accroissement démographique incite les hommes à quitter la forêt et à migrer vers les terres cultivées et les villes (voir chapitre 19, 1re partie). On trouve aussi des chasseurs-cueilleurs, comme les pygmées du Zaïre, ainsi que beaucoup de populations qui pratiquent à la fois l'agriculture itinérante, la chasse et la pêche. La faible importance des communautés humaines et leur isolement signifient qu'on a affaire à de petites unités de reproduction présentant une dérive génétique et une grande diversité génétique. L'accroissement démographique aboutit à la fission des établissements humains, tandis que le principe de fusion peut augmenter encore la diversité génétique (voir chapitre 17).

Plusieurs études concernant l'Afrique ont été présentées au cours d'une conférence tenue au Malawi en 1971 et leurs résultats ont été publiés dans le cadre de Programme biologique international (Vorster, 1972).

Stature

Hiernaux, Rudan et Brambati (1975) ont examiné le poids et la taille de 25 groupes humains des pluviisylves d'Afrique centrale, et les ont comparés à ceux de 44 groupes vivant en milieu savanal. Ils en concluent que « la petite stature des habitants des pluviisylves est essentiellement d'origine génétique : elle résulte probablement d'une sélection exercée par les contraintes thermiques, dans un biome chaud et humide où la transpiration ne joue qu'un rôle limité dans les processus de thermolyse. La diminution relative de la stature chez un adulte dépend, en grande partie, du nombre de générations passées dans la forêt ».

Les valeurs des poids et des tailles des hommes appartenant à ces 25 groupes sont consignées dans le tableau 1.

Une corrélation négative hautement significative existe entre la stature et la pluviosité ($r = -0{,}36$); en revanche,

TABLEAU 1. Stature et poids moyens des individus mâles appartenant à différents groupes humains vivant dans des pluviisylves (Hiernaux, Rudan et Brambati, 1975)

Groupe humain	Latitude et longitude	Stature (cm)	Poids (kg)
Anang (Ibibio)	5 N 7 E	161,0	52,6
Yambasa	5 N 10 E	169,5	62,5
Mangisa	5 N 11 E	165,5	56,0
Tanga	4 N 9 E	168,1	59,3
Ewondo	4 N 11 E	169,4	59,5
Jem	4 N 13 E	162,9	56,6
Zimu	4 N 13 E	163,4	57,7
Binga (Cameroun)	4 N 14 E	153,4	49,5
Mbimu	4 N 15 E	164,2	56,2
Binga (Lobaye)	4 N 15 E	152,3	46,4
Fang	3 N 12 E	166,4	61,7
Bira (forêt)	2 N 28 E	158,0	52,5
Mbuti	2 N 28 E	144,0	39,8
Binga (Mekambo)	1 N 13 E	157,9	50,1
Humu	1 N 29 E	157,8	49,6
Myuba	1 N 29 E	158,1	50,9
Nyanga	0 S 27 E	160,2	51,6
Oto Ekonda	1 S 19 E	166,2	54,4
Twa Ekonda	1 S 19 E	157,5	46,8
Tembo	1 S 28 E	159,0	49,9
Lega	2 S 27 E	162,2	57,2
Yans	3 S 17 E	162,6	49,7
Fubiru	3 S 29 E	159,1	47,8
Mbala	5 S 18 E	160,5	47,7
Mbun	5 S 19 E	164,5	49,9

ce n'est pas le cas pour le poids; mais si la stature est constante, le logarithme du poids présente une corrélation partielle, mais très significative ($r = +0{,}40$) avec la pluviosité. Hiernaux *et al.* (1975) en concluent alors que la petite stature des populations des pluviisylves ne peut être attribuée à un mauvais état nutritionnel. Ce point de vue est soutenu par le fait que, si l'on maintient constant le logarithme du poids, la corrélation entre stature et pluviosité devient plus étroite, le coefficient r passant à $-0{,}48$. Les Pygmées mbuti qui, avec une taille moyenne de 144 cm, sont les hommes les plus petits du monde, ont un poids moyen bien supérieur par rapport à leur stature. D'après Turnbull (1961), ils ne présentent aucun signe de carence protidique et ne semblent pas subir de famine.

Les valeurs de Hiernaux peuvent être comparées à celles se rapportant à l'Afrique australe (Tobias, 1972). La taille moyenne déterminée chez 90 individus de langue bantoue était de 167,1 cm, soit sensiblement plus grande que chez les habitants des forêts. Les Boschimans, qui sont des chasseurs-cueilleurs d'écosystèmes pâturés arides, avaient une taille moyenne de 159,4 cm, calculée sur un ensemble de 292 hommes (Tobias, 1962), les femmes ayant environ 8 cm de moins; 23 Boschimans, ayant une taille moyenne identique à celle donnée par Tobias, avaient un poids moyen de 47,7 kg (Wyndham, 1972). Ces valeurs sont semblables à celles des habitants des forêts (à l'exception des vrais Pygmées), mais le poids des Boschimans est inférieur. Tobias a montré qu'il y avait depuis longtemps une tendance à l'augmentation significative de la taille des Boschimans, ainsi qu'un dimorphisme sexuel plus marqué, et il estime que ces résultats traduisent une amélioration de leur état nutritionnel (voir chapitre 16).

Austin (1974) a étudié les Twa, qui ont des caractères pygmoïdes et les Ntomba ou Hutus, population bantoue vivant dans la même région de pluviisylves, près du lac Tunba au Zaïre. Leurs mensurations sont les suivantes :

	Ntomba		Twa	
	Hommes	Femmes	Hommes	Femmes
Taille (cm)	168,50	155,70	159,50	153,10
Poids (kg)	58,20	48,00	47,50	44,10
Surface corporelle (m^2)	1,66	1,44	1,46	1,38
Pli cutané (somme de 6 mesures, mm)	30,40	40,20	27,80	34,50

Les différences entre les hommes, sauf pour le pli cutané, sont significatives, mais les femmes des deux groupes n'ont pas des mensurations très différentes.

Croissance et santé

Une vaste enquête sur la croissance, à l'échelle mondiale, a été préparée par Tanner et Eveleth (1976), à partir des résultats de la Section d'adaptation humaine du Programme biologique international. Ces résultats comprennent toutes les valeurs relevées pour les populations africaines. Herniaux (1972) a comparé les courbes de croissance des Tutsi et des Hutu, habitant les pluviisylves du Rwanda, à celles de populations voisines non forestières. La taille à la naissance n'était pas très différente, mais la croissance était plus lente chez les jeunes Hutu, dès les premières années, et le phénomène devenait évident vers l'âge de 7 ans :

Taille par groupe (en cm)	Age (années)					
	7	9	11	13	15	Adulte
Tutsi (Rwanda)	116,9	126,3	137,7	145,9	152,7	176,5
Hutu (Rwanda)	115,9	121,4	131,0	139,5	146,3	167,1
Zaïre	121,9	131,2	141,8	151,8	165,5	—

Hiernaux *et al.* (1975) ont attiré l'attention sur la stature des adultes habitant les forêts, qui est plus massive que celle des populations des milieux savanaux. Chez les pasteurs nomades, la masse adipeuse corporelle n'est pas importante; par exemple, chez les Turkana et les Dorobo, elle représente environ 8 % de la masse corporelle à 10 ans, 15 % à 40 ans et 11 % à 55 ans. Elle est également peu élevée chez les femmes; les filles âgées de 10 ans ont la même adiposité que les garçons; à l'âge de 20 ans, elle est égale à 18 % de la masse corporelle et elle se maintient à cette valeur chez les femmes âgées de 55 ans et plus (Prampero et Ceretelli, 1969).

Les chasseurs-cueilleurs Hadza de Tanzanie ont été étudiés par Barnicot *et al.* (1972). Hommes et femmes étaient

sveltes, avec une adiposité faible; la moyenne des tailles et des poids était respectivement de 161,3 cm et de 55,8 kg pour les hommes, de 142 cm et 46,2 kg pour les femmes.

Dépense d'énergie et capacité de travail

Pour ceux qui pratiquent l'agriculture itinérante, c'est le faible rendement des récoltes qui conduit les groupes humains à se déplacer, entraînant des variations considérables dans l'alimentation d'une année à l'autre et même d'une saison à l'autre. Fox (1953) a étudié la dépense d'énergie et la ration alimentaire dans un village de Gambie pendant 15 mois; les villageois, bien que ne pratiquant pas l'agriculture itinérante, avaient un mode de vie dans l'année transposable aux essarteurs. Après les récoltes, leur poids augmentait, la nourriture étant abondante et les travaux ardus peu nombreux; à mesure que les réserves alimentaires étaient consommées, leur poids se stabilisait, puis diminuait lorsqu'il fallait préparer les terres pour les nouvelles cultures; durant la période allant jusqu'à la récolte, les réserves alimentaires s'épuisaient progressivement et le niveau d'activité restait élevé. Fox a calculé qu'au total, sur l'ensemble de l'année, les villageois se maintenaient en équilibre, bien qu'à aucun moment de l'année leur bilan énergétique ne fût équilibré. Cependant, certaines années, quand la ration alimentaire devenait nettement insuffisante et en l'absence de réserves, on pouvait enregistrer des décès par famine. Faute d'études détaillées sur la nutrition des essarteurs, on peut admettre provisoirement que le régime pourrait, dans les cas favorables, satisfaire les besoins en énergie, en protéines (y compris en protéines animales) et en vitamines, mais sa teneur en éléments minéraux peut varier considérablement. D'éventuelles catastrophes naturelles pourraient avoir comme conséquence des rendements très faibles, avec des risques de famine.

Fox (1953) a effectué plusieurs mesures de consommation d'oxygène au cours de l'accomplissement de travaux divers (tableau 2).

Tableau 2. Consommation d'oxygène par des villageois de Gambie accomplissant divers travaux (Fox, 1953)

Type de travail	Dépense d'énergie au-dessus du niveau de base (kcal/h)	Consommation d'oxygène (l/mn)
Hommes		
Défrichement	360	1,45
Billonnage	509	1,93
Plantation	154	0,76
Désherbage	248	1,05
Sarclage	295	1,15
Femmes		
Pilage du riz	247	1,00

Ces résultats montrent que nombre de ces tâches dépassent probablement les 50 % de la capacité de travail physique des paysans. Ceux-ci peuvent travailler uniquement s'ils consomment plus de 1 litre d'O_2/mn durant des laps de temps limités et dans des conditions relatives de fraîcheur, c'est-à-dire tôt le matin ou tard le soir. Comme l'ont montré Pirnay *et al.* (1969), la chaleur et l'humidité limitent la capacité de travail physique, ce qui a été confirmé à maintes reprises par des expériences faites en chambre climatisée. Cette limitation est due essentiellement à l'augmentation de la température corporelle.

Il n'a pas été possible à Fox de mesurer la consommation maximale d'oxygène; cependant, à partir des valeurs de poids, on peut supposer que nombre de paysans étaient, au maximum de leur dépense d'énergie, proches de l'épuisement. Il attribue cette incontestable fatigue à une insuffisance de la ration alimentaire associée à un déficit énergétique et à une perte de poids. Un déséquilibre provisoire, même grave, ne devrait cependant pas affecter la capacité maximale de travail.

Des déséquilibres saisonniers analogues doivent être fréquents chez les habitants des forêts.

Ghesquiere (1972) a obtenu les valeurs suivantes de consommation maximale d'oxygène chez les Hutu et les Twa du Zaïre :

	Nombre d'individus examinés	Taille (cm)	Poids (kg)	Capacité pulmonaire (l)	Consommation d'oxygène (ml/mn/kg)
Hutu	27	169,0 ± 0,50	56,0 ± 0,70	3,82 ± 0,02	42,7 ± 0,54
Twa	23	160,0 ± 0,98	51,2 ± 0,80	3,17 ± 0,08	47,5 ± 0,80

Ces différences sont significatives et montrent que les Twa, en tant que groupe, sont mieux adaptés que les Hutu.

D'autres mesures de la capacité de travail concernent un groupe de sept paysans qui cultivaient des terres prises sur la forêt près de Lagos (Ojikutu, Fox, Davies et Davies, 1972). Leur consommation maximale d'oxygène était en moyenne de 48,5 ml/mn/kg de poids corporel, et de 61,2 ml/mn/kg de poids de chair.

Les activités courantes des Twa et des Ntomba du Zaïre ont été décrites par Austin (1974). Les femmes sont responsables des cultures, elles plantent, récoltent et sarclent; elles coupent aussi du bois de chauffage et le transportent au village; elles préparent les plantes récoltées pour la cuisson et la consommation domestique. Les hommes défrichent et brûlent les parcelles forestières pour en faire

des champs, ils pratiquent la chasse et la pêche, construisent et entretiennent les maisons. La journée commence entre 5 et 6 heures du matin; après un petit déjeuner léger, hommes et femmes se rendent aux champs où ils arrivent vers 7 heures, après avoir marché dix à trente minutes; les femmes quittent les champs après 11 heures et elles sont toutes parties vers 14 heures. Après avoir fait la cuisine et mangé, les femmes se reposent environ deux heures, puis préparent le repas du soir qui est pris vers 19 heures. Les hommes travaillent trois ou quatre heures le matin, débroussaillant et brûlant le sous-bois pour faire de nouveaux champs, et cela pendant trois jours par semaine; ils chassent avec une périodicité très variable selon les individus : certains jamais, d'autres jusqu'à six jours par semaine. La chasse à l'arc n'est pas très fatigante, elle consiste surtout à traquer les bêtes à l'affût. On constate peu de différence entre les deux groupes quant à leurs activités. Les Ntomba considèrent les Twa comme des serfs et attendent de leur part des prestations de service.

Les résultats de Ghesquiere (1972) et de Ojikutu *et al.* (1972) peuvent être comparés à ceux de Wyndham *et al.* (1966) qui concernent plusieurs populations bantoues et un petit nombre de Boschimans. Les Bantous et les Boschimans, bien que n'habitant pas la forêt, ont vécu, comme leurs ancêtres, dans le même milieu géographique et climatique, et se prêtent donc à des comparaisons utiles. Chez les différents groupes de Bantous, la consommation maximale d'oxygène était comprise entre 41,0 et 44,4 ml/mn/kg de poids, tandis que pour les trois Boschimans qu'ils avaient réussi à examiner, cette consommation était en moyenne de 47,1 ml/mn/kg de poids. Tous ces groupes humains ne sont donc pas très différents les uns des autres; il semble néanmoins que les habitants des régions forestières comme les Twa et les paysans nigérians ainsi que les trois Boschimans soient les mieux adaptés à leur milieu.

Prampero et Ceretelli (1969) ont mesuré la consommation maximale d'oxygène chez les Turkana, les Dorobo et les Masai, qui sont des pasteurs et qui ont une ration carnée et lactée importante. Les valeurs obtenues étaient analogues pour les trois groupes et ne diminuaient pas avec l'âge : ainsi, par exemple, chez les garçons âgés de 10 ans, la consommation maximale d'oxygène était de 50 ml/mn/kg et, chez les hommes de 55 ans et plus, elle était en moyenne de 45 ml/mn/kg.

Thermotolérance

Plusieurs études ont été consacrées aux réactions physiologiques des populations africaines aux températures élevées, notamment par Ladell à Oshodi au Nigéria et par Wyndham *et al.* à Johannesbourg; mais aucun des sujets examinés n'habitait la forêt. Ojikutu *et al.* (1972) ont étudié les réactions à la chaleur à l'aide du lit portatif climatisé, conçu par Fox et utilisé dans le cadre du Programme biologique international (PBI). Le test consiste à élever la température du sujet jusqu'à 38 °C et à la maintenir constante pendant trente à quarante minutes; parallèlement on mesure le volume total de sueur; il n'y a pas d'exercice physique et le test est de courte durée (l'une des difficultés de ce protocole est l'impossibilité pour plusieurs sujets non avertis d'effectuer la totalité du test).

Parmi les sujets nigérians, il y avait des étudiants et des étudiantes, des ouvriers de l'industrie et des ruraux d'un village forestier près de Lagos. Chez les villageois l'intensité de la transpiration était inférieure à celle des Européens non acclimatés; chez ceux travaillant dans l'industrie lourde, elle était deux fois plus élevée que celle des villageois. Si l'on compare ces résultats aux mesures de la consommation d'oxygène en période active, on pourrait conclure que la transition d'un mode de vie rural à un mode de vie urbain sédentaire ou encore à un travail dans l'industrie, peu contraignant, s'accompagne de quelques troubles physiologiques, d'une augmentation de poids à la suite de l'accumulation des graisses et d'une diminution de la capacité respiratoire maximale.

Wyndham (1972) a montré que les Boschimans avaient des intensités de transpiration plus élevées que celles des Bantous, dans les mêmes conditions climatiques normalisées; mais il semble qu'en général les Africains, à moins d'être particulièrement adaptés aux températures très élevées, ont des intensités de transpiration faibles. Les résultats obtenus chez les Boschimans et chez les villageois nigérians n'étaient pas directement comparables entre eux, les techniques employées étant différentes; mais on pouvait montrer par le calcul indirect qu'ils étaient très voisins.

Knip (1975) cite les résultats d'Ojikutu qui a procédé au dénombrement des glandes sudoripares chez 108 soldats nigérians; on ne sait pas si ces derniers étaient originaires ou non de la forêt. Ils avaient en moyenne 176 glandes sudoripares fonctionnelles par centimètre carré, soit bien plus que chez les Noirs du Suriname. La thermotolérance peut dépendre du rapport surface/poids du corps. Hiernaux *et al.* (1975) ont fait remarquer que les Pygmées des pluviisylves du Zaïre étaient, à cet égard, bien adaptés au climat chaud et humide et que pour les habitants des forêts il existait une corrélation étroite entre le climat et la stature. Par ailleurs, Austin et Ghesquiere (1976) mettent en doute les avantages attribués aux Pygmées par rapport aux hommes de taille supérieure, car ceux qui ont une masse corporelle plus faible emmagasinent moins de chaleur.

Austin (1974) a mesuré la température corporelle et le rythme cardiaque au cours de divers types d'activités chez des hommes et des femmes : les différences entre les deux groupes étaient minimes. Aux champs, les femmes avaient une température rectale comprise entre 37,4 et 38,5 °C, et un rythme cardiaque de 104 à 132 pulsations/mn; chez les hommes, les températures et le rythme cardiaque étaient respectivement de 37,5-38,7 °C et de 96-160 pulsations/mn. Hommes et femmes étaient donc soumis à une contrainte thermique modérée. Un test de thermotolérance fut réalisé sur 10 individus de chacun des groupes : ils devaient marcher à la vitesse de 5 km/h pendant cent minutes, sur une route plate sans ombre, neuf jours de suite et en commençant à 11 heures. Les sept premiers jours la température était de 31-33 °C (thermomètre sec) et l'humidité relative de 70 à 80 %; la température mesurée grâce au « globe

thermometer » était comprise entre 41 et 45 °C. Le temps fut plus frais durant les deux derniers jours. Austin conclut qu'il n'y avait pas de différence significative entre les deux groupes en ce qui concerne le rythme cardiaque (bien qu'on ait enregistré une légère diminution de ce dernier durant les sept jours), la température rectale, l'intensité de la transpiration et le nombre de glandes sudoripares.

Tension artérielle et maladies cardio-vasculaires

Huizinga (1972) a établi une liste de groupes ethniques ne présentant pas d'augmentation de la tension artérielle en fonction de l'âge chez l'un ou l'autre des deux sexes; parmi ceux-ci sont inclus les Pygmées ituri des pluviisylves du Zaïre, les Boschimans et les Hadza. Abraham *et al.* (1960) ont effectué des mesures de tension artérielle dans une communauté rurale située dans une région partiellement boisée au sud-ouest du Nigéria et ils constatèrent qu'il n'y avait pas d'accroissement de la tension avec l'âge.

Conclusion

En Afrique, existent des lacunes dans l'étude des populations vivant dans les forêts, mais nombre de recherches ont été effectuées sur d'autres populations rurales et urbaines et bien souvent sur des groupes humains qui sont probablement génétiquement assez proches des populations forestières ; quand celles-ci ont fait l'objet de mesures, on peut alors faire des comparaisons intéressantes avec les populations rurales et urbaines.

Les habitants des forêts sont des gens de petite taille (y compris les pygmées, les plus petits hommes du monde) qui souffrent peu ou pas du tout de malnutrition, mais qui présentent une forte incidence des maladies infectieuses, surtout du paludisme et présentent de ce fait une mortalité périnatale et infantile élevée (voir chapitre 17). Ils ont une capacité de travail moyenne et ils doivent probablement accomplir des tâches ardues et épuisantes. Ils n'ont pas de maladies cardio-vasculaires et probablement pas de maladies chroniques dégénératives.

Les recherches nécessaires et les priorités

Il est nécessaire d'effectuer des études plus nombreuses sur les habitants des forêts tropicales, en particulier sur la capacité de travail physique et la thermotolérance, sur les activités habituelles, en faisant des mesures précises des conditions climatiques.

Un autre problème qui mérite d'être étudié de manière approfondie est celui des conséquences de l'émigration. Ceux qui quittent la forêt sont de plus en plus nombreux et l'on sait peu de choses sur leur adaptation aux nouvelles conditions de vie. Outre l'intérêt des études à faire pour améliorer leur mode de vie, les recherches à long terme permettraient d'appréhender les effets du changement de milieu sur l'appareil cardio-vasculaire. Leur régime alimentaire est également susceptible de changer et il est nécessaire de relier ces changements aux modifications de la dentition ou à l'incidence de certaines maladies comme le diabète.

Ces études sont urgentes car le genre de vie des populations des régions forestières est menacé. Les informations recueillies permettraient peut-être de comprendre l'absence de maladies cardio-vasculaires au sein de ces groupes humains ; le fait de s'abstenir d'accomplir des exercices physiques favorise le développement d'affections coronariennes ; les agriculteurs itinérants et les chasseurs-cueilleurs dépensent à certaines périodes de grandes quantités d'énergie, tandis que le citadin accomplit rarement des tâches aussi ardues. Boyden (1972) pense que l'évolution humaine est passée par le stade de la chasse et de la cueillette et que l'augmentation de la tension artérielle et la défaillance cardio-vasculaire sont les conséquences du genre de vie urbain actuel, si différent de celui des chasseurs-cueilleurs. Les arguments en faveur d'une telle hypothèse ne permettent pas encore de trancher, mais des études plus poussées sur les habitants des forêts tropicales pourraient éclairer d'un jour nouveau un tel problème.

Bibliographie

ABRAHAM, D. G.; ALELE, C. A.; BARNARD, B. G. The systemic blood pressure in a rural West African community. *West African Medical Journal*, 9, 1960, p. 45–58.

ALLAN, W. *The African husbandman*. 2nd edition. Edinburgh, Oliver and Boyd, 1967, 505 p.

AUSTIN, D. *Heat stress and heat tolerance in two African populations*. Dept. of Anthropology, Pennsylvania State University, Ph. D. thesis, 1974, 130 p.

BARNICOT, N. A.; BENNETT, F. J.; WOODBURN, J. C.; PILKINGTON, T. R. E.; ANTONIS, A. Blood pressure and serum cholesterol in the Hadza of Tanzania. *Human Biology*, 44, 1972, p. 87–116.

BOYDEN, S. Biological determinants of optimum health. In: Vorster, D. J. M. (ed.). *Human biology of environmental change*, p. 3–11. London, Taylor and Francis, 1972, 205 p.

EVELETH, P. B.; TANNER, J. M. *World wide variation in human growth*. Cambridge University Press, 1976, 498 p.

FOX, R. H. *A study of the energy expenditure of Africans engaged in various rural activities, with special reference to some environmental and physiological factors which may influence efficiency of their work*. University of London, Ph. D. thesis, 1953, 88 p.

GHESQUIERE, J. L. A. Physical development and working capacity of Congolese. In: Vorster, D. J. M. (ed.). *Human biology of environmental change*, p. 117-120. London, Taylor and Francis, 1972, 205 p.

HIERNAUX, J. La croissance des écoliers rwandais. *Mémoires Académie Royale Sciences d'Outre-mer, Classe Sci. Nat. Méd.*, 16, 1965, p. 1–204.

——. A comparison of growth and physique in rural, urban and industrial groups of similar ethnic origin: a few case studies from the Congo and Chad. In: Vorster, D. J. M. (ed.). *Human biology of environmental change*, p. 93–95. London, Taylor and Francis, 1972, 205 p.

——. *The people of Africa*. London, Weidenfeld and Nicolson, 1974, 217 p.

——; RUDAN, P.; BRAMBATI, A. Climate and the weight/height relationship in sub-Saharan Africa. *Annals of Human Biology*, 2, 1975, p. 3–12.

HUIZINGA, J. Casual BP in populations. In: Vorster, D. J. M. (ed.). *Human biology of environmental change*, p. 164–169. London, Taylor and Francis, 1972, 205 p.

OJIKUTU, R. O.; FOX, R. H.; DAVIES, C. T. M.; DAVIES, T. W. Heat and exercise tolerance of rural and urban groups in Nigeria. In: Vorster, D. J. M. (ed.). *Human biology of environmental change*, p. 132–144. London, Taylor and Francis, 1972, 205 p.

PIRNAY, F.; PETIT, J. M.; DEROANNE, R. Consommation maximum d'oxygène et température corporelle. *Journal de Physiologie* (Paris), Suppl. 2, 1969, p. 376.

PRAMPERO, P. E. di; CERETELLI, P. Maximum muscular power (aerobic and anaerobic) in African natives. *Ergonomics*, 12, 1969, p. 51–59.

TOBIAS, P. V. On the increasing stature of the Bushmen. *Anthropos*, 57, 1962, p. 801–810.

TOBIAS, P. V. The peoples of Africa south of the Sahara. In: Baker, P.; Weiner, J. S. (eds.). *The biology of human adaptability*, p. 111–200. Oxford, Clarendon Press, 1966, 541 p.

——. Growth and physique. In: Vorster, D. J. M. (ed.). *Human biology of environmental change*, p. 96–104. London, Taylor and Francis, 1972, 205 p.

TURNBULL, C. M. *The forest people: a study of the pygmies of the Congo*. New York, Simon and Schuster, 1961.

VORSTER, D. J. M. (ed.). *Human biology of environmental change*. London, Taylor and Francis, 1972, 205 p.

WEINER, J. S. Tropical ecology and population structure. In: Harrison, G. A.; Boyce, A. J. (eds.). *Biological and social structure of human populations*, p. 393–410. Oxford, Clarendon Press, 1972, 447 p.

——; WILLSON, J. O. C.; EL-NEIL, H.; WHEELER, E. F. The effect of work level and dietary intake on sweat nitrogen losses in a hot climate. *British Journal of Nutrition*, 27, 1972, p. 543–552.

WYNDHAM, C. H. Heat tolerance and work capacity of South African groups. In: Vorster, D. J. M. (ed.). *Human biology of environmental change*, p. 145–153. London, Taylor and Francis, 1972, 205 p.

——; STRYDOM, B. N.; MORRISON, J. F.; WILLIAMS, C. G.; BREDELL, G. A.; HEYNS, H. The capacity for endurance effort of Bantu males from different tribes. *The South African Journal of Science*, 62, 1966, p. 259–263.

19

Populations, civilisations et sociétés humaines

Première partie : Les densités de population

Introduction

Distribution insulaire des fortes densités
- Inégalités de répartition des densités
- Milieux favorables et défavorables
- Milieux attractifs et milieux répulsifs
- Écosystèmes et capitalisation démographique
- Écosystèmes et dynamique spatiale du peuplement
- Écosystèmes et encadrement social
- Seuils et processus cumulatifs
- Conclusions

Problèmes de saturation
- Stades techniques de l'intensification agricole
- Formules spécifiques d'intensification
- Niveaux d'intensification agricole
- Rôles de l'innovation technique et de l'expansion démographique
- Atteintes à l'écosystème naturel et surpeuplement

Tendances actuelles
- Accroissement démographique
- Développement des cultures commerciales
- Intensification et occupation des terres neuves
- Déplacements de population
- Nouvelles formes d'exploitation
- Conclusion

Les recherches nécessaires et les priorités

Bibliographie

Introduction

Dans les relations entre sociétés humaines et écosystèmes forestiers tropicaux, le poids des hommes, leur charge numérique sur l'espace, constitue une donnée de première importance. Le nombre des habitants vivant à l'intérieur d'une étendue donnée mesure assez bien l'action de la société sur le milieu. La relation est d'autant plus précise, dans la zone tropicale humide, que l'on a affaire le plus souvent à des systèmes de modeste productivité. Les techniques manuelles largement prédominantes, au mieux le faible appoint d'une force animale de rendement médiocre, font que le prélèvement par individu sur le produit naturel varie de un à deux ou trois pour une même quantité de travail dépensé. Cela va de pair avec des économies rurales qui ont fonctionné très longtemps, et encore aujourd'hui, en circuit presque fermé. Une large part de la production sert à nourrir les producteurs, ou plus largement la société productrice (ou des sociétés cohabitantes), dans un cadre d'échanges d'une dimension au plus régionale. Il est donc possible, à partir des nombres de population, de retrouver et de localiser dans l'espace la gradation qui va des écosystèmes forestiers naturels à ceux qui ont été radicalement transformés. Sauf exceptions, les faibles charges démographiques témoignent d'un simple prélèvement ; des valeurs plus fortes sont liées aux sociétés d'essarteurs qui manipulent les écosystèmes et réorientent à leur profit la transformation d'énergie dont la forêt est le siège. Des valeurs encore plus élevées signifient une restructuration totale des systèmes naturels.

Le rapport entre une surface, généralement comptée en kilomètres carrés (en hectares dans le cas d'une surface bâtie de type urbain), et la population qui vit sur cette surface (et en vit, dans le cas des sociétés de ramasseurs et d'agriculteurs), constitue la *densité*. Exprimées en habitants au kilomètre carré, les densités de population offrent l'avantage inestimable de pouvoir faire des comparaisons quantitatives entre espaces ou écosystèmes. De nombreuses recherches, en général par des géographes, ont conduit à formuler un certain nombre de définitions, de précautions et de règles. La densité générale prend en compte la totalité d'une population, citadins compris. La densité rurale exclut du calcul les habitants des villes, au-dessus d'un seuil définissant le caractère urbain d'une agglomération, seuil variable avec les situations géographiques et les auteurs. La densité agricole mesure le rapport de la population rurale à la surface effectivement cultivée pendant une année

donnée. L'existence fréquente de terres non cultivées, entrant néanmoins dans l'espace utile d'un groupe humain (à titre de jachères, terres soumises à des activités annexes par rapport à l'activité proprement agricole), rend cette dernière notion délicate à manipuler.

La densité de la population est l'objet d'une cartographie systématique. Aux petites échelles, il n'existe probablement pas d'atlas national, international ou mondial sans une carte de la densité de population. Les cartes par province du Zaïre (Gourou, 1960 ; de Smet, 1962, 1966, 1971), les feuilles incluses dans les atlas régionaux du Cameroun (Barral et Franqueville, 1969 ; Champaud, 1973 ; Franqueville, 1973) en sont des exemples remarquables. Les cartes de densité de la population ont pour fonction de mettre en évidence l'inégale distribution des habitants dans l'espace pris en compte. D'autres cartes aboutissent au même résultat par un procédé différent. Les habitants sont localisés à l'endroit où ils vivent directement sous la forme de points ou autres signes conventionnels dont chacun signifie la présence d'un nombre déterminé d'habitants : 100 ou 1 000, par exemple. Ces cartes dites de localisation de la population expriment également, sous une forme immédiatement perceptible à l'œil, les variations du nombre des hommes. Elles sont complémentaires des précédentes et souvent associées à elles dans une même publication. Les unes permettent de compter les habitants, en totalisant les points à l'intérieur d'une surface quelconque. Les autres facilitent les comparaisons dans l'espace sur la base des densités fournies.

La densité de la population constitue un élément capital, le plus simple et le plus synthétique à la fois, parmi ceux qui permettent d'appréhender la nature des relations entre un espace et un ensemble d'hommes solidaires dans l'utilisation de cet espace. La densité de population constitue à chaque instant un fait contraignant pour le fonctionnement et l'évolution du système de production, et plus largement du système social du ou des groupes humains considérés.

Cela ne signifie en aucune façon que l'analyse puisse être conduite de la même façon pour les sociétés humaines que pour les communautés animales et végétales. Au regard de l'espace et du milieu naturel, plusieurs traits singularisent fortement le comportement des hommes. Les hommes se sont montrés capables d'atteindre n'importe quel espace, même isolé par des obstacles de différente nature. L'aptitude de l'espèce humaine à se multiplier, là où les conditions le permettent, n'est pas limitée de façon absolue par la concurrence d'autres espèces. Enfin, aucune régulation d'ordre psycho-organique comme cela a été observé pour diverses populations animales (Stott, *in* Vayda, 1969) ne vient bloquer l'accroissement des effectifs sur une surface donnée, au-dessus d'un certain degré d'entassement.

Une analyse écologique centrée sur les densités de population aura à prendre en compte, à côté des milieux écologiques où l'homme s'est inséré et qui réagissent à sa présence, la spécificité des groupes humains. Celle-ci s'exerce à deux niveaux. L'espèce humaine manifeste une indiscutable autonomie tant vis-à-vis de la nature physique qu'à l'égard d'un certain nombre de contraintes biologiques qui assignent aux autres espèces une place *ne varietur* et des effectifs à ne pas dépasser. Mais en même temps, l'héritage et le particularisme culturels de chaque fraction d'humanité vont de pair avec des comportements spécifiques au sein des écosystèmes. C'est ici qu'on découvre la notion de civilisation, entendue comme une « combinaison de techniques de production et d'encadrement » (Gourou, 1973). Derrière les pratiques sociales et les comportements productifs des hommes d'aujourd'hui, le mot évoque un acquis de longue date, ancré dans les mentalités. C'est à la civilisation entendue de la sorte que renvoie l'attitude particulière de chaque groupe humain vis-à-vis de la nature qui l'environne, et des opportunités qu'elle recèle. Société s'applique davantage à un ensemble bien localisé dans le temps et dans l'espace. Le terme met l'accent sur un système en fonctionnement, articulant des rapports de nature à la fois écologique, sociale et économique. Plusieurs sociétés peuvent exister ou se succéder dans le cadre d'une même civilisation. Entre les deux concepts de civilisation et de société, la distinction qu'on vient d'évoquer est loin d'être unanimement reconnue; les deux termes sont couramment employés dans des sens qui se recouvrent plus ou moins largement. L'important est qu'il n'y a pas en présence des écosystèmes naturels une simple entité biologique (l'espèce humaine) ni une collection d'individus (les ou des hommes), mais d'autres systèmes organisés. Les groupes d'essarteurs, et surtout de ramasseurs, insèrent largement leurs activités dans le cadre des écosystèmes naturels. Pourtant les pratiques ne sont jamais identiques, et par conséquent mécaniquement déterminées. D'une société de cultivateurs à longues jachères à l'autre, des différences significatives s'observent, quant à la nature des plantes cultivées, à l'outillage et aux modalités de la préparation des champs, à l'existence ou à l'absence de successions culturales, à la conduite de la jachère. L'habitat peut être mobile ou fixé, de type fixé, de type villageois ou dispersé, sans que les pratiques agricoles puissent rendre compte de ces différences, ni derrière ces pratiques les particularités locales du milieu. Il existe donc bien une marge d'indépendance vis-à-vis de la nature, qui n'est jamais entièrement contraignante. Cette marge ne fait que s'élargir quand on passe à des groupes de plus haut niveau technique, dont chacun met en œuvre un système de production irréductiblement original. Chaque groupe opère un compromis qui lui est propre entre deux séries de contraintes : celles de l'environnement physique et biologique; celles que lui imposent son propre passé, les habitudes prises et transmises, les mécanismes de reproduction de la société, enfin les relations avec d'autres sociétés.

Tout au long de la chaîne continue qui va de la nature à des faits strictement culturels, l'espace est impliqué. Il impose des contraintes de distance et par conséquent de temps. De sa maîtrise à différentes échelles dépendent à la fois l'utilisation optimale du milieu et l'aptitude d'un groupe à se défendre ou à en dominer d'autres. Les faits inscrits dans l'espace, tels que le partage foncier ou la forme et l'implantation de l'habitat, se situent en position-charnière, à la jonction de l'écologique, au sens étroit, et du social. Les

densités de population elles-mêmes n'ont de sens que par rapport à l'espace. Mieux : elles sont par excellence le relais à travers lequel les sociétés marquent l'espace et le différencient (le « produisent », suivant la terminologie marxiste); dans l'autre sens, les densités répercutent sur les sociétés certaines contraintes inhérentes à l'espace. Leurs inégalités expriment pour une part l'inertie spatiale de la population. Celle-ci s'accumule plus facilement, dans certains lieux, par l'effet d'une capitalisation démographique, qu'elle ne diffuse dans les intervalles. Le paramètre distance est ici fondamentalement en cause.

Distribution insulaire des forêts densités

Inégalités de répartition des densités

Dans la zone tropicale humide, des étendues pratiquement inhabitées côtoient d'autres, dotées de densités pouvant atteindre quelques centaines, voire un millier d'habitants au km², à l'écart de toute concentration urbaine qui fausserait les comparaisons. Le dispositif sur les cartes est celui d'îles plus ou moins fortement peuplées, isolées dans un champ de densités faibles ou insignifiantes. Aux limites des taches peuplées, la diminution de la densité est le plus souvent rapide, voire brutale, ce qui achève de les mettre en relief. Certaines îles sont complètement à l'écart. Beaucoup d'autres se rapprochent en chapelets ou en archipels : à une échelle plus petite, les plages de densité élevée ont alors tendance à se fondre en ensembles plus vastes. En Afrique, Trewartha et Zelinsky (1954) ont souligné combien l'Afrique centrale, du Tchad à la Rhodésie, faisait figure de portion vide du continent, entre les deux fractions mieux peuplées constituées par l'Ouest africain (englobant une partie du Cameroun) et l'Est africain respectivement. A un niveau géographique plus fin, une étude de la densité de population dans l'actuel Zaïre a montré que près des deux tiers des habitants vivaient dans trois régions relativement peuplées couvrant ensemble 30 % du pays (Gourou, 1955). L'aire la mieux peuplée, allongée selon le 5e parallèle sud, se décompose à son tour en un chapelet de trois principaux secteurs denses. Dans le secteur central, celui du Kwilu, peuplé de 16 hab/km², cinq noyaux de densité nettement supérieure à cette moyenne rassemblent plus de 40 % de la population sur moins de 20 % de la surface totale (Nicolaï, 1963).

Ce phénomène de dissociation géographique des densités humaines est partiellement masqué dans le décompte habituel par États et par circonscriptions administratives, tel que le présentent les statistiques officielles. Le découpage institué par les frontières et les limites intérieures coïncide en effet rarement avec le partage naturel de l'espace selon la densité des hommes, et les inégalités de cette dernière ont tendance à se fondre dans le cadre d'unités presque toujours composites du point de vue du peuplement. Ce dispositif caractérise l'ensemble des pays en développement, et l'Europe elle-même a connu jadis une situation comparable (Duby, 1962). Il est évident qu'un phénomène qui déborde aussi largement le domaine tropical humide ne peut être complètement expliqué par les caractères de la nature propres à ce domaine géographique. Une interprétation plus générale doit nécessairement prendre en considération le rôle propre de facteurs démographiques, techniques et sociologiques communs à toute l'humanité.

Il n'est d'ailleurs pas facile de dissocier, au sein de l'écosystème forestier tropical, ce qui revient à la nature, et ce qui tient aux hommes. Le fait naturel fondamental est un climat qui associe un total annuel de pluies de 1 400 à 1 500 mm au minimum, et un nombre de mois pluvieux égal ou supérieur à 8 ou 9 (Lauer, 1952). A la suite de Köppen, la température moyenne de 18 °C pour le mois le plus frais est généralement considérée comme marquant la limite, dans les secteurs côtiers humides, entre climats tropicaux et subtropicaux. Les termes équatorial et subéquatorial sont employés pour désigner la façon dont s'estompent ou au contraire s'accusent les courtes périodes équinoxiales de répit pluviométrique. A ces deux variétés climatiques correspond un climat de forêt dense sempervirente dans le premier cas, de forêt dense semi-caducifoliée dans le second cas. Mais l'association climat tropical pluvieux/forêt dense humide n'est pas constamment réalisée. La dissociation des deux composantes habituellement liées peut résulter d'un phénomène lui-même naturel : certaines conditions édaphiques (sols à engorgement) ou, à plus vaste échelle, une pulsation climatique sèche, assez récente pour que les conséquences ne soient pas encore effacées au niveau du tapis végétal. Les hommes de leur côté, se sont montrés capables, aux limites écologiques de la forêt dense humide, de la faire disparaître ou reculer, ou encore de retarder une reforestation déclenchée par un accroissement de la pluviosité. Au cœur même des massifs forestiers équatoriaux, les fortes densités humaines ont fait disparaître le couvert originel.

Milieux favorables et défavorables

L'analyse des relations entre écosystèmes naturels et densités humaines se fait classiquement en termes de milieux favorables ou défavorables. C'est là une façon trop globale et de surcroît dangereuse d'aborder la réalité géographique. Il s'agira plutôt de répondre à la question suivante : Y a-t-il des milieux intrinsèquement aptes à fournir plus de denrées consommables ou susceptibles d'être vendues que d'autres, et par conséquent à nourrir plus d'hommes ? Intrinsèquement signifie à niveau technique comparable, et moyennant la même somme de travail investie. Cette question en appelle une autre, dans le cas d'une réponse affirmative : Les inégalités de densités, telles qu'elles se manifestent sur une carte, reflètent-elles ou non les différences d'aptitudes entre milieux naturels ?

A l'intérieur de la zone tropicale une division majeure sépare les écosystèmes forestiers humides des écosystèmes de savanes. Le milieu de la forêt dense humide offre, en théorie, des avantages certains. La longue durée de

la période végétative permet de cultiver des plantes, telles que le bananier-plantain ou le manioc, dont le rendement (en calories par unité de surface) aussi bien que la productivité (c'est-à-dire le rapport des quantités produites au temps dépensé) sont particulièrement élevés, en regard de ce que fournissent les céréales cultivées dans les savanes à longue saison sèche. Il est également possible, en milieu forestier, de faire se succéder à deux ou trois reprises des cultures à cycle court, notamment du maïs. Il reste à savoir dans quelle mesure ces possibilités théoriques se concrétisent sur le plan de la densité de population. Un calcul a été fait, pour l'ensemble du monde et chaque continent pris en particulier, dans le cadre des catégories climatiques établies par Köppen (Staszewski, 1961). Les résultats pour l'Afrique sont les suivants : 9,6 hab/km² dans la partie du continent soumise au climat tropical humide ; 7,6 sous le climat des savanes ; 5,5 sous le climat des steppes. Pour l'ensemble du monde tropical, les résultats correspondants sont 18,4 ; 14,4 et 7,9. Ces nombres détruisent l'image du milieu équatorial hostile à l'homme, créée dans l'esprit des gens par les étendues forestières largement inoccupées de l'Amazonie, de la forêt libérienne ou congolaise, ou encore d'une île telle que Bornéo. Ces étendues existent mais elles peuvent être le signe et pas nécessairement la cause des faibles densités humaines. Les grands vides de la carte des densités dans la zone équatoriale sont d'autre part largement compensés par l'existence de secteurs géographiques intensément occupés. Beaucoup de ces secteurs se trouvent au contact immédiat de la forêt dense humide, ou sont enclavés dans cette forêt, ou encore occupent la place d'un massif forestier disparu mais historiquement attesté. Dans l'Ouest africain, par exemple, toute une guirlande de noyaux peuplés jalonnent la lisière septentrionale de la forêt, depuis la Casamance sénégalaise à l'ouest, jusqu'au plateau Bamiléké (Cameroun) à l'est, en passant par le pays Kissi et le Fouta-Djalon (Guinée-Conakry), le pays Yoruba et l'ensemble Ibo-Ibibio (Nigéria oriental). En Afrique orientale, les taches de population dense occupent en gros l'emplacement des massifs forestiers, discontinus, de jadis. C'est la situation des hautes terres du Rwanda et du Burundi, ainsi que du pays Kikuyu (Kenya), où la forêt ne subsiste qu'à l'état résiduel, en altitude.

Dans les secteurs les plus peuplés de l'Afrique tropicale la plus humide (pays Kikuyu, Rwanda central, Sud-Est et Sud-Ouest du Nigéria, plateau Bamiléké), la densité de la population rurale atteint par endroits 300 hab/km². On obtient des grandeurs presque comparables pour certaines portions des hautes terres de Madagascar. Entre ces nombres et la densité moyenne de la zone tropicale humide à vocation forestière, définie selon les critères de Köppen l'écart est énorme. Il dépasse infiniment la modeste différence, notée plus haut, entre les densités moyennes calculées pour les principales subdivisions climatiques de la zone tropicale. Les densités infimes de population dans de larges portions du bassin congolais pourraient s'expliquer par les conditions écologiques si l'on se trouvait en plein désert ou sous un climat polaire. Dans l'écosystème forestier tropical, même les sols les plus pauvres (surtout quand ils sont recouverts par la forêt) et les techniques agricoles les plus gaspilleuses d'espace sont incapables de rendre compte d'un peuplement aussi faible.

D'une façon plus générale, l'écosystème forestier tropical représente, du point de vue de l'aptitude à nourrir un plus ou moins grand nombre d'hommes, un milieu assez homogène. Partout sont réunies par la nature les conditions du fonctionnement normal d'une agriculture fondée sur le brûlis et la longue jachère. A ce niveau technique, des sols plus riches permettent de prolonger la période de culture sans que les rendements s'effondrent. Ils évitent d'avoir à déplacer trop souvent les villages, ou de devoir faire les champs trop loin de l'habitat. Ils garantissent le succès des cultures pérennes. Les cas sont cependant nombreux où le passage d'un potentiel écologique médiocre à un potentiel satisfaisant se traduit, sur la carte, par des densités localement ou régionalement plus fortes. Dans le nord de la République populaire du Congo, par exemple, la création de cacaoyères sous l'égide du gouvernement s'est faite spontanément dans le périmètre des meilleurs faciès édaphiques ; la population s'est en partie redistribuée au bénéfice des villages qui y avaient accès (Guillot, 1973). Là où il y a correspondance entre potentiel et densités, l'ajustement a dû se faire selon un processus de *trials and errors*. On en a eu un exemple, au pied du plateau Bamiléké (ouest du Cameroun), il y a quelques années : des lots de surface égale y ont été distribués à des groupes de pionniers, installés par le gouvernement dans une forêt vide d'habitants ; les sols étaient de valeur inégale, et le partage n'en a pas tenu compte ; au bout de quelques années, certains cultivateurs ont été rémunérés de leurs peines, d'autres avaient travaillé pour rien (Barbier, 1971).

La correspondance ne devient générale et systématique entre qualité de l'écosystème et densité que sous la pression du nombre des habitants. Dès que les surfaces disponibles deviennent rares, on constate un effort systématique pour tirer le meilleur parti des emplacements disponibles. Quand tout est exploité à la limite des possibilités d'un système déterminé de techniques, ce sont obligatoirement les portions d'espace les mieux douées qui portent la plus forte charge démographique. Les inégalités de la densité de population s'accusent alors d'autant plus que, par suite de l'élimination ou de la dégradation de la forêt sous l'emprise des cultures répétées, la valeur propre des sols cesse d'être masquée.

Dans le cas des systèmes agricoles relativement évolués, la jachère naturelle est accompagnée de successions culturales raisonnées, d'une utilisation différenciée par une variété de types de champs, des facettes du milieu local, enfin d'un travail soigneux du sol. La densité de population correspondante ne dépasse pas 30 hab/km² sur les sables pauvres de la région au sud-ouest de Brazzaville (Béguin, 1960), mais elle s'élève aux environs de 60 au Kasaï (sud-ouest du Zaïre) et d'autres observations la situent vers 150-200 dans une région du Nigéria oriental (Morgan, 1955). Le même niveau d'équilibre est atteint, à peu de chose près, sur le plateau de « terre de barre » qui se développe en arrière de la côte togolaise, dans l'Ouest africain. Les régions soumises à la culture permanente prêtent à fortiori aux

mêmes observations. Sur le plateau Bamiléké, les arènes dérivées des granites nourrissent une population qui ne dépasse pas 100 à 150 hab/km²; juste à côté, les densités atteignent le double sur les sols d'origine volcanique. A Madagascar, sur les hautes terres, le fort peuplement betsiléo repose sur une technique intensive : la culture repiquée et irriguée du riz, pratiquée dans un relief accidenté grâce à l'aménagement des versants en terrasses. Des variations significatives de la densité se fondent sur l'abondance ou, au contraire, la rareté des sources captables à un niveau suffisamment élevé pour alimenter en eau de nombreuses terrasses. Cette condition dépend à son tour du substratum géologique. En pays Kikuyu (Kenya), ainsi que sur les hautes terres du Rwanda, le climat équatorial se teinte de sécheresse à mesure que l'on avance vers l'est, et que l'altitude diminue. La densité de la population enregistre fidèlement cette variation, en diminuant elle aussi. Pourtant la portée de ces observations ne doit pas être surestimée. Les écarts les plus prononcés qu'on puisse imputer directement à l'écologie, dans le cadre de l'écosystème forestier tropical, sont de l'ordre de 1 à 5, 1 à 10 au grand maximum, ce qui est peu, au regard d'une gamme de densités qui va de près de zéro à plus de 1 000.

Milieux attractifs et milieux répulsifs

Un milieu peut être attractif pour une variété de raisons. Par exemple, quand il permet à un groupe de cultivateurs d'économiser leur peine en obtenant une production égale pour un effort moindre. Les terres légères et faciles à travailler sont ainsi souvent préférées aux terres lourdes : dans l'ancien Rwanda, par exemple, seules les collines étaient cultivées, à l'exclusion des bas-fonds aux sols nettement plus riches. D'une manière générale, la colonisation des plaines ou deltas rizicoles s'est faite d'amont en aval et du pourtour vers le centre. On le vérifie dans le Sud-Est asiatique comme sur les hautes terres de Madagascar : les franges où le contrôle hydraulique est encore relativement aisé sont le milieu le plus attractif, mais rarement le plus productif en puissance. Un autre facteur intervient : à la limite des plaines et des collines, une société d'agriculteurs peut jouer sur une plus grande variété de milieux et de ressources et mieux répartir dans le temps l'emploi de ses forces de travail. L'effet de frange joue de la même manière au bénéfice de certains niveaux altitudinaux, dans les régions de caractère montagneux accusé, ainsi que des mosaïques forêt-savane. Peu importe en l'occurrence que les ressources mises en présence soient exploitées par une seule et même population, ou deux populations vivant en symbiose à travers un système d'échanges plus ou moins institutionnalisé.

Une dernière raison peut rendre un milieu attractif : la correspondance existant entre ce milieu et les habitudes spécialisées d'une population. La tendance de toute population est de reproduire, au sens physique et pas seulement au sens sociologique, son système de production, et de rechercher les lieux qui lui permettent de le faire. Ainsi, dans le Moyen-Ouest et l'Ouest de Madagascar, les implantations géographiques des originaires des hauts-plateaux sont directement fonction des possibilités offertes par le milieu naturel à la riziculture sous eau qu'ils pratiquent sous une forme évoluée (Le Bourdiec, 1974).

Lorsqu'il s'agit de milieux transformés plus ou moins complètement par l'homme, il est souvent difficile de se représenter l'état où leurs premiers habitants les ont trouvés. Le jugement *actuel* sur leur caractère attractif ou non attractif risque d'être fort subjectif.

Écosystèmes et capitalisation démographique

Dans chaque partie du monde tropical humide, il existe des régions bien douées et/ou attractives, mais qui n'ont qu'une population insignifiante. Mais les facteurs naturels peuvent exercer leur influence d'une autre manière, à travers une causalité qui se manifeste dans le cours du temps. Il faut alors prendre en considération tous les faits capables d'accélérer, de ralentir ou d'empêcher l'accumulation des hommes sur un espace déterminé; voire, dans certains cas, d'en provoquer le dépeuplement.

Un premier type de contrôle est susceptible de s'exercer sur le mouvement naturel d'une population, par l'intermédiaire de la fécondité ou de la mortalité. A cet égard, le rôle des complexes pathogènes (Sorre, 1943) est important. Il s'agit d'affections de nature très diverse mais toujours liées à un milieu déterminé en raison des exigences d'animaux constituant les réservoirs du germe infectant, des insectes vecteurs ou du germe lui-même (voir chapitre 17). Certains complexes pathogènes se trouvent associés à des variétés particulières de l'écosystème forestier. D'autres sont répandus dans de vastes portions de la zone tropicale, ou dans la zone tropicale entière, mais l'importance et la virulence de la maladie peuvent varier considérablement selon les lieux. Contrairement à une opinion longtemps répandue, il n'apparaît pas que l'écosystème forestier tropical soit responsable d'une mortalité plus élevée que dans les écosystèmes de savanes à saison sèche caractérisée. A l'intérieur même du domaine équatorial, à l'échelle des grands ensembles géographiques, les inégalités de la densité de population sont difficiles à expliquer en se fondant sur la nature et la répartition des complexes pathogènes. L'Amérique tropicale a longtemps échappé à de graves affections répandues en Afrique telles que la fièvre jaune, et à certains vecteurs pathogènes particulièrement actifs (*Anopheles gambiae*). Mais cela n'empêche pas la forêt amazonienne d'être nettement moins peuplée que celle du Congo. Quant à l'Asie des moussons, où la densité de population est de l'ordre d'une centaine d'habitants au kilomètre carré en valeur moyenne, contre une dizaine seulement pour chacun des deux autres continents tropicaux, la nature ne lui a consenti, dans le domaine des maladies liées à la chaleur et à l'humidité, aucun avantage particulier. La différence doit nécessairement s'expliquer d'une autre façon.

C'est à l'échelle régionale qu'on peut voir se manifester des contrastes de peuplement liés à l'environnement naturel et aux faits épidémiologiques qui en dépendent. En Afrique, des régions entières ont été dépeuplées, ou empêchées de se peupler, par des épidémies de maladie du sommeil : dans le bassin du Congo, le phénomène s'est manifesté de façon

catastrophique, à partir de l'extrême fin du XIX^e siècle et jusqu'à la mise en application, vers la fin des années 1920, de traitements chimiques sous une forme massive et systématique. Les foyers épidémiques ont eu tendance à se localiser le long des rivières, mais aussi en bordure des pistes suivies par les caravanes de porteurs (exemple de la vallée du Niari, dans le sud du Congo, où la circulation entre la côte et l'intérieur se faisait assez loin du fleuve, dans des savanes tout à fait dégarnies d'arbres).

Une autre explication plus générale réside dans l'auto-protection résultant de la densité même des hommes quand celle-ci dépasse une certaine valeur : le pouvoir infectant des vecteurs, comme on a pu le constater pour l'onchocercose, se dilue dans une masse de population qui n'en ressent que des effets atténués ; la transformation du milieu, à partir d'une certaine densité, peut bouleverser l'écologie des insectes transmetteurs ; dans les forêts claires sèches de l'Afrique orientale, à partir de 40 à 50 hab/km², la continuité du couvert végétal est rompue par les nombreuses clairières de défrichement ; la circulation des glossines n'est plus possible et la mortalité diminue brutalement (Gillmann, 1936). De part et d'autre d'un seuil critique, la densité de la population tend vers des valeurs très basses, ou plus rien au contraire ne s'oppose au libre accroissement du nombre des hommes. Dans les plaines deltaïques d'Indochine, les fortes densités sont corrélatives d'un aménagement généralisé en rizières ; les eaux calmes et ensoleillées où pousse le riz favorisent des anophèles ne véhiculant qu'une forme relativement anodine du paludisme. Dans les cours d'eau ombreux de l'arrière-pays montagneux se reproduisent d'autres anophèles, qui propagent une maladie beaucoup plus sévère. Là encore, les complexes pathogènes liés à un environnement déterminé n'agissent que comme facteur second, subordonné à un certain état du peuplement et à la nature des techniques agricoles. Mais dans d'autres parties de l'Asie du Sud-Est, à Java en particulier, où les anophèles sont différents, les plaines, mêmes converties en rizières, ne jouissent d'aucune immunité.

Écosystèmes et dynamique spatiale du peuplement

Dans le cas de deux espaces peuplés au départ du même nombre d'habitants, si l'un d'eux est soumis à des contraintes plus sévères pesant sur la santé des occupants, la population y croîtra moins vite, ou ne croîtra pas; au terme de la période, la densité de cet espace sera plus faible que celle de l'autre, exempt des facteurs incriminés. Mais le contrôle du milieu naturel sur l'évolution du nombre des habitants peut s'exercer par un processus différent. L'impact se fait sur le déplacement des hommes dans l'espace : la balance des entrées et des sorties, aux limites de l'espace considéré, remplace celle des naissances et des décès.

En face de la mobilité humaine, certains milieux se montrent moins faciles à pénétrer que d'autres. La forêt d'Afrique centrale, par exemple, a pu être traversée d'un bord à l'autre, en un tout petit nombre de générations, par des groupes ne disposant d'aucune technique moderne. L'axe hydrographique Oubangui-Congo était, par son orientation, propre à faciliter la percée. Dans d'autres cas, ce sont pourtant les interfluves qui ont été suivis sur de très longues distances. La pêche dans un cas, la chasse dans l'autre, pratiquées en grand, s'accommodaient du mouvement. Mais seuls les vrais agriculteurs ont un pouvoir peuplant. L'unique contrainte qui pèse sur eux, c'est l'obligation où ils sont, à chaque nouveau déplacement, de rester à proximité des récoltes sur pied, ou des vivres accumulés à l'étape précédente. La nourriture peut être transportée, mais jamais très loin non plus. A part cette limitation d'ordre général la grande forêt de type humide ne présente aucune gêne particulière. Dans le sud du Cameroun et le nord du Gabon actuels, la migration historique des Fang montre quel chemin peut être parcouru dans ces conditions en additionnant les parcours de faible ampleur (Alexandre et Binet, 1958).

La survivance d'immenses massifs forestiers peu ou pas entamés par un peuplement agricole reste à appliquer. Une première réponse met en cause l'échelle des grands espaces boisés de la zone tropicale humide. La forêt équatoriale africaine constitue un milieu remarquablement étendu et monotone ; les phénomènes de contact entre milieux et humanités différentes, si souvent déterminants pour forger l'encadrement social et spatial, dont dépendent à leur tour largement les densités, sont rejetés à la périphérie.

Une autre explication, peut-être plus fondamentale, apparaît lorsqu'il y a passage d'un écosystème à un autre : le changement de milieu tend à freiner ou arrêter les déplacements, ou encore à les dévier latéralement. Objective ou subjective, la valeur propre des milieux en contact compte moins que le sens du mouvement. La notion s'applique particulièrement bien au cas de la forêt dense humide, quand celle-ci est abordée par des populations venant de l'extérieur, c'est-à-dire du monde des savanes. Ainsi s'expliquent, pour une part, les concentrations humaines notées en divers points du contact forêt-savane en Afrique tropicale, ou entamant la marge des grands massifs forestiers. La forêt dense a été abordée, sur ce continent, par des groupes dépourvus de l'outillage qui leur aurait permis de faire des essarts sans dépense de travail excessive. Ces groupes manquaient aussi à l'origine, d'un stock de cultures convenant au nouveau milieu. Bien entendu, les ressources de la forêt ne leur étaient pas non plus connues : or, le simple temps d'apprentissage indispensable impose un certain délai à la pénétration de la forêt. L'absence de Bantous dans la région du Cap, quand les premiers Européens y ont abordé, s'explique peut-être de la même façon. Ce qui rend un milieu répulsif et conduit les groupes en mouvement à stationner, c'est le fait pour ces derniers de devoir changer leurs habitudes et mettre au point un nouveau système de vie.

Il ne faut pourtant pas exagérer l'effet de filtre ou d'arrêt exercé par les limites naturelles à l'encontre des mouvements migratoires peuplants. Forêt dense, marais, reliefs, plateaux isolés par un rebord abrupt prennent facilement un caractère de refuge pour des sociétés menacées dans leur existence. Par ailleurs, dans le monde actuel, l'avantage économique qui s'attache à certains milieux a même complètement annulé, voire renversé, le caractère répulsif qu'ils ont pu avoir précédemment vis-à-vis de gens

qui les abordaient du dehors. Dans l'Ouest africain, par exemple, pour les populations situées au nord des grands blocs forestiers, la forêt est souvent devenue le lieu où employer de la façon la plus rémunératrice leur force de travail, en raison de la réussite économique des cultures de rente : cacaoyer et caféier d'abord, puis palmier à huile, bananier, ananas, hévéa, etc. L'installation définitive, en forêt, de nombreux originaires de la savane, a renforcé très substantiellement le peuplement des régions où ces cultures ont connu la plus large extension (sous la forme de vergers familiaux, comme dans de larges secteurs de la forêt ivoirienne et ghanéenne; ou celle de plantations capitalistes, comme au Cameroun occidental).

Il est donc des cas où la venue des hommes a été empêchée ou filtrée à tel point qu'un peuplement resté trop clairsemé n'a pas offert les conditions d'une société viable. Dans d'autres, l'obstacle a été franchi par un nombre suffisant d'hommes et dans un temps assez bref pour faire naître un foyer démographique. Mais à partir de ce moment, les limites fonctionnent en sens opposé, de l'intérieur vers l'extérieur, en empêchant ou en retardant l'évacuation des excédents de population. C'est l'effet de trappe, particulièrement frappant dans le cas des petites îles, ou même des moyennes, quand, comme à Java, leur peuplement est très ancien. Une même situation de type insulaire produit des effets comparables dans le cas des plateaux isolés ou des bassins intra-montagneux. Un très bel exemple est, à Madagascar, celui de la cuvette d'Andapa, dans le nord de l'île. Elle n'a véritablement commencé à se peupler, par immigration, qu'à partir des années 1920, en liaison avec les hauts cours atteints par la vanille : il a suffi d'un peu plus d'une génération pour passer, de quelques milliers d'habitants, à la population actuelle d'environ 60 000, sur 300 km². Aujourd'hui, tout l'espace ou presque est occupé, les sols et les conditions économiques se dégradent. Sur le pourtour de la cuvette, les planteurs de café et de vanille se trouvent contraints, par le relief, à coloniser des versants de plus en plus élevés, où les conditions écologiques sont de moins en moins satisfaisantes (Portais, 1975).

Écosystèmes et encadrement social

On peut se demander si la mise en place d'un encadrement social, condition nécessaire de tout progrès démographique susceptible de mener à des densités de population élevées, n'est pas gêné par certains types d'environnement. Pour Maquet (1966), « la forêt dense et hostile » isole les villages, et cet isolement « a rendu bien difficile la constitution d'unités politiques comprenant plusieurs villages de culture identique ; la forêt a eu un effet d'émiettement ». On pourrait faire le même raisonnement en partant de certains types de reliefs, fortement disséqués, ou encore à propos des archipels. Dans bien des cas ni les pentes et la rugosité des secteurs montagneux, ni les étendues maritimes à traverser n'ont empêché la formation d'un tissu dense de relations sociales.

Seuils et processus cumulatifs

Plusieurs exemples ont indiqué l'existence de seuils de densité qui sont déterminants pour l'évolution ultérieure du peuplement. Au-dessous du niveau critique de densité, la population augmente lentement mais peut, dans d'autres cas, stagner ou régresser plus ou moins vite. Au-dessus de ce niveau se déclenchent des processus cumulatifs : chaque accroissement crée des conditions de plus en plus favorables à un nouvel accroissement. L'effet de seuil se manifeste d'abord lorsque les agriculteurs font disparaître la forêt et éliminent des facteurs défavorables à l'immigration ou à la progression démographique, ou quand l'aménagement permet de passer d'une agriculture extensive avec densités médiocres à une agriculture intensive à fortes densités. De même, dans le domaine de l'encadrement social et de l'organisation de l'espace, un contrôle politico-social efficace n'est possible qu'à partir d'une certaine densité démographique et d'un degré de fixation de la population; les conditions sont alors réunies pour une accumulation progressive des hommes dans le cadre géographique où fonctionne une organisation relativement solide et stable : la violence est réglementée à l'intérieur, une protection est offerte aux habitants vis-à-vis des entreprises extérieures, la paix favorise la production agricole et les échanges, de grands travaux collectifs deviennent possibles.

Lorsque le seuil est déterminé par le changement des conditions naturelles, le renversement de la situation ne fait sentir ses effets que là où le changement se produit. Lorsque ce sont les conditions socio-politiques qui sont responsables, il en va autrement. L'accumulation dans un espace central s'accompagne souvent d'une diminution de la population sur les marges, ou dans l'intervalle de deux noyaux dont le peuplement se renforce; la population intercalaire ou périphérique est attirée par les espaces politiquement forts où les habitants bénéficient de la sécurité et de meilleurs moyens d'existence. Les anciennes dominations fonctionnant au sein de l'écosystème forestier tropical avaient besoin d'espaces-tampon pour les séparer et leur servir de champ de manœuvre politique et social. Elles y trouvaient en outre les conditions requises pour la pratique d'activités grosses consommatrices de surface : ainsi, le Moyen-Ouest malgache, à peu près désert, était jadis spécialisé dans le pâturage des troupeaux de zébus des souverains merina. Ces divers mécanismes expliquent la répartition insulaire des densités en zone tropicale.

Conclusions

Il semble impossible d'établir une relation simple et constante entre écosystèmes forestiers tropicaux et densité de la population ; un exemple peut aider à le faire comprendre. L'une des taches les plus fortement peuplées de l'Afrique tropicale se localise dans l'Eastern Nigeria, sous la forme d'une bande de près de 200 km de long, et de 40 à 50 de large, courant depuis les environs d'Onitsha au nord-ouest jusqu'à l'estuaire de la Cross River au sud-est (Floyd, 1969). On y compte plus de 350 hab/km² en moyenne, avec un maximum proche de 700. On y trouve des sols médiocre-

ment doués pour la culture, mais très attractifs parce que leur caractère sableux les rend faciles à défricher et à travailler pour des cultivateurs ne disposant que d'un outillage rudimentaire. En outre, ils sont propices au palmier à huile, dont le rôle est très grand dans l'alimentation, l'économie et la pratique sociale ; l'igname, culture préférée, se passe des énormes buttes, fort coûteuses en travail, qu'elle exige au contraire sur les sols argileux des dépressions qui encadrent le plateau à forte concentration humaine. Il ne s'agit pas là d'un avantage intrinsèque, mais d'une supériorité qui se définit par rapport à certaines orientations du système agricole régional ; placés dans les mêmes conditions, des cultivateurs qui, par tradition, cultiveraient le riz ou le taro, se seraient concentrés sur les basses terres argileuses. Il ne s'agit pas non plus d'un type de rapports avec le support naturel destiné à se perpétuer indéfiniment. Longtemps délaissées, les plaines du bassin supérieur de la Cross River, à l'est du Nsukka Plateau (Nigéria), font aujourd'hui l'objet d'une colonisation agricole massive par des gens qui mettent à profit, en travaillant beaucoup, la disponibilité des terres et les bons rendements du sol pour la production des ignames pour le marché des centres urbains (Floyd, 1969). Cependant « la concentration historique des groupes humains sur les sables » n'est pas due uniquement à des causes agricoles : les plateaux sont indemnes de trypanosomiase, à la suite de la transformation du couvert forestier en savanes dérivées et cultures. Mais, la population s'y trouvait surtout à l'abri des chasseurs d'esclaves qui opéraient jadis en remontant les rivières ; les bordures ravinées de la zone peuplée ajoutaient une protection supplémentaire. Dans le contexte politique et économique moderne, en revanche, il a été très facile, sur une surface plane et découverte, de convertir en pistes cyclables et routes carrossables le réseau enchevêtré des sentiers reliant les établissements humains. Cette circonstance a facilité l'intégration à la vie nationale et à l'économie d'échanges, donc contribué à la capitalisation de nouveaux excédents démographiques.

En conclusion, la répartition insulaire des fortes densités n'a rien à voir, dans son principe, avec les traits qui spécifient, par rapport à d'autres, les écosystèmes forestiers tropicaux ; la distribution des noyaux de peuplement dans l'espace tropical humide privilégie, d'une part, les espaces forestiers d'étendue limitée, d'autre part, les portions marginales des grands massifs. Ce dispositif géographique ne peut être raisonnablement imputé qu'à la masse et à l'homogénéité du milieu forestier, non à ses caractères intrinsèques. L'effet d'échelle joue ici un rôle décisif et il met en cause la vie de relations à l'intérieur de l'humanité tropicale. Mais au sein de la forêt tropicale humide, les différenciations biogéographiques secondaires, en rendant plus attractifs que d'autres certains milieux, ont contribué dans certains cas à localiser, au départ, de futurs foyers d'accumulation démographique ; en conférant à des écosystèmes forestiers un potentiel de production agricole supérieur, elles ont permis à cette accumulation d'atteindre, à égalité de conditions techniques, des niveaux beaucoup plus élevés. Mais les contrôles qui s'exercent sur le processus d'accumulation lui-même échappent très largement à la relation écosystémique directe et résident dans l'encadrement social et dans la qualité des techniques. Tout accroissement substantiel de la population en un lieu ou sur une étendue donnée est subordonné à des progrès sur l'un et l'autre plan. Ces progrès ne sont pas automatiques, mais dépendent des fluctuations de l'histoire et du hasard des communications physiques ou culturelles entre les hommes. Dans la relation entre densité de la population, d'une part, efficacité technique et sociale, d'autre part, les discontinuités et effets de seuil jouent un rôle encore plus fort que dans celle qui lie le niveau du peuplement et les caractères naturels de l'écosystème.

Problèmes de saturation

Le terme de saturation traduit simplement la constatation suivante : pour une population dont les effectifs s'accroissent sur une étendue déterminée, il vient un moment où la production par tête n'est plus limitée par la force de travail mais aussi par la place dont dispose chaque habitant.

Stades techniques de l'intensification agricole

Considérés du point de vue technique, les systèmes de production se laissent assez commodément classer en une série cohérente, où chacun des termes présente une efficacité nettement supérieure à celle du précédent, et autorise sans pénurie d'espace une densité sensiblement plus forte. L'un des systèmes les plus récents et les plus élaborés, celui de Boserup (1965), distingue dans le progrès des techniques agricoles, les stades suivants : *forest-fallow cultivation*; *bush-fallow cultivation*; *short-fallow cultivation*; *annual cropping*; *multi-cropping*. D'un stade au suivant, la diminution du temps de jachère (et finalement sa suppression complète, même à titre saisonnier) correspond, pour l'auteur, aux degrés successifs d'une « intensification » définie comme le « passage progressif à des modalités d'exploitation rendant possible de cultiver une étendue donnée plus fréquemment qu'avant ». Le très grand mérite de Boserup est d'avoir montré à quel point, dans l'évolution des systèmes agricoles, tout se tenait : les techniques, l'outillage, le régime foncier et jusqu'aux formes sociales liées à la production. Sans innover, d'autre part, sur ce point, elle a bien montré que tout progrès dans le sens de l'intensité se payait d'une diminution de la productivité du travail; cela du moins tant que les stades avancés où la mécanisation et les engrais chimiques entrent en scène ne sont pas atteints. Autrement dit, les hommes qui se trouvent contraints de tirer leur subsistance d'une surface plus petite doivent travailler davantage. D'où la conclusion que l'intensification grevée d'un tel inconvénient ne se réalise que sous la pression démographique. Le stade de la *short-fallow cultivation* va de pair avec un usage extensif de la charrue. En forêt tropicale et aussi dans les savanes préforestières au tapis herbacé dense et vivace, cette condition n'est pas réalisée et il faut recourir à une variante de la *bush-fallow cultivation* caractérisée par l'allongement jusqu'à huit ans de la période de culture. Un autre point intéressant du système de Boserup concerne les modalités de passage d'un

stade à l'autre. La substitution de la culture continue à l'utilisation discontinue du sol n'est jamais réalisée d'emblée sur tout l'espace soumis au contrôle d'un groupe. Ce sont les terres les mieux placées, ou susceptibles de rémunérer le mieux le surcroît de travail correspondant à l'intensification, qui font les premières l'objet de la conversion. Ainsi s'ouvre une phase considérée comme transitoire, au cours de laquelle coexisteraient des formes techniques décalées chronologiquement. Ce genre d'agriculture mixte faisant cohabiter sur le même espace de vie des modes d'utilisation du sol inégalement intensifs tient une large place dans le monde tropical. Les terroirs en auréoles de l'Afrique occidentale en sont l'expression la plus accomplie; ils montrent des analogies frappantes avec les organisations qu'a connues l'Europe occidentale (Sautter, 1962).

Dans le cadre du domaine tropical humide, il faut noter d'abord, au niveau inférieur correspondant aux agricultures fondées sur la jachère à longue révolution, une diversité qui va très au-delà de la simple distinction entre *forest-fallow cultivation et bush-fallow cultivation* (voir chapitre 20). Dans la grande variété de ces agricultures, il est possible de reconnaître trois lignes d'évolution, toutes orientées vers une meilleure utilisation du sol et une densité plus forte. La première concerne l'habitat et comporte trois degrés : habitat mobile, sans retour périodique sur ou au voisinage des mêmes emplacements ; déplacement cyclique de l'habitat à l'intérieur d'un espace plus ou moins délimité ; les champs seuls changent d'emplacement et méritent le qualificatif d'itinérants, mais l'habitat ne bouge pas, sinon dans un rayon très étroit et sans rapport avec les nécessités proprement agricoles. La deuxième ligne d'évolution porte sur l'organisation de l'espace agricole et suppose déjà un certain degré de fixation des agriculteurs. Tantôt le parcours des champs dans la forêt présente un caractère anarchique, tantôt il obéit à des règles précises. Dans certains cas ces règles se traduisent par le partage de l'espace agricole d'une communauté en fractions que l'on met en culture dans un ordre déterminé, selon le principe d'un véritable assolement. Les termes de *shifting cultivation* et de *rotational bush-fallow* ont été proposés, dans l'Ouest africain, pour désigner ces deux formules. Quant à la troisième et dernière ligne d'évolution des systèmes à longue jachère forestière, elle met en cause des procédés proprement techniques. Des successions culturales ordonnées permettent d'allonger la période d'utilisation d'une parcelle, sans avoir à le faire dans la même proportion pour la phase de jachère. La jachère forestière peut être rendue plus vigoureuse en la protégeant contre l'invasion des graminées, ou en semant des espèces ayant la propriété de restaurer les sols, comme cela a été signalé dans le sud-est du Nigéria (Morgan, 1955). Mais c'est surtout le travail du sol lui-même qui accroît l'efficacité de la culture. L'Afrique offre à cet égard les deux extrêmes. En Zambie et dans certains États voisins, dans le système *chitiméné*, les cultivateurs se contentaient d'abattre ou d'élaguer les arbres de la forêt sèche, de rassembler en tas la matière combustible, de l'incendier et de faire leurs cultures sur les matelas de cendres ainsi obtenus. A l'autre extrême, les cultivateurs d'ignames spécialisés de l'aire historique du Bénin obtiennent de hauts rendements sur des parcelles dont le sol est très soigneusement houé et mis en buttes. En conséquence, tandis qu'en Zambie les Lala du plateau Serenje saturent les surfaces disponibles avec une densité de 2,5 hab/km² (Peters, 1950), les habitants d'Umor, au Nigéria oriental, présentaient avant 1940 une densité de 92 hab/km², tout en n'exploitant que 45 km² sur les 120 de leur territoire (Forde, 1937). L'écart ne peut s'expliquer uniquement par la qualité inégale des sols ; les techniques employées en sont largement responsables.

Formules spécifiques d'intensification

Les formules d'intensification agricole constatées dans les écosystèmes forestiers tropicaux présentent une réelle originalité et une certaine variété. Les systèmes d'agriculture mixte, associant le bétail à la culture, sont nettement moins bien représentés que dans les régions tropicales à saison sèche marquée. Dans la zone forestière et sur ses marges, le bétail n'est qu'occasionnellement le support de fortes densités. Ou bien les animaux manquent, en tout cas les bovins, comme dans de larges secteurs de l'Afrique humide où la trypanosomiase exclut les races non trypanotolérantes. Ou bien les animaux sont là, notamment dans les parties de l'Afrique où se pratique la riziculture inondée, mais en trop petit nombre pour jouer un rôle décisif autrement que comme force de travail ajoutée à celle des hommes. De fortes densités réellement associées à un élevage intégré, existant sur les pentes du Kilimandjaro, cultivées par les Chagga. Comme autres exemples exceptionnels, on peut mentionner certaines paysanneries d'Afrique orientale résultant de la fusion sociale de deux stocks de population distincts à l'origine et de l'association d'une tradition agricole et d'une tradition pastorale initialement séparées. C'est le cas du Rwanda et du Burundi, sous un climat de transition de l'humide au sec, ou du pays Sukuma sur les rives méridionales du lac Victoria, dont les terres de culture et les pâturages ont pris la place d'une forêt sèche (Malcolm, 1953). Même dans ces paysanneries, cependant, le rôle du bétail est remis en cause aujourd'hui par la croissance des effectifs humains.

Les seules formules d'exploitation du sol qui se soient révélées réellement capables, dans le monde tropical humide, de nourrir une forte population au kilomètre carré reposent sur le riz et l'arbre, comme l'a montré Gourou dans *Pays tropicaux* (1947). Dans les secteurs les plus peuplés de l'est du Nigéria, une technique ingénieuse de *mixed and sequential cropping* permet d'entretenir plusieurs niveaux de cultures superposés : plantes rampantes, *root crops*, bananiers et arbres fruitiers divers, palmier à huile (Floyd, 1969). Ce dernier occupe une position dominante. Un paysage assez comparable est réalisé au Bénin (Dahomey), dans la campagne immédiatement au nord de Porto-Novo. Au Cameroun, juste en bordure de la forêt dense humide, les portions les plus peuplées du plateau Bamiléké, où la densité s'élève par endroits à plus de 300 hab/km², associent un bocage à mailles serrées où les clôtures sont renforcées d'arbres alignés, et un peuplement

irrégulier d'avocatiers, safoutiers (*Dacryodes edulis*) et d'autres espèces arborescentes à l'intérieur des parcelles. De loin, l'aspect est celui d'une forêt assez dense. Il s'agit d'un boisement artificiel se développant avec la culture permanente, à partir d'un certain niveau de la densité. Dans ce système, les arbres jouent certainement un rôle fertilisant essentiel. Commençant aux portes mêmes de Nairobi, le plateau Kikuyu offre le même aspect vert et boisé que le pays Bamiléké, mais un élément inédit concourt à cette impression : les bananeraies permanentes, que l'on retrouve chez un grand nombre de peuples cultivateurs à forte densité de l'Afrique orientale. Dans le sud des plateaux éthiopiens, un autre bananier, l'*Ensete*, se cultive à peu près de la même façon. Dans les deux cas, les bananeraies occupent le sol durant plusieurs années en une formation extrêmement dense qui vit sur elle-même et s'auto-entretient (moyennant seulement certaines adjonctions de fumier et de compost), à la façon d'une forêt naturelle. Il faut ajouter que dans cette forme d'agriculture intensifiée, les deux strates principales jouent un rôle économiquement spécialisé : les plantes inférieures fournissent des vivres, les arbres et arbustes des produits commercialisables. Les plantations de Zanzibar et de Pemba, avec le giroflier, certaines formes de caféiculture associée aux espèces vivrières, dans l'Afrique occidentale et orientale, et même dans la partie la plus humide de l'Éthiopie et de Madagascar, illustrent ce partage en hauteur.

Niveaux d'intensification agricole

Parmi les classifications des formes agricoles, rangées par ordre d'intensité dans l'apport de travail et le rendement du sol, l'une des plus élaborées est celle mise au point par les géographes travaillant sur le Nigéria : *shifting cultivation* ; *bush fallowing* ; *rudimentary sedentary cultivation* ; *intensive sedentary cultivation* : *compound farming* ; *intensive sedentary cultivation* : *terrace farming*. Sur les hautes terres de Madagascar, où la riziculture inondée tient une place essentielle, celle-ci se pratique à trois niveaux d'intensité différents (Le Bourdiec, 1974). Le niveau zéro comporte l'association de rizières de fonds de vallons et d'un élevage de zébu sur les immenses pâturages des versants. Les troupeaux servent essentiellement à préparer les rizières par piétinage. Les seuls caractères d'intensité résident dans l'existence même de rizières aménagées (mais en général sans véritable irrigation) et dans le repiquage du riz, systématique dès ce stade. Le niveau moyen comporte, en supplément, une régulation hydraulique pour corriger les écarts pluviométriques, des façons culturales multiples et soignées (le sol est préparé à la bêche malgache, l'*angady*), la fertilisation artificielle de la terre. Quant au niveau supérieur, il se caractérise par des aménagements hydrauliques encore plus développés, une fumure renforcée, un effort pour économiser au maximum les surfaces disponibles (notamment en réincorporant, après usage, les pépinières dans les rizières en service). Le degré d'intensité atteint par la riziculture est en relation directe avec la densité de la population, qui s'élève d'une dizaine d'habitants au km² (Ankazobe, Anjazorobe) à plus de 100 dans les plaines environnant la capitale malgache. Il est en relation inverse avec la taille des exploitations familiales : la surface en rizières s'abaisse de plus de 2 ha à 0,4 ha.

On peut considérer qu'il existe partout une gradation dans la gamme des systèmes agricoles qui va de l'extrême-extensif à l'ultra-intensif. Dans la partie méridionale des hautes terres malgaches, de peuplement betsiléo, les paysages cultivés révèlent les stades évolutifs suivants : *a*) la mise en valeur est récente; même dans les vallées en cours d'aménagement, les rizières ne forment encore que des taches dispersées; *b*) des paysans sont là depuis quatre générations au moins; les fonds de vallée sont intégralement aménagés, mais l'aménagement des versants en gradins (pour le riz ou pour les cultures sèches) reste discontinu; *c*) la mise en valeur des pentes est presque totale; seuls en émergent les sommets de collines et les hauts versants, utilisés comme pâturages; *d*) l'espace villageois est intégralement aménagé et, à l'intérieur de celui-ci, les rizières couvrent tout ce que les ressources hydrauliques permettent d'équiper. Le stade *c* correspond à 5-6 générations d'occupants, le stade *d* à davantage encore. D'une manière générale, la formule d'intensification propre aux paysans des hautes terres de Madagascar s'applique à la fois aux rizières et aux champs secs (maïs, haricots, taros, manioc, etc.). Ces derniers n'occupent une place significative que quand l'accroissement de la population fait tomber en dessous de 0,6 à 0,8 ha la surface en rizières par famille. A mesure que la densité de la population augmente, la culture sur terres sèches s'intensifie à son tour, mais en conservant chaque fois un niveau de décalage par rapport aux stades d'évolution de la riziculture. Par l'intermédiaire d'une phase où les récoltes alternent avec les jachères, on atteint ainsi progressivement le stade de la culture permanente fumée. C'est ce processus complexe aux multiples étapes qui a permis de passer, en trois siècles, aux fortes valeurs constatées aujourd'hui dans la partie centrale de l'Imérina (aux environs, à l'est et au sud de Tananarive), et dans un certain nombre de noyaux échelonnés du nord au sud en pays Betsiléo. La colonisation progressive du pourtour des taches peuplées, surtout vers l'ouest, de plus en plus récente à mesure qu'on s'éloigne des lieux de forte concentration humaine, se traduit dans l'espace actuel par des auréoles successives reproduisant dans l'ordre inverse les stades d'évolution précédemment notés.

Le même processus d'intensification au centre et d'expansion en tache d'huile sur les terres vacantes de la périphérie a été observé au Nigéria oriental. Aujourd'hui, par exemple, des *migrant tenant farmers* se rendent à des distances parfois considérables pour louer des terres encore disponibles. Il arrive aussi que des communautés constituées se choisissent une nouvelle implantation, après avoir passé accord avec les groupes qui disposent encore de réserves foncières sur le pourtour. Mais, là où la densité humaine dépasse 200 hab/km², le changement consiste essentiellement dans l'extension, à partir des établissements villageois, de la forme la plus intensive d'agriculture pratiquée par les Ibo-Ibibio (*compound farming*) aux dépens de la culture discontinue des *outer farm lands*. Le passage de l'intensif limité aux *compound gardens* en position centrale à l'intensif

couvrant la totalité de la surface est très progressif. Le *farmland*, mélange de terres cultivées, de jachère buissonnante ou herbeuse et de forêt secondaire, occupe initialement entre deux établissements ruraux des espaces de 3 km et plus d'épaisseur; ceux-ci se réduisent progressivement à quelques centaines de mètres, et finissent même par disparaître. Le paysage devient une immense palmeraie jardinée où l'habitat et les cultures d'un village ne se distinguent plus de ceux du voisin.

Rôles de l'innovation technique et de l'expansion démographique

Deux phénomènes apparaissent donc nettement liés : le progrès technique et l'expansion démographique. On peut se demander lequel des deux facteurs joue le rôle moteur dans ce processus de changement. Pour Boserup (1965), c'est la démographie qui est motrice. Quand la charge démographique dépasse les possibilités de production par unité de surface liées à un certain état de l'agriculture, il est rare qu'un groupe humain ne découvre pas dans son propre fonds culturel, ou chez les peuples avec lesquels il se trouve en contact, les connaissances techniques qui lui permettront de tirer davantage du sol et de passer au stade supérieur. Pour survivre, bien des agriculteurs ont dû se montrer inventifs, et l'on voit mal comment expliquer autrement la progression générale vers l'intensif qui, jusqu'à l'introduction des matériels modernes, a été partout payée d'un surcroît de travail. Cette hypothèse paraît d'autant plus vraisemblable qu'une régression vers l'extensif a pu être constatée chaque fois que des agriculteurs, en provenance de noyaux géographiques très peuplés, se sont trouvés transplantés dans des lieux où ils étaient au large.

Cependant, la réponse en termes de travail supplémentaire et de nouveautés techniques au défi résultant de la croissance démographique n'a rien d'automatique. Dans la voie qui conduit de l'extensif à l'intensif, malgré la pression démographique, certains groupes d'agriculteurs tombent en panne et, sur ce point, les faits ne donnent pas raison à l'optimisme de Boserup. On pense d'abord à la force d'inertie, au poids des habitudes qui fait qu'une population s'attarde à un stade technique devenu incapable de satisfaire durablement ses besoins. Mais deux autres explications paraissent plus fondamentales. Les résistances sociales au changement sont souvent importantes et elles prennent des formes variées. Comment, pour des agriculteurs obligés de travailler leurs champs à une grande distance de leur habitat permanent, donner à la terre les soins requis par une agriculture intensive, donc minutieuse ? L'accaparement foncier des terres dans d'autres sociétés a eu exactement le même résultat. De même l'accumulation des redevances dues par les paysans aux représentants du pouvoir dans les sociétés très hiérarchisées. Comment attendre de cultivateurs dont les surplus sont prélevés (au bénéfice de propriétaires ou des échelons supérieurs du pouvoir), qu'ils investissent dans le sol le gros surplus de travail exigé par l'intensification agricole ? En Afrique tropicale, par exemple, et particulièrement sur les marges de la forêt dense humide, ce sont systématiquement les sociétés les plus égalitaires qui ont réussi le passage à l'intensif. C'est seulement quand l'inégalité va jusqu'à la mise en servitude de certaines catégories sociales qu'elle cesse d'être un obstacle. Pour les mêmes raisons, l'état de colonisation s'est assez généralement soldé par une résistance au progrès technique, proposé de l'extérieur et au bénéfice de l'extérieur. Inversement, les réformes agraires, quand un certain nombre de conditions se trouvaient remplies, ont souvent débloqué le progrès technique.

Atteintes à l'écosystème naturel et surpeuplement

L'existence de noyaux peuplés pose deux séries de problèmes. La première concerne les atteintes à l'écosystème naturel. Il est clair que seule l'économie de ramassage laisse intact cet écosystème alors que dès les premiers stades de l'agriculture de profondes transformations sont apportées à la couverture végétale. Même la jachère à longue révolution a pour effet de secondariser la forêt dense. Sur place, les besoins des agriculteurs et ceux de l'exploitation forestière sont en compétition, parfois aiguë. Une densité de population modeste, incapable de mettre les cultivateurs en difficulté et même de les obliger à restreindre leur consommation d'espace, suffit à dégrader irrémédiablement le capital d'arbres d'espèces marchandes en âge d'être abattus. On le voit par exemple en Côte-d'Ivoire, où le gouvernement a pris conscience, récemment, des risques économiques que comportait la colonisation agricole incontrôlée du sud du pays. Un inventaire forestier détaillé a été ordonné et des mesures de sauvegarde édictées : interdiction (difficile à faire respecter) de créer de nouveaux vergers de caféiers-cacaoyers, forêts classées, etc. Les administrations forestières ont toujours réagi de la même façon : mise en défens de périmètres, contrôle des abattis (ou interdiction, dans certains pays et à certaines époques). Il faut reconnaître qu'en contrepartie des dégradations et destructions indiscutablement opérées par les cultivateurs à la hache ont pu avoir des effets bénéfiques : les peuplements homogènes de limba (*Terminalia superba*) au Congo et au Zaïre, ceux d'okoumé (*Aucoumea klaineana*) au Gabon, sont le sous-produit de l'ancienne agriculture itinérante sur brûlis de ces pays, comme également semble-t-il la forêt à *Lophira alata* des régions littorales du Cameroun (Letouzey, 1968). Aujourd'hui, la sédentarisation générale des agriculteurs sous forêt — sous la double pression de l'administration et de l'économie moderne — n'autorise plus qu'une seule solution pour accommoder les intérêts contradictoires des villageois et de l'économie du bois : le cantonnement, c'est-à-dire un partage durable de l'espace entre une agriculture contenue et intensifiée et une foresterie évoluant vers la sylviculture.

Du point de vue des agriculteurs, la forêt secondaire offre un gros avantage : la proportion beaucoup plus forte des essences à bois tendre, faciles à abattre et à incinérer. Un droit spécial s'attache chez différents groupes de cultivateurs forestiers africains aux vieilles jachères, qui témoigne du capital de travail investi pour amener la végé-

tation, par un premier et dur défrichage, à cet état favorable (Jean, 1975). Les significations sont moins nettes quand la couverture végétale n'est pas seulement modifiée mais radicalement transformée par l'action des agriculteurs. Les Betsimisaraka de la région de Vavatenina, au nord de Tamatave, où la densité de la population dépasse par endroits 50 hab/km², sont traditionnellement des cultivateurs de riz en sec. Les défrichements répétés des hautes collines ont fini par réduire la forêt à l'état de *savoka* buissonnante ou par l'anéantir au bénéfice de plages herbeuses. L'espace est aujourd'hui largement et irréversiblement consommé. Les cultivateurs betsimisaraka ont réagi en aménageant progressivement, et en cultivant de façon de plus en plus intensive sous la forme de rizières inondées, le fond plat des thalwegs et les basses pentes, converties en terrasses (Dandoy, 1973). A la frange des hautes terres, les Zafimaniry d'Ambositra, cultivateurs de maïs et de haricots, sont dans une position plus difficile malgré une densité plus faible : une vingtaine d'habitants au kilomètre carré (Coulaud, 1973). La forêt n'occupe plus que 220 km² sur 700, elle est beaucoup plus fragile à cause de la saison sèche et des coups de froid hivernaux; les *tavy* l'ont transformée en une végétation arbustive basse ou lui ont substitué une pseudo-steppe à *Aristida*. Le froid humide régnant une grande partie de l'année ne favorise pas les pratiques artificielles de fertilisation du sol; les thalwegs étroits et souvent rocheux se prêtent assez mal à la création de rizières permanentes, d'ailleurs peu productives. Les Zafimaniry recherchent des ressources au dehors en émigrant. Sur le strict plan alimentaire, la couverture des besoins n'est assurée que six mois en année moyenne, moins de trois mois certaines années déficitaires. Une partie de l'argent rapporté de l'extérieur sert à aménager des rizières mais, la population ne cessant d'augmenter, cela ne modifie guère la situation. Cette crise du pays Zafimaniry a été aggravée, en tout cas hâtée, par les mesures de défense prises en faveur de la forêt. Depuis longtemps, les cultivateurs sont contenus dans des périmètres de culture qu'ils débordent chaque fois qu'ils croient pouvoir le faire sans risque. Les restes de la forêt, sauvegardés pour l'essentiel, entretiennent une petite industrie du bois. Mais la savanisation progresse d'autant plus vite à l'intérieur des portions sacrifiées à la culture.

A la limite des derniers îlots de forêt semi-caducifoliée du Cameroun, les savanes dénudées du plateau de l'Adamaoua sont occupées par des éleveurs Peuls, très accessoirement cultivateurs. Ceux-ci élèvent d'importants troupeaux de bovins et participent à des mouvements saisonniers de transhumance. La pseudo-steppe, qui passe en altitude à une véritable prairie, a été substituée à des boisements clairs ou denses de type sec. La transformation semble avoir été l'œuvre de populations d'agriculteurs, beaucoup plus denses, mais largement détruites au XIX^e^ siècle et dont il ne reste que des groupements résiduels. Mais l'élevage est incapable de s'opposer à la reconquête de l'espace par les arbres. Les boisements se réinstallent et se développent depuis quelques dizaines d'années. Un milieu favorable aux glossines se reconstitue et les troupeaux sont chassés ou détruits dans une partie de l'Adamaoua par la trypanosomiase bovine. Les Peuls qui s'obstinent à rester doivent se reconvertir à l'agriculture. L'intérêt de cet exemple est de montrer qu'entre le milieu, d'une part, les hommes et leur système de production, d'autre part, il y a action et réaction; que les changements affectant les écosystèmes peuvent revêtir dans des cas déterminés un caractère cyclique, ou du moins se dérouler en spirale; que la destruction des formations forestières ne saurait être considérée, par principe et du point de vue des habitants, comme un dommage en soi (Boutrais, 1974).

Les taches géographiques de fortes densités s'accompagnent d'autres effets sur les composantes de l'écosystème naturel. C'est le cas de la dégradation et de l'érosion des sols, qui se manifestent chaque fois que les cultivateurs, au lieu d'aménager et de fertiliser, se contentent de raccourcir la période de jachère et/ou d'allonger la phase de culture dans des proportions excessives. Au bas Togo, dans la région d'Anfouin, des densités de l'ordre de 200 à plus de 300 hab/km² ne s'accompagnent d'aucune pratique réellement intensive (Lecocq-Litoux, 1974). On se borne à tirer le maximum, par une culture continue dans l'espace comme dans le temps, de l'excellente fertilité naturelle de la « terre de barre ». Mais ce capital est en train de s'épuiser. Le manioc, qui se contente de peu, s'est très largement et depuis longtemps substitué au maïs (réduit au statut de culture intercalaire), et surtout à l'igname; les rendements sont passés de 10-12 t/ha à moins de 6 ou 7 t/ha, parfois à 2 t/ha seulement. Un mouvement important d'émigration a lieu depuis la seconde guerre mondiale vers les terres encore disponibles des marges septentrionales et surtout vers les villes côtières. Une évolution comparable s'est produite dans l'environnement rural des villes yoruba du sud-ouest du Nigéria. Fondée vers 1830, Abeokuta, par exemple, a été le point de départ d'une véritable colonisation agricole, par des gens qui gardent des liens très forts avec la ville et dont beaucoup continuent à y résider au moins une partie du temps (Magobunje, 0959). Les portions les plus proches de la cité, et les premières occupées, ont aujourd'hui des sols fortement appauvris qui ne conviennent qu'au manioc. L'igname, beaucoup plus appréciée, et les cultures de rente se localisent au contraire à la périphérie de l'aire rurale dépendant d'Abeokuta, sur des sols moins densément occupés et moins sollicités. D'autre part, les manifestations même les plus spectaculaires de l'érosion des sols peuvent avoir pour effet de mettre au jour, voire de créer par épandage en aval, des sols plus intéressants du point de vue agricole que les sols naturels lessivés (Bourgeat, 1970).

Les noyaux de forte densité ne correspondent pas seulement à des atteintes au milieu naturel. Ils se traduisent aussi, ou risquent de se traduire, par un déséquilibre entre les besoins et les ressources de la population correspondante. Ce déséquilibre peut être corrigé assez aisément aux stades intermédiaires de l'intensification des agricultures. Mais il existe une limite fixée par la charge maximale en hommes par unité de surface qu'autorisent les techniques existantes, poussées à leur perfectionnement ultime. Ce plafond peut aller d'une centaine à plus d'un millier d'habitants au kilomètre carré. Il est possible, technique-

ment sinon financièrement, d'aller plus loin avec les techniques industrielles modernes. Mais on change alors radicalement d'échelle (voir chapitres 20 et 21). On peut parler de surpeuplement relatif quand le blocage technique se produit sur la ligne d'évolution générale, et de surpeuplement vrai quand il a lieu au terme de celle-ci. Le mot surpeuplement veut dire simplement que le manque de terres explique, ou contribue à expliquer, en liaison avec d'autres facteurs éventuellement déterminants, une insuffisance de ressources. Le véritable test de ce surpeuplement réside dans la conscience qu'ont les intéressés de la rareté du sol, perçue comme un fait en soi et non comme le résultat d'un accaparement par tel ou tel groupe social.

Ce qui compte, c'est la conjonction d'une forte densité et d'une forte croissance démographique. C'est alors qu'intervient la pression au changement technique ou la dégradation accélérée du milieu. Au moins en Afrique tropicale, il existe une corrélation assez nette entre les noyaux de densité les plus élevés et les taux d'accroissement naturel les plus forts. Inversement, les groupes humains en difficulté démographique se localisent essentiellement là où les densités sont les plus basses : Mongo de la cuvette centrale congolaise, Zandé. Dans ces noyaux d'infécondité, les maladies vénériennes seraient largement responsables, particulièrement la blennorragie (Retel-Laurentin, 1974). Ce n'est évidemment pas l'écosystème naturel, mais les conditions sociales de la transmission de ces maladies qui sont à incriminer. Les peuples, généralement à haute fécondité, des secteurs géographiques de forte densité sont souvent très défavorisés du point de vue alimentaire; cet inconvénient est compensé par des avantages : l'élimination de certains complexes pathogènes lorsque le sol est fortement occupé, et surtout la protection offerte par un encadrement social renforcé.

Dans les lieux où une accumulation démographique s'opère, on observe : sur place l'accroissement des densités et le progrès technique agricole, étroitement liés; à la périphérie, l'installation d'une fraction de l'excédent démographique. Cette occupation périphérique des terres vacantes tend assez rapidement à élargir les taches de forte densité de la population.

Dans la mesure où le surpeuplement existe, il est essentiel de considérer à quelle échelle se manifeste la situation de pénurie de terre, ressentie par les agriculteurs. La concentration de la population agricole en très grosses unités villageoises, voire en villes (Yoruba) peut suffire, même en l'absence de fortes densités régionales, à créer une pression sur le sol. Certains regroupements de population, commandés par les autorités administratives, ont abouti à un résultat similaire par méconnaissance totale de la véritable nature des rapports entre une population et son écosystème. Une autre notion importante est la possibilité ou l'impossibilité pour les excédents produits en un point de diffuser vers d'autres lieux où la progression démographique a été moins rapide. Les barrières éventuelles peuvent être naturelles ou liées au cloisonnement d'une société. Cette notion de perméabilité-imperméabilité s'applique à différentes échelles : du domaine familial à celui du secteur peuplé tout entier, en passant par l'échelon correspondant aux espaces villageois, terroirs ou finages. Deux exemples africains illustrent cette notion. Les Tiv de la Bénoué (Nigéria), étudiés par Bohannan (1954), ont un processus social de compétition pour le sol et d'arbitrage qui permet aux groupes sociaux les plus forts démographiquement de refouler les moins forts. Le mouvement sur l'espace est général et se répercute jusqu'aux limites géographiques du pays Tiv, qui se dilate progressivement. Les paysans du Rwanda central, maintenus de longue date dans un état d'extrême division sociale par une royauté d'origine étrangère, se révèlent incapables de réaliser l'ajustement spatial des besoins, même entre les unités lignagères restreintes coexistant à l'intérieur des collines (Meschi, 1974). Sur le même espace social réduit vivent côte à côte des unités disposant encore d'une relative abondance de terre et pratiquant systématiquement la jachère, et d'autres qui sont très en-deça du minimum nécessaire en culture rigoureusement continue.

Dans le monde tropical humide, beaucoup de noyaux de forte densité ont été littéralement effacés de la surface de la terre, en ne laissant que des traces archéologiques, ou un souvenir inscrit dans la tradition orale. C'est le cas des Mambila, Buté et autres peuples sédentaires de la région de Banyo (Cameroun), détruits au contact des Peuls immigrés du nord au siècle dernier (Hurault, 1970). Inversement, on assiste depuis quelques dizaines d'années à la création de nouveaux noyaux de forte densité dans des régions économiquement attractives.

L'étude des rapports entre la densité de la population et les ressources tirées de l'écosystème est assez délicate dans la mesure où certains groupes vivent en autosubsistance assez étroite, tandis que d'autres consacrent une part importante de leur temps et de leurs terres à un supplément de production, qui sera échangé contre des signes monétaires ou des biens convoités, socialement valorisés.

Tendances actuelles

Dans la relation qui lie l'écosystème forestier et la population vivant à l'intérieur de cet ensemble naturel, les nouvelles conditions politiques et économiques à l'échelle mondiale ont induit des changements importants, à la fois qualitatifs et quantitatifs. Avant de les examiner, il convient de rappeler en quelques lignes les points essentiels mis en évidence dans les développements qui précèdent. Le constat initial est celui d'une très grande inégalité de la densité de population à l'intérieur de l'espace forestier tropical. Les écarts sont trop grands pour qu'il soit possible de les imputer au support physique et biologique des activités humaines. Ces différences reflétaient avant tout l'inégale aptitude des techniques mises en œuvre à produire des denrées pour nourrir les hommes. Ainsi se dégage une échelle des systèmes d'activités, qui part des chasseurs-ramasseurs pour aboutir aux agricultures capables d'exploiter de façon continue (une récolte, voire deux ou trois chaque année) une portion notable de la surface du sol, en passant par les essarteurs à champs itinérants. Au sommet de l'échelle, la mise en culture plus ou moins complète

repose sur une fumure indépendante de la végétation sur pied et, la plupart du temps aussi, sur des aménagements plus ou moins poussés. Ce résultat se paie, pour une production donnée par individu, d'une dépense de travail fortement accrue. L'intensification joue donc dans le sens d'un prélèvement croissant sur l'écosystème, mais aussi, toutes choses égales du côté de l'outillage, dans le sens d'une productivité décroissante du temps et de l'énergie mis en œuvre.

Une deuxième constatation importante est relative à la juxtaposition des espaces inégalement exploités et peuplés qui n'exprime en rien une situation statique ou figée. Elle doit s'apprécier en fonction d'un double mouvement : invention technique et croissance démographique, unis dans une relation très étroite. Le sens de l'évolution générale est vers le progrès des techniques et l'accroissement des densités. Mais ces tendances sont modulées en fonction de situations locales hautement variables. L'orientation générale du changement s'accompagne même d'une évolution au sens contraire. Le changement d'ensemble est aussi constamment perturbé par des transferts entre espaces géographiques distincts. Il s'agit, d'un côté, des déplacements migratoires des hommes, de l'autre côté, de la propagation des techniques vers des secteurs où elles font figure d'innovation et favorisent indirectement le renforcement du peuplement. Le progrès démographique et technique des sociétés humaines entraîne la transformation des écosystèmes naturels.

Le jeu des facteurs sociaux détermine des seuils significatifs dans l'escalade des densités de population. Dans l'ordre des techniques appliquées à l'exploitation de l'écosystème, la même question se pose : Le progrès est-il continu, parallèle à l'augmentation du nombre des bouches à nourrir, ou se décompose-t-il en une série d'états stables ou métastables, séparés par des périodes de mutation? Il semble bien y avoir une coupure majeure entre le système des chasseurs-collecteurs, très stable dans le temps et assez homogène de nature, et l'agriculture, même sous ses formes les moins élaborées. Mais passé cette coupure, il existe un grand nombre de paliers faiblement différenciés offrant la possibilité d'une évolution très progressive. Quand des blocages n'existent pas, une fois le processus d'intensification engagé, rien ne l'empêche de se poursuivre jusqu'à un stade avancé. Champs temporaires et champs permanents fumés se partagent l'espace agraire d'un grand nombre de populations rurales. Ils s'ordonnent fréquemment en un dispositif concentrique à l'habitat, du type *infield-outfield.* Dans ces systèmes mixtes, la part de l'intensif s'accroît parallèlement au nombre de bouches à nourrir. Les vraies difficultés ne surgissent qu'au moment de passer à la culture intensive intégrale, c'est-à-dire appliquée à la totalité de l'espace utile. Ce blocage tient dans certains cas à la saturation des forces de travail disponibles. Là où la culture permanente repose sur la fumure animale, le blocage peut aussi résulter de la compétition entre hommes et animaux domestiques pour l'espace disponible. Les agricultures européennes ont franchi ce seuil en intégrant des cultures fourragères dans la rotation culturale. En milieu tropical humide, le porc, transformateur plus efficace de produits végétaux que la vache, peut constituer une sorte d'ultime recours; au Cameroun, en pays Bamiléké, il aide à faire face à la crise née d'un vigoureux accroissement de la population (Hurault, 1970). D'autres solutions se fondent sur la riziculture sous contrôle hydraulique et certaines formes d'horticulture étagée.

Quel que soit le niveau où l'évolution technique se bloque, au départ de l'agriculture, à l'aboutissement du processus d'intensification ou en cours de route, si la population continue à augmenter, une situation de crise se développe. La combinaison stagnation technique / progression démographique s'observe couramment aujourd'hui, et il a pu en être de même dans un passé antérieur à la pénétration massive des influences européennes. La crise menace, d'un côté, l'équilibre des subsistances, de l'autre, le milieu support de vie. Même en l'absence de crise, quand progrès technique et progrès démographique sont allés de pair, l'emprise croissante des champs sur l'espace, à mesure qu'augmente la densité de la population, débouche sur une transformation radicale du milieu naturel. La forêt fait place à des recrûs de plus en plus jeunes et finit par être éliminée. Entre le stade de la couverture forestière trouée de cultures et celui de l'occupation agricole intégrale, la savanisation constitue une étape facultative. Dans beaucoup de cas, un paysage dénudé prend la place d'un paysage forestier dense.

La destruction de la forêt lève certains obstacles, directs ou indirects, à une croissance démographique rapide ; la *soil selection* se développe, et les types de champs se multiplient en réponse à la mise en évidence de la diversité édaphique. Mais l'identité même de ces sociétés, qui tient à l'organisation et à la culture, n'est pas fondamentalement affectée. Le cas des Zandé (Zaïre) et des peuples du groupe Akan (Ghana, Côte-d'Ivoire) prouve qu'un ensemble dont l'aire géographique est très inégalement peuplée à l'intérieur du domaine forestier, ou se partage entre forêt et savane, ne voit ni son unité ni sa continuité mises en question, sinon peut-être à très long terme. L'adaptation différentielle à un environnement contrasté n'affecte guère que la périphérie du système, c'est-à-dire les trois éléments suivants : l'organisation technique de la production ; les rapports sociaux qui sont le plus étroitement liés à celle-ci ; la façon dont le tout s'inscrit dans l'espace. Elle laisse intact le noyau dur, réellement constitutif du groupe, formé des structures proprement sociales, des croyances et des valeurs.

Accroissement démographique

Deux faits fondamentaux marquent, par rapport à la période immédiatement antérieure, les temps actuels, du point de vue de la densité de population et du rôle médiateur qu'elle joue entre milieu naturel et sociétés d'agriculteurs. C'est d'abord ce qu'on appelle l'explosion démographique. Les populations déclinantes, ou en état de stagnation, ont vu la situation se redresser dans la plupart des cas ; celles qui augmentaient à un rythme modéré le font de plus en plus vite, au point que, avoir 50 % de la population en moins de 15 ans et des taux d'accroissement de

3 % ou plus a cessé d'être exceptionnel. D'autre part, la date de l'inflexion démographique varie d'une population et d'une aire géographique à l'autre. Certains groupes ou peuples inclus dans la forêt équatoriale ou vivant au voisinage de celle-ci connaissaient encore, vers 1960, un état de régression : Nzakara du bassin supérieur de l'Oubangui (Retel-Laurentin, 1974), Mongo de la cuvette congolaise (Huysecom-Wolter, 1963). Au Gabon, les populations de l'Ogooué enregistrent depuis quelques années seulement de faibles excédents de naissances sur les décès. A Madagascar, le changement s'est manifesté plus tôt : c'est vers la fin des années 1940 que la stagnation a fait place à une augmentation à présent très rapide (Chevalier, 1952).

Du point de vue de la répartition géographique de ce phénomène, ce sont les noyaux de forte ou de très forte densité de population qui ont été les premiers à produire des excédents substantiels et restent aujourd'hui le siège de la plus vigoureuse expansion démographique. C'est surtout à l'intérieur de ces noyaux que la production des excédents exerce le maximum d'effets : passer en une génération de 5 à 10 hab/km² ne transforme radicalement ni l'écosystème naturel ni la place des hommes dans cet écosystème ; passer de 500 à 1 000, en revanche, remet en cause tous les rapports établis, aussi bien des hommes avec la nature que des hommes entre eux. Les sociétés qui, au départ, manquaient de terres, n'ont plus le temps d'ajuster leurs techniques et leurs rapports de production à une pression rapidement croissante. Il en résulte que les situations de blocage se multiplient et tendent même à devenir la règle dans le haut de l'échelle des densités rurales. Le déversement géographique des excédents soit à la frange des taches peuplées, soit par-delà les obstacles naturels qui délimitent ces dernières, devient de plus en plus général et massif. Dans le contexte démographique actuel, la migration vers les terres neuves apparaît souvent comme la seule issue, mais cette solution est de plus en plus difficile à mettre en œuvre.

Développement des cultures commerciales

L'autre fait marquant de la période actuelle consiste dans le développement considérable des cultures dites commerciales ou de rente, destinées pour l'essentiel à l'approvisionnement des pays industriels extra-tropicaux. Il n'existe pratiquement plus de paysannerie tropicale qui ne soit pas vendeuse d'une fraction de sa production. Il en résulte un accroissement considérable des besoins de terre, qui exerce une pression importante sur les espaces forestiers de la zone équatoriale et de ses marges, et cela en raison de la nature des produits exigés par le marché et que seul l'écosystème forestier tropical est capable de lui fournir : cacao, café, bananes et fruits divers, huiles de palme et de palmiste, caoutchouc naturel. Ces produits sont à la fois plus variés et moins facilement concurrencés (par la chimie ou les agricultures tempérées) que les productions des écosystèmes de savanes (coton et arachides, pour l'essentiel). Il s'agit principalement de cultures d'arbres ou d'arbustes qui occupent le sol pour une longue durée et s'insèrent dans l'écosystème naturel sans le transformer radicalement. Dans les régions très peuplées, lorsque les cultures commerciales se développent aux dépens des cultures alimentaires, une partie de l'argent obtenu sert à acheter des vivres de provenance extérieure. Mais les superficies consacrées à ces cultures atteignent une limite. Pour des densités de l'ordre de 100 à 200 hab/km², il est néanmoins remarquable de constater la place appréciable tenue par les vergers familiaux de cacaoyers en pays Yoruba (sud-ouest du Nigéria ; Gourou, 1960) et de *Coffea arabica* sur le plateau Bamiléké (ouest du Cameroun). Dans ce dernier cas, ce résultat est obtenu au prix d'une association intime, sur des champs mixtes, de la plante commerciale et des cultures vivrières. Au Rwanda, par contre, en dehors des secteurs encadrés par l'organisation dite paysannats, on assiste à la régression des caféières, devenues incompatibles avec des densités qui se sont élevées localement jusqu'à 500 à 600 hab/km². L'expansion importante des vergers commerciaux correspond aux domaines de forêt intacts ou peu entamés assortis d'un peuplement faible ou tout au plus moyen. Tantôt il y a eu, comme au Cameroun, dans la région de Yaoundé-Ebolowa, diffusion du cacaoyer dans une région déjà occupée, mais soumise à une agriculture très extensive et lacunaire. Tantôt, la plante et son exploitation ont constitué à la fois la raison d'être et le support économique d'un peuplement pionnier. Le mouvement le plus célèbre est celui qui a balayé d'est en ouest, à partir de la chaîne d'Akwapim, la forêt du Ghana (Hill, 1961). Depuis une trentaine d'années, celle de Côte-d'Ivoire est à son tour le siège de phénomènes comparables : ainsi, la propagation des vergers depuis la région de Dimbokro vers la « boucle du cacao » (Benveniste, 1974).

L'occupation en tache d'huile de la forêt par les vergers commerciaux a l'inconvénient d'immobiliser d'immenses surfaces. Du moins, les portions d'espace ainsi spécialisées se trouvent-elles très souvent à l'écart des noyaux les plus fortement peuplés. Sauf exceptions, ce ne sont pas celles où les excédents démographiques issus de ces noyaux auraient naturellement tendance à se déverser. Quand ils le font, c'est qu'une motivation proprement économique vient supplanter la pure et simple faim de terre. La capacité d'accueil relativement faible de l'arboriculture pratiquée sous la forme extensive, voire de semi-cueillette, offre un sérieux avantage : celui de maintenir intacts, pour l'essentiel, les caractères du milieu naturel. L'ambiance forestière, le mode de fonctionnement de l'écosystème et même jusqu'à un certain point la flore des grands arbres (en partie conservés pour l'ombrage) sont préservés. Tout se passe comme si, en liaison avec un plafond de densité humaine assez bas, imposé par cette forme d'économie, de vastes portions de l'écosystème forestier se trouvaient pour ainsi dire mises en réserve, et provisoirement soustraites à d'autres formes d'exploitation, beaucoup plus destructrices.

Intensification et occupation des terres neuves

En résumé, les circonstances nouvelles, nées d'un accroissement démographique accéléré et de la pression de plus en plus forte des économies dominantes, ont eu deux résul-

tats principaux : faire croître les densités très au-delà des capacités de production et de progrès des systèmes existants, en créant une masse énorme de migrants potentiels ; susciter la consommation accélérée de l'espace forestier tropical. Certaines réponses à ces problèmes visent à intensifier l'agriculture, d'autres consistent à encadrer, organiser ou planifier l'occupation des terres vacantes à partir des noyaux de surpeuplement. Cette deuxième voie s'est révélée décevante : la prise en charge d'une migration peuplante revient cher et les migrants se plient difficilement aux contraintes jugées nécessaires, tant en ce qui concerne le partage du sol que les pratiques agronomiques ; les échecs sont nombreux et l'encadrement effectif ne touche au mieux qu'une fraction des cultivateurs à la recherche de terres (Raison, 1973). La colonisation des terres neuves n'a jamais ou presque jamais réussi à elle seule à arrêter la croissance démographique dans les aires de départ. Quant à l'intensification, des formules efficaces ont été mises au point, combinant en général la diffusion de variétés de plantes à haut rendement, la pratique d'un élevage fortement intégré à la culture, la distribution d'engrais chimiques, des aménagements hydrauliques ou anti-érosifs, certaines améliorations de l'outillage, une utilisation plus rationnelle de l'espace et du temps, dans le cadre des exploitations existantes (voir chapitre 20). Mais en dehors des succès enregistrés en matière de riziculture, les solutions se font attendre ; le mélange systématique des cultures, l'hétérogénéité locale de l'écosystème, les difficultés de la sélection clonale compliquent la tâche des innovateurs. Si les paysanneries sont réceptives, leur pauvreté, dans les secteurs de haute densité, et la faible valeur en argent d'une production presque exclusivement vivrière font qu'il est extrêmement difficile d'équilibrer un budget d'exploitation comportant des achats d'engrais chimiques. Les agroécosystèmes forestiers spécialisés dans la fourniture de denrées d'exportation posent des problèmes d'une autre nature. Ici, les disponibilités monétaires existent, mais les arboriculteurs se refusent à se priver des avantages et des facilités de l'extensif, tels que les a mis en évidence la grande enquête statistique menée il y a une vingtaine d'années chez les cacaoyiculteurs du pays Yoruba (Nigéria du sud-ouest ; Gourou, 1960). Faire de l'intensif sans travailler davantage, pour un revenu donné, est possible, mais cela exige une technicité qui n'est pas si commode à acquérir et une certaine concentration de moyens matériels. On peut alors passer à des formules coopératives ou à des entreprises dans lesquelles les paysans-planteurs gravitent autour d'unités techniques modernes, selon le modèle de la culture en association. Sous l'égide du capital d'État, les planteurs villageois de la Côte-d'Ivoire représentent une version moderne de la formule, appliquée cette fois au palmier à huile et à ses produits ; dans le cadre d'une opération animée par la Société pour le développement et l'exploitation du palmier à huile, ils étaient plus de 3 000 en 1972, groupés autour d'un certain nombre de complexes agro-industriels, échelonnés en arrière du littoral. Il s'agit d'un élargissement de la grande exploitation capitaliste, par satellisation des forces de travail adjacentes, dans un milieu géographique peuplé, et parfois fortement peuplé. Ni son poids économique ni la place qu'elle tient dans l'écosystème forestier tropical ne se comparent à ceux de l'arboriculture familiale de type courant.

Déplacements de population

Les mouvements de population vers les « terres neuves » résultent d'une charge démographique croissante et de besoins qui ne peuvent plus être satisfaits sur place. D'autres déplacements n'ont plus pour motif la recherche de terres à cultiver pour se nourrir. Les raisons qui les déterminent se placent à un niveau dépassant largement les systèmes de production locaux ou régionaux. Ils n'en ont pas moins pour conséquence de transférer d'un lieu à un autre la charge sur le sol, et de modifier plus ou moins profondément la carte des densités de population.

Une première forme de déplacement est représentée par les migrations dirigées de la savane vers la forêt. Le cas le plus remarquable est celui des mouvements en provenance du nord de la Côte-d'Ivoire et du Ghana, et surtout de la Haute-Volta, à destination des régions forestières des deux premiers pays, productrices de café et de cacao. Au Ghana, où le phénomène est ancien, il avait abouti dès les années 1950 à une sorte d'inversion des densités, entre la savane et la forêt, par rapport à la situation initiale. En Côte-d'Ivoire résidaient, vers la fin des années 1960, en milieu forestier, plus de 100 000 originaires de la Haute-Volta ; il y avait aussi plus de 200 000 travailleurs temporaires ou saisonniers d'origine étrangère, voltaïque ou malienne essentiellement, accompagnés d'une centaine de milliers de femmes et d'enfants. Par accumulation, se sont ainsi créés, dans la forêt de Côte-d'Ivoire, un certain nombre de noyaux de densité, de l'ordre de 40 à 50 hab/km^2, qui font rapidement tache d'huile.

La deuxième forme de déplacement met en jeu la migration des ruraux vers les villes et surtout les grandes métropoles, dont beaucoup se concentrent dans la zone forestière. L'Afrique noire (non comprise l'Afrique du Sud) comptait 5 villes de plus de 100 000 habitants en 1940, 17 en 1955, 56 ou 57 en 1970. Dans le même temps, la population totale de ces villes est passée de 700 000 à 3 millions d'habitants, puis à 14,5 ou 15 millions (Vennetier, 1972). Cette population néo-urbaine se nourrit en partie de vivres importés de la zone tempérée, mais continue à dépendre largement des ressources agricoles de la zone tropicale elle-même. Mais ce sont rarement les régions d'origine des migrants urbains qui jouent le rôle principal dans l'approvisionnement des grandes agglomérations. Il y a donc déplacement du besoin de terres : des importations de riz chinois ont permis, en 1975, de nourrir les habitants de Tananarive. D'autre part, à mesure que les villes, et surtout les capitales se développent, des régions orientent leur agriculture en fonction du marché qu'elles représentent : ce sont soit les régions qui entourent les cités et au bénéfice desquelles joue un facteur de proximité, soit des régions plus éloignées mais disposant d'avantages particuliers (qualité des sols, bonne desserte par les voies de communication menant à la ville, terres disponibles). Abidjan, par exemple, s'approvisionne en ignames dans le

nord-ouest de la Côte-d'Ivoire où naît une agriculture vivrière spéculative ; en pleine forêt, vers Divo, un autre secteur se spécialise dans la production des bananes-plantain. Entre les cultures vivrières à fins commerciales et les cultures d'exportation s'institue dans de nombreux pays de la zone forestière une véritable compétition, aboutissant à un partage géographique, parfois très net : au Cameroun, le pays Bassa, bien qu'il se situe en pleine forêt, a toujours refusé le cacao, mais à présent fournit le double marché urbain de Douala et Yaoundé (Champaud, 1970). Avec ce type de demande, émanant de villes bien desservies par un réseau de communications à moyenne et quelquefois longue distance, la réponse agricole peut se localiser avec bien plus de souplesse que dans le cas de l'autoconsommation villageoise. Elle devient relativement indépendante des densités rurales préexistantes. Les effets sur l'écosystème sont à l'opposé de ceux que détermine la croissance démographique *in situ* : la pression se répartit de façon souple sur l'espace, au lieu de renforcer les tensions locales ou régionales.

Un troisième type de déplacement concerne l'évolution de l'habitat dans les régions forestières ou les savanes guinéennes, de densité de population modeste. Les administrations coloniales, surtout en Afrique centrale, avaient procédé à des opérations de regroupement. Celles-ci comprenaient le transfert de la population jadis éparpillée le long des pistes principales ou des routes ; le regroupement des petites unités d'habitat en villages d'une certaine importance ; enfin la fixation de ces derniers à des emplacements choisis en principe une fois pour toutes. Entreprises à l'origine sous la contrainte, les opérations sur l'habitat ont finalement été acceptées par la population. Au Gabon, la plupart des villages demeurés dans la forêt en sont sortis pour se fixer le long des axes de circulation et le peuplement est aujourd'hui presque intégralement linéarisé. D'autre part, vers 1950, des leaders ont mené, tant au niveau régional qu'au niveau national, une action revendiquant la création de villages de regroupement pouvant atteindre ou dépasser le millier d'habitants : bien plus que ce qui se faisait jusque-là (Sautter, 1966). L'un des motifs était de rendre possible la mise en place d'équipements, notamment scolaires et sanitaires, nécessitant un minimum de concentration. Au Cameroun, sur le plateau Bamiléké, on a tenté de créer, durant les années 1960, un certain nombre d'agglomérations paysannes pouvant atteindre ou dépasser 10 000 habitants, à la place d'un habitat intégralement dispersé. En Tanzanie, la décision a été prise à la fin de 1973 de généraliser les regroupements et depuis 1974, des lieux de résidence permanente, régulièrement espacés, jalonnent les routes dans la forêt sèche (*miombo*), couvrant toute la partie centrale du pays. La création de villages artificiels signifie pour des agriculteurs pratiquant la jachère de longue durée, à relativement court terme, des champs éloignés de l'habitat. Il faut alors intensifier l'agriculture, de manière à prolonger indéfiniment l'exploitation du sol dans le rayon d'accessibilité ; ou bien dédoubler l'habitat par la création, à proximité des champs, de hameaux de culture temporairement occupés. Cette dernière solution est celle qui se met en place spontanément dans un pays tel que la Côte-d'Ivoire : les planteurs familiaux se dispersent dans leurs fermes isolées au milieu des vergers, tout en ayant une installation officielle dans des sortes de villages-centres, pour lesquels un gros effort de modernisation et d'équipement est consenti à la fois par les intéressés et par les pouvoirs publics.

Ainsi, soit de façon ménagée soit sous la forme d'opérations concertées ou par voie d'autorité, on s'achemine dans tous les cas vers un début d'urbanisation en milieu rural.

Nouvelles formes d'exploitation

Ce sont d'abord les grandes exploitations agricoles modernes qui, en milieu forestier, méritent doublement le nom de plantations : elles sont étrangères au monde rural traditionnel (Gourou, 1966) et les plantes cultivées sont le plus souvent des arbres ou des arbustes. Les autres formes d'exploitation en grand du milieu tropical humide concernent le bois et la production de pâte à papier (voir chapitres 20 et 21).

Par rapport aux activités rurales habituelles, ces formes d'exploitation présentent des traits originaux. La surface mobilisée par unité de production est importante, et de même les quantités mises sur le marché. Cela exige des capitaux importants et des compétences étendues sur le double plan des techniques et de la capacité d'organisation. On a donc nécessairement affaire à des entreprises étrangères au monde rural. De plus en plus souvent la formule, typiquement capitaliste à l'origine, au sens de l'indépendance par rapport à l'État, est reprise en compte par des gouvernements qui cherchent l'efficacité économique, et fait l'objet d'investissements publics. Un deuxième trait de ces formes d'exploitation réside dans l'économie de main-d'œuvre, grâce à la mécanisation (voir chapitre 21). Il s'agit donc d'activités qui ne sont dans l'ensemble ni tributaires ni créatrices de densités humaines, et peuvent d'autant plus exclusivement se consacrer à l'approvisionnement du marché ou d'usines situées en aval.

Conclusion

En conclusion, il est nécessaire de souligner les oppositions et les contradictions auxquelles doit faire face la meilleure gestion de l'écosystème forestier tropical. Ce sont, dans le cas des essarteurs, les exigences contradictoires de la productivité du travail (qui pousse à l'extensif et à la mobilité), et de l'accès à des équipements concentrés. Le système des plantations familiales à destination commerciale est lui-même écartelé entre une voie de facilité qui le fait s'étendre de proche en proche, au risque d'épuiser rapidement les réserves de sols forestiers, et le chemin de l'intensif, difficile, mais qui permet de densifier les équipements et de réaliser des économies externes. Bien des espaces forestiers intacts constituent encore, comme par exemple les 3e et 4e zones du Gabon, le domaine réservé de l'exploitation des bois.

Mais ailleurs, les noyaux surpeuplés sont plus proches et commencent à déverser leurs excédents, ou bien ce sont les fronts pionniers de planteurs paysans qui viennent disputer l'espace ou se le voir disputer par les exploitations capitalistes de diverses sortes. Il n'existe pas de solutions miracles ni de remèdes définitifs à ces problèmes et chaque pays doit trouver les voies et les compromis en accord avec ses conditions géographiques propres et ses grandes options d'ordre politique (voir chapitre 21).

Les recherches nécessaires et les priorités

Le premier type de travaux souhaitables, et à généraliser le plus rapidement possible, vise à définir et cartographier à moyenne échelle (1/500 000 à 1/1 000 000), à l'intérieur de chaque espace où la relation population/ressources atteint une zone critique, des sous-espaces classés selon leur potentiel écologique. Cela en se plaçant du point de vue des besoins de la population et en excluant toute référence à l'exploitation directe du potentiel forestier par les moyens techniques modernes et pour les besoins du marché. Ce genre de cartographie ne peut se faire à l'aide des seuls critères physiques réputés objectifs. Ces derniers doivent être hiérarchisés selon la façon dont les cultivateurs jugent eux-mêmes ce milieu et en conçoivent l'utilisation. Les sous-espaces n'ont pas à être homogènes au sens strict du mot, mais conçus de telle sorte que chaque unité, globalement inférieure ou supérieure à sa voisine (du point de vue écologique), englobe cependant la diversité des aspects naturels requis pour la bonne marche du système agricole considéré. L'écueil à éviter est celui des cartes d'aptitudes culturales qui renseignent en chaque point sur les rendements à attendre du sol, mais en aucune façon sur le potentiel d'ensemble des espaces de vie. Il convient de réaliser d'abord une revue générale de tous les travaux accomplis jusqu'à présent en ordre dispersé et qui répondent à ces exigences ; puis une critique comparative de ces travaux, aboutissant à retenir ou à proposer une méthode-type, la plus économique et la plus facile à généraliser ; enfin un test en vraie grandeur à un niveau spatial qui soit au moins celui d'une vaste région. Le premier travail n'a jamais été fait, mais il existe des études de potentiel naturel (*land capability studies*). Plus généralement, sur les problèmes et les techniques de la *land classification*, un excellent article fait le point des travaux de langue anglaise, principalement mais pas exclusivement sur l'Afrique (Thomas, 1969). Dans ce même domaine de la catégorisation du milieu naturel par unités globales susceptibles d'être mises en rapport commodément avec l'occupation et les besoins humains, il faut citer les travaux des géographes soviétiques. Une excellente étude articulant le point de vue physique et les besoins des utilisateurs porte sur Madagascar ; sous le titre *Les conditions géographiques de la mise en valeur agricole* (Bied-Charreton *et al.*, 1975), elle comporte un jeu de 12 feuilles au 1/500 000 représentant la « valeur des unités physiques », et celles-ci sont classées dans une échelle dégressive de 24 niveaux.

Le deuxième type de recherches souhaitables concerne la cartographie des densités de population. Les cartes de la densité humaine sont distinctes des cartes de localisation des habitants par points; mais les deux sortes de cartes qui donnent une représentation complémentaire des faits sont souvent associées dans une même publication. Les trois problèmes spécifiques auxquels se heurte la cartographie des densités sont : celui de la détermination préalable de la position réelle occupée dans l'espace par les unités recensées; celui du choix d'une trame, c'est-à-dire du partage de la carte en surfaces de dimensions relativement homogènes, en vue de calculer le rapport population/kilomètre carré; enfin, la question du choix des intervalles de densité appelés à constituer les classes de représentation. Le deuxième problème est le plus délicat; une variété de solutions ont été proposées et mises en application. Diverses publications ont déjà fait le point des questions diverses posées par la préparation d'une carte des densités (Sautter, 1966). Il importe de les répertorier. Mais dans le cas de cartes destinées à être confrontées avec les cartes du potentiel écologique agricole, il importe que le calcul soit fait et les résultats présentés à l'intérieur de la trame adoptée pour les unités physiques d'utilisation du sol. C'est ce qu'ont fait les géographes de Madagascar en soustrayant de la surface prise en compte pour le calcul la fraction des unités physiques dont le caractère naturel exclut toute possibilité d'amélioration. Il convient comme eux d'associer systématiquement à la carte du potentiel écologique, partout où se pose un problème d'inventaire des ressources préalablement à un effort de développement régional (ou national), une carte des densités.

Le troisième type de cartes à prévoir devrait représenter non plus les densités réellement atteintes, mais les densités maximales compatibles avec le maintien en équilibre de la population et de l'écosystème local. Cette notion de densité maximale correspond à la pleine utilisation du milieu, avec les techniques et selon les conceptions de ses occupants en chaque point. Elle correspond à la *human carrying capacity of land* d'Allan (1967), qui indique une méthode didactique pour calculer cette grandeur. On peut aussi de façon empirique repérer les critères de surcharge indiquant à partir de quelle valeur l'équilibre est dépassé. Ce travail suppose évidemment qu'une carte de la densité ait déjà été préparée. L'intérêt d'une cartographie de ce type réside dans la comparaison qu'elle rend possible, unité spatiale par unité spatiale, entre densité effective et densité maximale admissible. A partir de cette confrontation, il devient très facile de préparer une nouvelle carte indiquant, pour chaque unité, la marge positive ou négative qui sépare la situation réelle de la situation limite. Cette marge peut être exprimée en pourcentage ou en valeur absolue de densité, ou encore, de façon plus pratique, en habitants : tant d'habitants de plus que l'écosystème local ne peut en supporter longtemps sans risque ou sans transformation du système d'utilisation du sol, ou au contraire tant d'habitants supplémentaires pouvant être accueillis en toute sécurité et sans rien changer aux pratiques existantes. Un dernier développement cartographique souhaitable consisterait à établir un document similaire à échéance de quinze ou trente ans (1/2 généra-

tion ou une génération entière). Pour chaque unité spatiale de base, il suffirait d'extrapoler aux dates correspondantes la tendance démographique telle qu'elle peut être tirée du dernier recensement et d'un recensement d'une dizaine d'années plus ancien.

L'ensemble des cartes proposées plus haut constituerait un dossier unique, présentant la meilleure information possible sur les variations dans l'espace de la production potentielle, de la densité de population et des rapports entre ces deux éléments. Un tel dossier permettrait aux preneurs de décisions de localiser les secteurs critiques; de se rendre compte du degré d'acuité des problèmes selon les lieux; de connaître la marge de temps et de jeu dont ils disposent dans les sous-espaces les moins menacés; d'apprécier l'exutoire offert ou non (et pour combien de temps), par certains secteurs aux excédents de population qui se dégagent ailleurs; de réaliser un équilibre entre l'intensification de l'agriculture et la mise en valeur de terres encore vacantes; de juger de la possibilité d'adjoindre ou non des cultures commerciales aux cultures d'autoconsommation, ou éventuellement de les étendre.

A plus petite échelle, un autre type de cartographie ne concernerait plus les seuls espaces suffisamment occupés, mais indistinctement la totalité de la surface, occupée ou non, et par n'importe quelle forme d'activité. La légende de la carte distinguerait les grandes catégories suivantes : 1. Forêt intacte ; 2. Forêt exploitée, il y a moins d'une génération, par l'essartage, mais abandonnée par ses occupants ; 3. Espaces affectés sur des étendues significatives aux formes capitalistes de la production, sans bouleversement de l'écosystème (exploitation forestière, élevage extensif) ; 4. Espaces transformés radicalement par les complexes agro- ou sylvo-industriels ; 5. Étendues régulièrement soumises à l'essartage, à l'exclusion de toute forme d'agriculture permanente ; 6. Étendues affectées en partie à l'essartage, en partie à la culture permanente ; 7. Domaine où l'écosystème a été totalement artificialisé. Certaines de ces catégories devraient être subdivisées. Ainsi 5 en *5a* et *5b*, selon que l'habitat est fixé ou non, et en *5c* lorsqu'il y a organisation systématique des parcours ; de même, 7 en *7a* (culture permanente sans fertilisation du sol), *7b* (culture permanente sous couvert arboré), *7c* (plusieurs récoltes par an). Un figuré spécial indiquerait l'existence d'aménagements modifiant le milieu. Une catégorie supplémentaire pourrait être instituée pour signaler les vergers commerciaux à caractère familial, susceptibles de couvrir de vastes espaces d'un seul tenant. Enfin, en surimpression, un jeu de trames indiquerait, pour les catégories 5 à 7, si l'on a affaire à des espaces exploités en deça des possibilités écologiques, à des espaces où l'agrosystème est juste en équilibre, à des espaces où la pression agricole excède les possibilités du milieu forestier. Une telle cartographie ne ferait pas double emploi, avec le *World atlas of agriculture* (1969), dont la problématique est tout à fait différente. Le principe en est assez simple et général pour que la réalisation puisse être envisagée à l'échelle du continent, en tenant compte des particularités de cette aire géographique.

Quant aux pratiques contribuant à faire vivre plus de monde sur une surface forestière donnée, ou à améliorer le niveau de vie des cultivateurs pour une même dépense de travail, le problème n'a pas à être abordé seulement sous l'angle de l'intensification ou de l'aménagement technique (voir chapitre 21); c'est au niveau de l'agriculture à longues jachères que l'on se place, en recherchant la meilleure utilisation du temps et de l'espace dont disposent les cultivateurs. Le gain sur les deux plans peut être obtenu de différentes façons, dont l'inventaire complet ne semble pas avoir été fait jusqu'ici. Or il s'agit d'une tâche peu coûteuse et pouvant être conduite dans un temps limité. Elle mérite donc un haut degré de priorité. Les informations sont à rechercher aussi bien dans la pratique des systèmes agricoles existants, décrites par de nombreux ouvrages ou rapports, que dans les expériences réalisées dans un certain nombre de pays. Les spécialistes se sont surtout préoccupés d'allonger la phase culturale (voir chapitre 20), tout en ménageant les sols par des successions bien réglées. Moins d'attention a été prêtée au rythme d'alternance entre culture et jachère. On sait seulement qu'après un temps limité de repos une année supplémentaire n'ajoute plus grand-chose aux réserves organiques reconstituées. Quand les essarteurs ont le choix, ils préfèrent défricher des jachères peu anciennes que de s'attaquer à une vieille forêt; les cultivateurs visent avant tout l'économie de travail et, dans une masse d'arbres à bois tendre, le travail va beaucoup plus vite. L'avantage demeure même si, pour compenser la perte de rendement, il faut étendre un peu les surfaces. Les rendements comparés par unités de surface, au terme de différentes durées de jachère, ont déjà fait l'objet de mesures ici ou là. Il faudrait y ajouter un bilan comparatif du travail dépensé et de la production obtenue dans chaque cas. Il serait alors possible d'élaborer un modèle rationnel d'agriculture à jachères forestières et de l'adapter à diverses situations, notamment en fonction de la densité de population. Il faut noter que beaucoup d'agriculteurs font alterner deux phases de jachère, une courte et une longue; dans l'intervalle la culture reprend, mais avec des plantes différentes. Il y a là un élément de rationalité à prendre en compte et des possibilités de progrès existent pourtant dans cette voie. On a accordé, par contre, une certaine attention au réarrangement géométrique de la distribution du sol entre les cultivateurs, et de la répartition des cultures, une année donnée, par rapport aux jachères. Les avantages de la formule, aux yeux des agronomes, sont évidents, notamment en ce qui concerne les traitements phytosanitaires et le contrôle de la discipline culturale. Mais elle heurte le principe même de l'agriculture à longues jachères, qui est de s'adapter à l'écosystème forestier jusque dans ses moindres nuances. En effet, les agriculteurs ajustent la forme et la surface de leurs champs aux variations édaphiques, alors qu'une géométrie parcellaire imposée du dehors les en empêche. Elle est créatrice d'inégalités entre les détenteurs de lots : dans le milieu de forêt sèche où sont implantés les paysannats de l'est du Rwanda, les attributaires malchanceux, dont les cultures de sorgho sont médiocres, sont en fait victimes d'infimes dénivellations topographiques (Silvestre, 1974).

Un dernier point mérite aussi des recherches : les pratiques destinées à faciliter et accélérer la reprise forestière après culture. Ces pratiques ne semblent avoir été ni répertoriées ni codifiées en vue de leur transplantation ou généralisation. Des techniques de reboisement ou de simple défense contre l'envahissement d'une parcelle par les herbes existaient jadis au bas Congo. Ailleurs ont été signalés des procédés consistant à enrichir une jachère débutante en espèces ligneuses à croissance rapide, voire à créer de toutes pièces une jachère buissonnante artificielle. La transition de la culture au recrû forestier est spontanément assurée par des plantes comme le bananier plantain ou le manioc, et cela d'autant plus que les sarclages sont interrompus quand elles atteignent un certain développement. Les agronomes avaient pris soin, dans l'ancien Congo belge, de clore les successions culturales imposées aux cultivateurs par ces mêmes plantes à long cycle de développement. Dans la région orientale de Madagascar, une action est en cours pour activer la régénération forestière après culture, en plantant en même temps que le riz de première année, des *Grevillea* qui, le champ abandonné, envahissent la parcelle sous la forme d'un dense couvert buissonnant. Cette technique du *tavy amélioré* rejoint la pratique spontanée de certains groupes de l'est du Nigéria. C'est un exemple qui va dans le sens de l'économie d'espace par les cultivateurs à longues jachères, autrement dit d'une élévation de la densité de population limite compatible avec le système. Ce bilan de recherches devrait porter une attention particulière à toutes les tentatives analogues dans le même sens, ainsi qu'à la « réponse » des agriculteurs impliqués dans ces actions.

Il convient enfin d'insister sur le danger de sous-estimer les besoins réels des cultivateurs à longue jachère. Très régulièrement, ceux-ci sont calculés au plus juste. N'ont souvent été pris en compte que les portions de forêt en cours d'exploitation ou portant les signes visibles d'une mise en culture récente. Or il est fréquent que des cycles d'exploitation à long terme alternent avec des cycles plus courts; des secteurs entiers de forêt semblent alors inutilisés, alors qu'ils sont nécessaires au bon fonctionnement du système. Le calcul au plus juste tend par ailleurs à négliger les besoins supplémentaires liés à terme aux excédents démographiques, et il fait fi d'une manière générale des caractères particuliers et originaux de ces sociétés. Celles-ci tirent en effet une part non négligeable de leur subsistance de ressources non agricoles : produits de chasse, de pêche ou de ramassage. Ces ressources supposent le libre accès à un domaine de forêt normalement plus étendu que celui qui correspond aux stricts besoins agricoles. A trop limiter la surface impartie aux groupements en place, on risque de créer des « réserves ». La connaissance de ces sociétés et civilisations des écosystèmes forestiers tropicaux est donc indispensable aux prises de décision relatives à l'allocation des terres; il en sera question dans la deuxième partie de ce chapitre.

Bibliographie

ALEXANDRE, P.; BINET, J. *Le groupe dit Pahouin (Fang-Boulou-Beti)*. Paris, Presses Universitaires de France, 1958, 152 p.

ALLAN, W. *The African husbandman*. 2nd ed. Edinburgh, Oliver and Boyd et Barnes and Noble (1965), 1967, 505 p.

BARBIER, J. C. *Les villages pionniers de l'opération Yabassi-Bafang. Aspects sociologiques de l'émigration bamiléké en zone de forêt dans le département du Nkam (Cameroun)*. Yaoundé, ORSTOM, 1971, 303 p. multigr.

BARRAL, H.; FRANQUEVILLE, A. *Atlas régional Sud-Est. République Fédérale du Cameroun*. Yaoundé, ORSTOM, 1969, cartes au 1/500 000, 53 p.

BÉGUIN, H. *La mise en valeur agricole du sud-est du Kasaï*. Publications INEAC, sér. sci., n° 88, 1960, 289 p.

BENVENISTE, C. *La boucle du cacao, Côte-d'Ivoire. Étude régionale des circuits de transport*. Paris, ORSTOM, 1974, 221 p.

BIED-CHARRETON, M.; DANDOY, G.; RAISON, J. P. *Espaces naturels et développement rural. Un travail collectif de cartographie sur Madagascar: principes, méthodes, applications*. Paris, ORSTOM, 1975, 37 p. multigr., cartes.

BOHANNAN, P. *Tiv farm and settlement*. London, His Majesty's Stationery Office, 1954, 87 p.

BOSERUP. E. *The conditions of agricultural growth; the economics of agrarian change under population pressure*. London, Allen and Unwin, 1965. Chicago, Aldine, 1966, 124 p. Traduit en français sous le titre: *Évolution agraire et pression démographique*. Paris, Flammarion, 1970, 222 p.

BOURGEAT, F. *Contribution à l'étude des sols sur socle ancien à Madagascar. Types de différenciation et interprétation chronologique au cours du Quaternaire*. Tananarive, ORSTOM, 1970, 2 vol., 310, 126 p. multigr.

BOUTRAIS, J. Les conditions naturelles de l'élevage sur le plateau de l'Adamaoua. *Cahiers ORSTOM* (Paris), *sér. Sci. humaines*, vol. 11, n° 2, 1974, p. 145–198, 2 cartes.

CHAMPAUD, J. Mom (Cameroun) ou le refus de l'agriculture de plantation. *Études Rurales* (Paris), n°° 37, 38, 39 (Terroirs africains et malgaches), 1970, p. 299–311.

——. *Atlas régional Ouest. II. République Unie du Cameroun*. Yaoundé, ORSTOM, 1973, cartes au 1/500 000 et au 1/1 000 000, 113 p.

CHEVALIER, L. *Madagascar, populations et ressources*. Paris, Presses Universitaires de France, 1952, 212 p. (Travaux et Documents de l'Institut national d'études démographiques, cahier n° 15).

COULAUD, D. *Les Zafimaniry. Un groupe ethnique de Madagascar à la poursuite de la forêt*. Tananarive, Imprimerie Fanontam-Boky Malagasy, 1973, 385 p.

DANDOY, G. *Terroirs et économies villageoises de la région de Vavatenina (Côte orientale malgache)*. Paris, ORSTOM, 1973, 94 p., cartes (Atlas des structures agraires à Madagascar. I.).

DUBY, G. *L'économie rurale et la vie des campagnes dans l'Occident médiéval (France, Angleterre, Empire, IX-XV° siècles)*.

Essai de synthèse et perspectives de recherches. Paris, Aubier, 1962, 2 vol., 822 p.

FLOYD, B. *Eastern Nigeria. A geographical review*. London, Macmillan, 1969, 359 p.

FORDE, C. Daryll. Land and labour in a Cross River village, southern Nigeria. *Geographical Journal*, vol. 90, no. 1, 1937, p. 24–51.

FRANQUEVILLE, A. *Atlas régional Sud-Ouest. I. République Unie du Cameroun*. Yaoundé, ORSTOM, 1973, cartes au 1/500 000 et 1/1 000 000, 93 p.

GILLMANN, C. A population map of Tanganyika Territory, *Geographical Review*, vol. 26, no. 3, 1936, p. 353–375.

GOUROU, P. *Les pays tropicaux. Principes d'une géographie humaine et économique*. Paris, Presses Universitaires de France, 1947, 199 p. ; 4e ed., 1966, 271 p. ; 1969, 272 p.

GOUROU P. *La densité de la population rurale au Congo belge*. Bruxelles, Académie Royale des Sciences coloniales, Classe des Sciences naturelles et médicales, 1955, 168 p.

——. Cartes de la densité et de la localisation de la population dans la province de l'Équateur. In: *Atlas général duCongo*. Bruxelles, Académie Royale des Sciences d'Outre-Mer, 1960, cartes et notice de 22 p.

——. Les cacaoyers en pays Yoruba: un exemple d'expansion économique spontanée. *Annales Économies, Sociétés, Civilisations* (Paris), n° 1, 1960, p. 60–82.

——. *Pour une géographie humaine*. Paris, Flammarion, 1973, 388 p.

GUILLOT, B. *Projet de développement de la culture du cacaoyer dans la région de la Sangha. Études géographiques et sociologiques. Tome I. Géographie*. Brazzaville, ORSTOM, 1973, 91 p. multigr., cartes.

HILL, P. The migrant cocoa farmers of southern Ghana. *Africa*, vol. 31, no. 3, 1961, p. 210–230.

HUNTER, G.; BUNTING, A. H.; BOTTRALL, A. F. *Change in agriculture*. Proceedings of the second international seminar on Change in agriculture (Reading, September 1974). London, Croom Helm (on behalf of the Overseas Development Institute), 1976.

HURAULT, J. L'organisation du terroir dans les groupements Bamiléké. *Études Rurales* (Paris), n°s 37, 38, 39 (Terroirs africains et malgaches), 1970, p. 232–256.

HUYSECOM-WOLTER, C. La démographie en Équateur (Congo). *Revue Belge de Géographie*, vol. 87, n° 2, 1963, p. 177–209.

International Association of Agricultural Economists (under the aegis of). *World Atlas of Agriculture*. Edited by the Committee for the World Atlas of Agriculture. 3 vol. I. Europe. USSR, Asia Minor. II. South and East Asia, Oceania. III. Americas. Novara (Italy), Istituto Geografico De Agostini, 1969, 527, 671 et 497 p.

JEAN, S. *Les jachères en Afrique tropicale. Interprétation technique et foncière*. Paris, Institut d'ethnologie — Musée de l'Homme, Mémoires de l'Institut d'ethnologie, 14, 1975, 168 p.

KNOWLES, R. L. Farming with forestry: multiple land use. *Farm Forestry*, 14, 1972, p. 61–70.

LAUER, W. Humide und aride Jahreszeiten in Afrika und Südamerika und ihr Beziehung zu den Vegetationsgürteln. In: *Studien zur Klima und Vegetationskunde der Tropen*, p. 15–98. Bonner Geographische Abhandlungen, Heft 9, 1952.

Le BOURDIEC, F. *Hommes et paysages du riz à Madagascar. Étude de géographie humaine*. Thèse doctorat ès lettres, 1974, 3 vol., 1 059 p. multigr.

LECOCQ-LITOUX, M. C. *Contribution à la connaissance régionale du sud-est du Togo. Surpeuplement et migrations, le village de Fiata*. Lomé (Togo), ORSTOM, 1974, 131 p. multigr., cartes.

LETOUZEY, R. *Étude phytogéographique du Cameroun*. Paris, Lechevalier (Encyclopédie Biologique 69), 1968, 508 p.

MAGOBUNJE, A. L. The evolution of rural settlement in the Egba Division, Nigeria. *Journal of Tropical Geography*, 13, 1959, p. 65–77.

MALCOLM, D. W. *Sukumaland: an African people and their country. A study of land use in Tanganyika*. London, published for the International African Institute by the Oxford University Press, 1953, 224 p.

MAQUET, J. *Les civilisations noires. Histoire/techniques/arts/sociétés*. Nouvelle édition. Verviers (Belgique), Marabout Université, 1966, 319 p.

MESCHI, L. Évolution des structures foncières au Rwanda: le cas d'un lignage hutu. *Cahiers d'Études Africaines* (Paris), vol. 14, n° 53, 1974, p. 39–51.

MORGAN, W. B. Farming practice, settlement pattern and population density in southeastern Nigeria. *The Geographical Journal*, vol. 121, no. 3, 1955, p. 320–333.

NICOLAÏ, H. *Le Kwilu. Étude géographique d'une région congolaise*. Bruxelles, Édition CEMUBAC (Centre scientifique et médical de l'Université libre de Bruxelles en Afrique centrale), 69, 1963, 472 p.

OKIGBO, B. N. Fitting research to farming systems. In: Hunter, G.; Bunting, A. H.; Bottrall, A. F. *Change in agriculture*. London, Croom Helm (on behalf of the Overseas Development Institute), 1976.

PETERS, D. U. *Land usage in Serenje District*. Oxford University Press, 1950, 99 p.

PORTAIS, M. Les cultures commerciales dans un milieu géographique original: la cuvette d'Andapa (Madagascar). In *Types de cultures commerciales paysannes en Asie du Sud-Est et dans le monde insulindien*, p. 327–355. Bordeaux, Centre d'études de géographie tropicale, CEGET (CNRS), Travaux et Documents de Géographie tropicale, n° 20, 1975.

RAISON, J. P. Conditions et conséquences de l'intensification de l'agriculture sur les hautes terres malgaches. *Terre malgache* (Tananarive), n° 15, 1973, p. 59-68.

RETEL-LAURENTIN, A. *Infécondité en Afrique noire. Maladies et conséquences sociales*. Paris, Masson, 1974, 188 p.

ROCHE, L. *The practice of agri-silviculture in the tropics with specific reference to Nigeria*. Shifting cultivation and soil conservation in Africa. Rome, FAO, Soils Bulletin no. 24, 1973, 248 p.

RUTHENBERG, H. *Farming systems in the tropics*. Oxford, Clarendon Press, 1971, 313 p.

SAUTTER, G. A propos de quelques terroirs d'Afrique occidentale. Essai comparatif. *Études Rurales* (Paris), n° 4, 1962, p. 24–86.

——. *De l'Atlantique au fleuve Congo. Une géographie du sous-peuplement. République du Congo, République Gabonaise*. Paris, La Haye, Mouton, 1966, 2 vol., 1 102 p.

SILVESTRE, V. Différenciation socio-économique dans une société à vocation égalitaire: Masaka dans le paysannat de l'Icyanya. *Cahiers d'Études Africaines* (Paris), vol. 14, n° 53, 1974, p. 104–169.

SMET, R. E. de. *Carte de la densité et de la localisation de la population de la Province Orientale (Congo)*. Bruxelles, CEMUBAC, 1962, cartes et notice de 49 p.

——. *Cartes de la densité et de la localisation de la population de l'ancienne province de Léopoldville (République démocratique du Congo)*. Bruxelles, CEMUBAC, 1966, cartes et notice de 46 p.

——. *Cartes de la densité et de la localisation de la population de la Province du Katanga (République du Zaïre)*. Bruxelles, CEMUBAC, 1971, cartes et notice de 38 p.

SORRE, M. *Les fondements biologiques de la géographie humaine. Essai d'une écologie de l'homme*. Paris, Armand Colin, 1943, 440 p.

STASZEWSKI, J. Bevölkerungsverteilung nach den klimagebieten von W. Köppen. *Petermanns Geogr. Mitteilungen*, no. 2, 1961, p. 133–138.

STOTT, D. H. Cultural and natural checks on population growth. In : Vayda, A. P. (ed.). *Environment and cultural behavior ; ecological studies in cultural anthropology*, p. 90-120. New York, Natural History Press, 1969, 485 p.

THOMAS, M. F. Geomorphology and land classification in tropical Africa. In: Thomas, M. F.; Whittington, G. W. (eds.). *Environment and land use in Africa*, p. 103–145. London, Methuen, 1969, 554 p.

TREWARTHA, G. T.; ZELINSKY, W. Population patterns in tropical Africa. *Annals of the Association of American Geographers*, vol. 44, no. 2, 1954, p. 135–162.

VENNETIER, P. La poussée urbaine en Afrique noire et à Madagascar. In: *La croissance urbaine en Afrique noire et à Madagascar*, vol. 1, p. 231–243. Paris, Éditions du Centre national de la recherche scientifique, 1972, 2 vol., 1 109 p. (Colloques internationaux du CNRS, Talence, 29 septembre–2 octobre 1970).

WHYTE, R. O. *Land and land appraisal*. The Hague, Junk, 1976, 370 p.

Deuxième partie : Civilisations et sociétés

Caractères originaux des sociétés humaines
- Introduction
- Transformation des écosystèmes forestiers tropicaux
- Contrastes entre civilisations forestières et non forestières
- Unité et diversité des modes traditionnels d'utilisation
- Conservation, destruction ou transformation ?

Culture, économie et société
- Modes d'utilisation des ressources naturelles
- Organisation sociale
- Comparaisons entre sociétés de ramasseurs et d'essarteurs
- Contraintes écologiques
- Corollaires sociaux des contraintes écologiques
- La forêt, obstacle à la stratification sociale ?

Conséquences socio-culturelles de la transformation des écosystèmes
- Aspects historiques de ces transformations
- Transformations endogènes et exogènes
- Immigration

Les recherches nécessaires et les priorités

Conclusion

Bibliographie

Caractères originaux des sociétés humaines

Introduction

La connaissance des civilisations et sociétés humaines des écosystèmes forestiers tropicaux ainsi que celle de leurs techniques d'utilisation des ressources de ces écosystèmes ont longtemps et particulièrement souffert de l'ethnocentrisme manifesté par la plupart de ceux qui, écologiquement et culturellement étrangers à de tels milieux, ont naguère entrepris leur étude. Ce n'est qu'au cours du dernier quart de siècle qu'a commencé à se manifester une plus juste appréciation de ce que sont, par exemple, les sociétés de chasseurs-cueilleurs ayant persisté jusqu'à nos jours dans les forêts tropicales, comme d'ailleurs dans d'autres écosystèmes ; le compte rendu du colloque tenu à Chicago en 1965 et publié sous la direction de Lee et De Vore (1968) sous le titre *Man the hunter* est représentatif de cette nouvelle et heureuse tendance. Auparavant, préjugés idéologiques missionnaires (c'est le cas évident de l'œuvre, par ailleurs intéressante, de Schebesta, 1931 à 1950, sur les pygmées d'Afrique) et coloniaux avaient fréquemment conduit à considérer ces chasseurs-cueilleurs (ou ramasseurs) forestiers des tropiques comme des « reliques » de la sauvagerie préhistorique, comme souffrant d'une « stagnation millénaire », comme « maîtrisés par la forêt », bref incapables d'aménager l'espace et d'en tirer fructueusement parti (les expressions entre guillemets sont du botaniste Burkill, 1952). Cette attitude est d'ailleurs parfois partagée par des sociétés locales non forestières mais ayant été conduites à utiliser cet environnement ; cela explique fort bien le contraste évident des façons dont les pygmées, d'une part, et, d'autre part, les cultivateurs africains perçoivent la forêt, dont ces derniers essartent les marges, ainsi que la complexité et l'ambiguïté des rapports entre ces deux groupes humains utilisant en partie un même écosystème ; Turnbull (1961, 1965) l'a fort bien noté. Ces cultivateurs qui craignent la forêt n'ont accès à ses ressources que grâce aux pygmées qu'ils tentent d'attacher à leur service et d'intégrer à leur culture. Ces derniers se prêtent plus ou moins à ce jeu qui se traduit finalement par une sorte de symbiose en grande partie fondée sur une duperie mutuelle, culturelle et économique. Les cas sont d'ailleurs fréquents de pygmées s'affranchissant de ces liens et reprenant

leur liberté en s'enfonçant dans la forêt, qui reste le meilleur garant de leur relative indépendance puisque les cultivateurs la redoutent et la perçoivent comme un obstacle à leurs entreprises.

L'écosystème forestier tropical, avec sa diversité et sa complexité biocénotique comme avec son impressionnante productivité primaire, a tout en effet pour à la fois fasciner et surprendre, voire inquiéter ceux dont la culture plonge ses racines dans des biomes différents, tels les Européens dont la civilisation se fonde sur une céréaliculture et un élevage nés, il y a quelque dix mille ans, dans le *saltus* du « croissant fertile » moyen-oriental; civilisation qui, en outre, développa en Europe ses paysages ruraux aux dépens de la forêt d'abord attaquée par l'essartage. Il en va de même d'ailleurs des civilisations culturales qui se sont développées dans la savane africaine.

Cela peut expliquer en partie, à propos des sylves tropicales, des jugements tels celui de Haudricourt (1968) pour qui « la forêt de la zone équatoriale, forêt toujours verte, quoique de flore très riche, ne semble pas avoir constitué un milieu très favorable à l'homme... Ce milieu favorable aux singes, particulièrement aux singes anthropomorphes actuels, ne semble pas l'avoir été à l'homme lui-même » ! Ce n'est pas absolument faux mais, pour le moins, une telle attitude n'incite guère à la compréhension des phénomènes humains, technologiques, économiques, sociaux et idéologiques de la forêt tropicale sempervirente, ni à celle des interrelations sociétés/écosystèmes forestiers tropicaux. On trouverait aisément d'autres exemples de préjugés etnocentriques dans ce que naguère on a si souvent dit ou écrit à propos de l'essartage forestier tropical (culture itinérante, culture sur brûlis, *shifting cultivation*, *swidden cultivation*, *slash-and-burn agriculture* des auteurs anglo-saxons ; voir Barrau, 1972) si communément considéré, parfois encore aujourd'hui, comme gaspillage de ressources, donc pratique condamnable parce que inefficace et dilapidatrice.

Si on a aujourd'hui une vue plus juste des civilisations et sociétés des écosystèmes tropicaux, celle-ci est néanmoins encore partielle. Les vieux préjugés n'ont pas disparu comme en témoigne la persistance d'attitudes administratives négatives, voire répressives, à l'égard des modes traditionnels d'utilisation de la sylve tropicale. D'autre part, la meilleure connaissance écologique des forêts tropicales n'a pas été nécessairement intégrée à celle des phénomènes humains qui y ont pris et y prennent place ; l'adoption d'une perspective écologique dans l'étude des sociétés humaines des sylves tropicales est récente et encore assez rare.

Il s'ensuit que nombre d'excellentes contributions à la connaissance des sociétés forestières tropicales souffrent parfois de carence écologiste. Une œuvre aussi remarquable que celle de Turnbull (1961, 1965) sur les Pygmées mbuti du Zaïre nous apprend peu de choses précises sur leur environnement naturel, sur la nature et la hiérarchie des contraintes écosystémiques auxquelles sont soumis ces chasseurs-cueilleurs, sur leur place et leur rôle dans l'écosystème auquel ils appartiennent. Selon Turnbull, ces Pygmées sont un « peuple de la forêt ». Ce n'est pas faux mais c'est un peu simple, car la définition du cadre écologique décrit par Turnbull se limite à peu près à cette formule sommaire. Or il suffit de surimposer la carte qu'il donne du territoire Mbuti à une carte de la végétation et à une carte du relief pour s'apercevoir que celui-ci correspond à des biomes divers. Un examen rapide des données météorologiques disponibles permet en outre de se rendre compte de variations saisonnières et les observations botaniques faites dans cette région font apparaître aussi une diversité de ressources dont il n'est guère question dans les ouvrages de Turnbull. S'il en était besoin, cela montre combien les approches interdisciplinaires sont nécessaires dans ce vaste et complexe domaine pour atteindre au degré de précision nécessaire à une interprétation acceptable des interrelations entre sociétés humaines et écosystèmes forestiers tropicaux.

Un autre point mérite d'être signalé : c'est le manque relatif de connaissances sur la préhistoire humaine en écosystèmes forestiers tropicaux. Or, ce lointain passé mérite attention : de très anciennes domestications végétales ont pu y prendre place de même que, dans certaines parties du monde forestier tropical, ont pu avoir lieu bien des développements culturaux et culturels dont les situations actuellement observables ne rendent pas nécessairement compte. Dans diverses localités forestières tropicales, parfois même en forêts que naguère on eût dites vierges, n'a-t-on pas mis à jour, le plus souvent accidentellement (à l'occasion, par exemple de la construction de routes), des signes certains de présence humaine ancienne, souvent accompagnés d'indices de possibles activités culturales (Letouzey, 1968). Ces témoins d'une industrie néolithique ou post-néolithique apportent la preuve d'une occupation humaine et d'une tranformation fort anciennes de la forêt.

Enfin les civilisations et sociétés humaines propres aux forêts tropicales paraissent avoir suscité deux types opposés de réaction de la part des observateurs occidentaux :

Soit celle qui n'y voit que formes archaïques, primitives, sans issue donc, à supprimer ou ignorer parce qu'elles ne seraient que freins à une exploitation profitable de la nature forestière à laquelle elles appartiennent;

Soit celle qui relève d'un idéalisme romantique à la Thoreau et s'émerveille de cette forme humaine de vie sylvestre où, en quelque sorte, on retrouverait l'âge d'or primitif miraculeusement préservé.

L'une comme l'autre de ces attitudes ne permettent pas une juste appréciation du problème et ont en outre d'autres et graves conséquences : la première conduisant facilement à l'écocide et à l'ethnocide, la seconde à un impossible et utopique conservationnisme.

Transformation des écosystèmes forestiers tropicaux

Il faut rappeler le caractère historique de la nature forestière tropicale ; ce qu'il en reste porte presque partout les traces d'activités humaines qui, au cours des âges, ont en outre considérablement réduit l'étendue des forêts tropicales. Cette transformation des écosystèmes forestiers tropicaux se poursuit et ces derniers représentent des ressources qui, dans la conjoncture démographique et

économique que connaît aujourd'hui le monde, ne peuvent être laissées systématiquement inutilisées. Par ailleurs, ce serait aussi une illusion de croire que les gens même de la forêt peuvent, voire même désirent, en rester au stade de développement qui est actuellement le leur. Ils ne sont pas isolés et, de fait, leurs civilisations et sociétés sont déjà le fruit de transformations qui elles aussi se poursuivent. Il semble bien, par exemple, que les communautés pygmées du Zaïre décrites par Turnbull (1961, 1965) étaient déjà, lors de l'étude faite par cet anthropologue, sensiblement marquées par des contacts et pressions extérieurs et que leur domaine vital ait été alors déjà réduit par les entreprises des cultivateurs africains, puis par celles de la colonisation belge.

Peut-être fallait-il encore insister sur ce point pour contribuer à nouveau à dissiper cette illusion tenace d'une forêt tropicale vierge où vivaient quelques hommes menant, dans ce refuge, la vie pure et saine des premiers âges de l'humanité. A cet égard, il faut souligner qu'une société de ramasseurs (*food-gatherers*) en forêt tropicale n'est pas nécessairement la relique d'un stade paléotechnique précultural. Il peut en effet s'agir aussi d'une société de cultivateurs jadis chassée de ses écosystèmes domestiques et refoulée dans la sylve où elle s'est réadaptée en adoptant, par exemple, l'appropriation de ressources spontanées comme base de sa subsistance. Certaines sociétés de ramasseurs pourraient être dans ce cas (Godelier, 1974).

Mais les forêts tropicales suscitent toujours, semble-t-il, des attitudes extrêmes. Ou bien on les exploite par d'énormes entreprises cherchant un profit rapide à court terme et ne tenant pas compte des sociétés humaines de ces milieux naturels; ou bien on proclame l'intouchabilité de ces forêts et l'inviolabilité des populations qui y vivent et qui devraient être maintenues dans un *statu quo* technologique, économique, social et culturel. Il faudrait se libérer de cette alternative dramatiquement simpliste.

La globalisation des procès mondiaux de transformations techniques, économiques, sociales, affecte aussi le monde forestier tropical et ses populations humaines autochtones. Il et elles ne sont plus, loin de là, à leur état pristin. L'essentiel donc est de rechercher et d'appliquer les moyens de faire que ces transformations se traduisent par une gestion et un aménagement écologiquement judicieux de cette partie de la biosphère, gestion qui tient à la fois compte des droits et aspirations des sociétés humaines qui y vivent et des impératifs du développement économique et social. Encore faut-il bien connaître à la fois les systèmes naturels en cause et les sociétés humaines qui en font partie.

Contrastes entre civilisations forestières et non forestières

Les forêts des tropiques humides sont les écosystèmes généralisés au sens où l'entend Odum (1959), terme repris dans leur cas par Harris (1969). Au niveau de la biocénose, de la phytocénose en particulier, on y dénombre en général un grand nombre d'espèces chacune représentée par un relativement petit nombre d'individus ; la productivité primaire est élevée ; les niches écologiques sont nombreuses ; les voies de substitution potentiellement offertes à la circulation de matière et d'énergie sont multiples (voir les chapitres 1 à 14).

Ces caractéristiques peuvent aider à mieux saisir les raisons des convergences ethnobiologiques qu'on constate dans les civilisations des écosystèmes forestiers tropicaux. Quant aux héritages culturels et à leur rôle dans ces sociétés humaines, le plus important est celui qui est lié à l'environnement naturel, à sa perception par les hommes et aux rapports particuliers qu'ils engendrent entre ces derniers et les autres composantes de la biocénose. On peut comparer, par exemple, au niveau de la chasse-cueillette, c'est-à-dire au niveau de l'appropriation de ressources spontanées, le cas d'un écosystème généralisé du type forêt tropicale et celui d'un écosystème plus spécialisé, du type savane ou steppe. Dans le premier, perception et appréhension de l'environnement, compte tenu de la diversité biocénotique, vont se faire sur une base individuelle, se traduisant par une connaissance fine, détaillée des nombreuses composantes de la biocénose. En outre, dans un tel écosystème, l'appropriation des ressources implique une connaissance, une recherche sur une base individuelle, étant donné leur dispersion dans la biocénose. Par contraste, en écosystème plus spécialisé, à petit nombre d'espèces chacune représentée par un relativement grand nombre d'individus, on aurait plutôt une série inverse : perception, appréhension, appropriation globales, collectives, massales ; les anciens ramasseurs mésolithiques du croissant fertile récoltaient à la faucille les céréales sauvages dont les pelouses préfiguraient en quelque sorte nos champs de blé ou d'orge ; les hardes d'herbivores grégaires de ce *saltus* préfiguraient nos troupeaux. Par contre, les ramasseurs recherchent individuellement les végétaux dispersés dans la sylve et assurent leur subsistance, et cela avec des exigences de temps compte tenu de la rapide biodégradation des produits en milieu tropical humide.

On peut poursuivre le raisonnement dans le cas de la production tropicale, en forêt tropicale, de ressources végétales domestiquées. Le jardin des essarteurs miniaturise souvent la structure de l'écosystème ambiant : diversité spécifique et variétale, structure complexe à plusieurs étages. Or dans ce modèle réduit de forêt, on constate, de la part des essarteurs, un comportement horticole fait d'attention individuelle à l'égard de chaque végétal cultivé qui est planté, soigné, récolté individuellement. Les écosystèmes forestiers tropicaux paraissent avoir contribué, de cueillette en culture, au développement de ces comportements horticoles, se traduisant par cette assistance mesurée apportée à la nature et par cette intégration aux forestiers des modes d'appropriation et de production.

On pourra même souligner le caractère contraignant de l'écosystème forestier tropical en écrivant que, dans son cas, l'alternative est simple : ou on s'y intègre, ou on le détruit. C'est ainsi qu'on a pu observer en Afrique des cultivateurs venus de la savane, il y a quelques générations, et ayant quasiment abandonné leurs pratiques culturales traditionnelles pour se livrer à un essartage horticole en bordure de forêt dont des pygmées leur four-

nissaient aussi les produits de chasse et de cueillette. Mais on a aussi observé en Afrique des cultivateurs des savanes n'ayant de cesse d'élargir leur clairière culturale sur les marges de la forêt au point de, peu à peu, recréer à l'emplacement de celle-là leur environnement spécialisé d'origine. Pour reprendre une expression de Rousseau (1972), les immigrants « apportent avec eux leur écologie ». Si l'on insiste sur ce point, c'est que l'héritage forestier paraît particulièrement lourd : les sociétés nées ou élevées en écosystème généralisé des forêts tropicales restent en règle générale profondément marquées par le type de rapports d'hommes à ressources naturelles propres à ce type d'environnement. L'inverse est vrai : les civilisations et sociétés humaines qui, étrangères à la forêt tropicale, s'y installent, ne s'y intègrent que dans la mesure où leurs moyens techniques ne leur permettent point de se libérer des contraintes de l'écosystème forestier ; si elles peuvent les maîtriser, leur action consiste souvent à détruire la forêt pour lui substituer un environnement plus ouvert, moins diversifié et *grosso modo* comparable à l'écosystème qui, culturellement, leur sert d'étalon.

Il existe des contrastes significatifs à cet égard, particulièrement perceptibles lorsqu'il y a symbiose entre une société forestière et une société non forestière immigrée dans ou sur les marges de la forêt : c'est le cas des pygmées Mbuti du Zaïre et des cultivateurs bantous qui entretiennent entre eux ces relations sociales et économiques quelque peu ambiguës, fort bien observées par Tunbull (1961, 1965).

On voit donc combien les facteurs culturels comptent aussi dans ces rapports entre hommes et écosystèmes forestiers. A cet égard, l'intervention de civilisations agricoles, en particulier céréalicoles, dans un environnement forestier se traduit par une contradiction dont la solution la plus fréquente est la disparition de la forêt.

Unité et diversité des modes traditionnels d'utilisation

Dans le cas des civilisations et sociétés humaines des écosystèmes forestiers tropicaux, il paraît difficile de s'en tenir à la classique opposition entre Nature et Culture. En les observant et en les comparant, on est en effet conduit à prendre en compte l'influence d'un environnement naturel dont les hommes ne paraissent guère dissociables : le chasseur-cueilleur en milieu forestier tropical, le pygmée africain par exemple, se sent partie de la forêt ambiante qui, pour lui, est tout à la fois lui-même, sa société, les ressources qu'il et qu'elle en tire, la mère nourricière, la toute puissance immanente. Quant à l'essarteur, voire quant au cultivateur dont les champs occupent des terres que cette forêt recouvrait jadis et même quand elle est considérée comme domaine de l'inattendu, de l'inquiétant ou du maléfique, la sylve tropicale a marqué et marque profondément idées et comportements. Autrement dit, en matière d'adaptation culturelle, l'écosystème forestier tropical ne peut guère être traité comme un décor neutre ou inerte dans lequel activités matérielles, organisations sociales et élaborations idéologiques des hommes joueraient en absolue liberté ou avec un parfait caprice.

Dans les divers types de forêts tropicales, on trouve certes une diversité des modes techniques d'utilisation de ces milieux naturels et de leurs ressources. Mais ils présentent une évidente unité dans cette diversité. Cette unité est apparente dans le cas des chasseurs-cueilleurs ; la comparaison entre les comportements techniques des pygmées africains et ceux des négritos de Malaisie à l'égard du milieu naturel et de ses ressources le montre assez, jusques et y compris la non-violence de ces hommes vivant de l'appropriation de ressources spontanées dans une nature dont ils se sentent partie et où ils n'interviennent qu'avec mesure et précaution.

On peut trouver une unité comparable dans le cas des essarteurs, bien que l'essartage tropical présente des variations. Quelles que soient ces variations dans l'essartage, ce dernier a toujours trois caractéristiques communes :

La mise en culture temporaire et de relative courte durée d'une clairière ouverte par l'homme dans la forêt, l'écosystème domestique ainsi créé miniaturisant souvent la structure de l'écosystème ambiant;

L'utilisation du feu dans le défrichement de cette clairière;

La mise en repos de cette clairière après culture pendant une période suffisamment longue pour qu'un couvert forestier s'y établisse à nouveau avec une structure comparable à la formation végétale pristine.

A ces trois caractéristiques communes concernant le système cultural, il faut en ajouter deux autres concernant l'une l'outillage, l'autre les plantes cultivées. L'outillage est certes caractérisé par l'herminette ou la hache, outils à défricher, mais surtout par le bâton ou pieu à fouir et ses variations, outil qui est aussi celui des cueilleurs ou ramasseurs. Cela permet de noter les imbrications de cette cueillette ou de ce ramassage et de l'essartage : très souvent, bien que, avec l'essartage, il y ait production de ressources domestiquées, l'appropriation de ressources spontanées par les sociétés d'essarteurs persiste et contribue souvent de façon non négligeable à assurer la subsistance. Une autre caractéristique commune des sociétés d'essarteurs tropicaux est la convergence dans les types de plantes cultivées propres à ce système cultural. Y dominent en effet des végétaux à tubercules ou fruits féculents tels que les ignames africaines.

Ce qui frappe, c'est donc la convergence des adaptations techniques tant au niveau de la production de denrées végétales par la culture qu'à celui de l'appropriation de celles-ci par la cueillette. Cette convergence et cette relative unité des techniques en milieux forestiers tropicaux reflètent des traits communs, des caractéristiques communes de ce type d'écosystème. On pourrait en dire autant des convergences entre les formes d'essartage dans les diverses parties des tropiques.

Ce qui est peut-être plus significatif c'est l'intégration au milieu naturel des systèmes techniques d'appropriation ou de production. Dans le cas de la chasse, on trouve une diversité technique plus marquée (diversité des techniques de piégeage, variations dans l'usage des poisons de chasse et de pêche, distribution de l'usage du filet de chasse,

de l'arc et ses variations, de la sarbacane, etc.). Cette diversité technique paraît cependant se manifester plus dans les détails que dans les principes. En fait, dans toutes les sociétés de ramasseurs apparaît un dispositif (ou un souci) permettant la reproduction de l'écosystème pourvoyeur. Cela se traduit par des systèmes d'interdits à justification magico-religieuse assurant de fait une utilisation mesurée des ressources spontanées et donc leur reproduction (techniques de chasse sélective, cueillette périodiquement interdite assurant la reproduction du végétal ainsi temporairement protégé ; voir à ce sujet Burkill, 1952). Les sociétés de chasseurs-cueilleurs ont, en quelque sorte, un comportement biocénotique et jouent leur partie vivrière en respectant pour l'essentiel l'environnement naturel dont elles se sentent partie.

Dans l'essartage, bien qu'il y ait affrontement marqué avec la nature, du fait de la domestication et de l'exercice d'une certaine maîtrise, d'un certain contrôle de l'environnement forestier, on retrouve ce comportement car, pour se perpétuer, se reproduire, ce système cultural doit rester intégré à l'écosystème dont il doit permettre, pour l'essentiel, la reproduction. Sinon s'amorce une dégradation du couvert forestier pouvant aboutir à la disparition de ce dernier et entraînant du même coup une transformation de la société vivant jusque-là de l'essartage; cela est souvent dû à des facteurs externes à cette société et à l'écosystème dont elle fait partie (introduction de nouvelles techniques culturales, de nouvelles cultures, pression de populations voisines, etc.).

Cette unité, cette convergence ne doivent cependant pas conduire à ignorer ou, du moins à sous-estimer, la diversité écologique et humaine du monde forestier tropical. C'est ainsi que les forêts du Sud-Est asiatique offrent des ressources vivrières à la mesure de leur richesse floristique nettement plus grande que celle des forêts africaines ; d'où des domestications végétales majeures dans les tropiques humides d'Asie et, très certainement, des développements socio-culturels concomitants d'une ampleur, voire d'une nature, différentes de celles que connut l'Afrique forestière tropicale.

L'autre danger des généralisations hâtives serait d'appréhender les forêts tropicales comme des formations écologiquement homogènes et d'ignorer ainsi des variations significatives au niveau des adaptations humaines à ces milieux naturels. On aura une idée de ces variations en consultant l'étude de Letouzey (1968).

L'essentiel peut-être est de ne point négliger dans l'étude des interrelations entre sociétés et écosystèmes forestiers tropicaux la façon dont les gens de la forêt tropicale perçoivent cette dernière, y font des distinctions ethno-écologiques auxquelles correspondent des activités et comportement humains distincts.

Il est important d'insister aussi sur la nécessité d'aborder l'étude des sociétés et civilisations de ces écosystèmes par une voie micro-géographique (Brookfield, 1973) ou micro-ethno-écologique, seule à même de mettre en lumière l'originalité de chaque cas et la diversité des adaptations humaines aux milieux forestiers tropicaux. En outre, il est essentiel de tenir compte des variations dues à des influences ou à des apports venus d'autres environnements ou d'autres cultures, ou encore correspondant à des héritages non forestiers ; par exemple, le bananier asiatique, introduit en Afrique à l'ère précoloniale, est devenu le principal moyen de pénétration culturale en forêt africaine, donc un facteur majeur de transformation écologique et économique dans ce milieu naturel.

Conservation, destruction ou transformation?

L'exploitation actuelle des forêts tropicales par de vastes entreprises a suscité dans les milieux scientifiques des protestations justifiées. Toutefois, ces dernières ont souvent pris la forme d'une réaction hyper-conservationniste équivalant à réclamer le maintien d'un *stato quo* intégral, naturel et humain. Or il n'y a pas plus de forêts tropicales vierges qu'il n'y a, en milieu forestier tropical, de sociétés humaines figées dans un âge d'or primitif miraculeusement préservé à l'abri de ce milieu. Les écosystèmes forestiers tropicaux n'échappent point à la globalisation des procès de transformation technique, économique, sociale. Certes des sociétés forestières tropicales ont pu se maintenir longtemps en économie de subsistance fondée sur le ramassage ou sur l'essartage horticole, tout en enregistrant d'ailleurs des transformations dues soit à une évolution interne, soit encore à des influences ou apports extérieurs. Croire aussi que des sociétés de chasseurs-cueilleurs ou d'essarteurs peuvent continuer à se maintenir et se reproduire à l'infini en forêts tropicales serait ignorer que ces sociétés peuvent et souvent sont tout naturellement tentées par l'acquisition, par exemple, de techniques nouvelles susceptibles de modifier leur rapport à l'environnement, comme d'ailleurs d'affecter la structure, voir l'idéologie de ces sociétés. Elles sont de plus en plus au contact d'autres cultures et leur environnement est déjà le produit de transformations dues à l'action humaine.

Ce conservationnisme ignore ou sous-estime cette réalité. Dans sa forme modérée, il préconise volontiers pour les nations du monde tropical des technologies douces, comme si l'on devait limiter dans leur cas le développement des forces productives. On peut ainsi en arriver facilement à restreindre le développement auquel aspirent ces jeunes nations tandis que leurs ressources majeures seraient livrées à l'exploitation de quelques puissants intérêts étrangers.

Le monde forestier tropical n'est donc plus à l'abri du changement et ses transformations sont inéluctables. L'aspiration au développement est partout présente. Il convient donc de chercher à rendre possible ce développement nécessaire dans le cadre d'une gestion écologiquement judicieuse des milieux naturels concernés, en respectant les aspirations des sociétés et civilisations de ces milieux.

Il ne peut être question de cautionner des entreprises écocidaires et ethnocidaires. Mais il faut bien reconnaître aussi que, dans la plupart des cas, la science et la technique occidentales ne semblent pas avoir des connaissances suffisantes du fonctionnement et des ressources des systèmes naturels en cause pour pouvoir toujours intervenir de façon judicieuse dans leur mise en valeur. Pour l'essentiel, elle est tout juste à même soit de s'approprier des

ressources spontanées, soit de détruire ces écosystèmes forestiers pour les remplacer ou tenter de les remplacer par des écosystèmes domestiques ou artificiels qui lui sont familiers. A cet égard, le savoir des gens de la forêt tropicale peut apporter une contribution significative à l'élaboration de techniques nouvelles adaptées au développement économique de celle-ci. Peut-être faut-il donc d'abord mieux connaître ce développement et mieux connaître les sociétés et civilisations de la forêt avant d'appliquer des formules techniques mises au point dans des contextes écologiques et socio-culturels bien différents.

Culture, économie et société

Modes d'utilisation des ressources naturelles

En résumant quelques-unes des caractéristiques technologiques et culturelles des sociétés forestières tropicales, on a dégagé les deux modes principaux d'utilisation des ressources naturelles de ces forêts : ramassage et essartage. Ces deux modes coexistent souvent dans une même société qui, par exemple, pratiquera sur essart un jardinage vivrier tout en faisant largement appel à la cueillette pour assurer aussi sa subsistance. Il faut aussi rappeler les cas de symbiose économique entre des ramasseurs et des cultivateurs forestiers, par exemple entre des pygmées et des essarteurs africains cultivant les marges de la forêt.

Le ramassage en forêt tropicale reflète bien entendu les caractéristiques écologiques de celle-ci : il y a dispersion de ressources diverses et la biodégradation est particulièrement active. Si les ressources utilisées sont relativement nombreuses et abondantes ainsi que de production soutenue, leur appropriation implique la mobilité et leur utilisation doit être rapide, sinon immédiate ; les pygmées africains se servent cependant de procédés de conservation à court terme : boucanage des venaisons, conservation brève de produits végétaux, par exemple les amandes de l'*Irvingia* (Bahuchet, 1972).

Ce qui paraît caractéristique des sociétés du ramassage c'est la fréquente pratique d'une régulation ritualisée de l'utilisation des ressources de l'écosystème (interdits périodiques à justification magico-religieuse frappant le ramassage de tel ou tel végétal ou la chasse de tel ou tel animal). A cela correspond d'ailleurs la seule forme d'autorité existant dans ces sociétés, autorité incarnée par un ancien ou des anciens décidant des objet, lieu et temps de l'interdit. Les ramasseurs, quasi nomades de la forêt tropicale, ont souvent une caractéristique intéressante : leur non-violence qui se traduit par une constante recherche du compromis comme solution à tout conflit ou encore le recours à des artifices de désamorçage de ces conflits : Turnbull l'a bien montré en décrivant le rôle du bouffon dans la solution des conflits affectant les pygmées africains.

Ce qui est aussi frappant chez les pygmées africains, c'est le mode collectif des prises de décision présidant au déroulement des opérations de ramassage, décision fondée sur un consensus atteint après débat entre tous les adultes du groupe.

Le temps passé au ramassage (cueillette et chasse) ne dépasse pas en général quatre heures par jour et par membre actif de la bande; Sahlins (1968) voyait dans les sociétés de chasseurs-cueilleurs les « premières sociétés d'abondance ». Avec elles, on a en général affaire à des sociétés égalitaires assurant pour l'essentiel la reproduction de l'écosystème auquel elles sont et se sentent intégrées, tirant parti des ressources avec mesure et sans trop de travail, pourvoyant aux besoins de tous les membres du groupe, actifs ou non, et s'efforçant constamment de maintenir la cohésion de ce dernier par élimination pacifique des conflits.

Les caractéristiques principales de l'essartage forestier tropical sont les suivantes :

Utilisation pour une récolte (ou un nombre limité de récoltes) d'une clairière ouverte dans la forêt;

Usage du feu pour ce défrichement temporaire;

Observance d'une jachère à longue révolution permettant au couvert végétal arboré de se reconstituer.

La pratique de l'essartage modifie certes la composition floristique du couvert forestier (d'autant que, dans de nombreux cas, on favorise le recrû de certaines espèces arborescentes à croissance rapide et considérées comme bénéfiques). Si cependant la période de repos entre les cultures est suffisamment longue (plus de dix ans en régions à faible contraste climatique saisonnier), la structure du couvert forestier qui se reconstitue est peu différente de celle de la forêt d'origine. Pour l'essentiel donc, ce système cultural permet le maintien et la reproduction de l'écosystème où il s'insère. C'est là le schéma général mais l'essartage tropical a de nombreuses variantes (voir chapitre 20). Ces variations sont d'abord d'ordre écologique, liées à la plus ou moins grande facilité de défrichement et de mise en culture, c'est-à-dire qu'interviennent des contraintes biocénotiques (structure et composition du couvert forestier) et biotopiques (climat et ses variations saisonnières, relief, altitude, sols, eau) ; ainsi, il est évident que les techniques de brûlis en forêt équatoriale sempervirente seront différentes de celles pratiquées en forêt semi-caducifoliée.

La composition de la flore domestique cultivée en essart importe aussi et, à cet égard, dans le domaine malayo-océanien, le contraste est frappant entre les essarteurs cultivant surtout des plantes à tubercules ou à fruits féculents et ceux ayant adopté les céréales, riz ou millet, comme cultures vivrières de base ; ces derniers ont en effet une tendance certaine à la spécialisation, à l'homogénéisation de leur écosystème domestique, donc à avoir un impact plus prononcé sur l'écosystème, tandis que les premiers sont mieux intégrés à l'écosystème forestier. L'introduction dans un tel système cultural de cultures vivrières exotiques est, en général, source de modifications potentielles sur le plan écologique comme sur le plan technique et, par voie de transformations concomitantes, sur le plan économique et social. Il en va de même quand une ressource forestière nouvelle est mise en exploitation

ou en surexploitation sous une influence extérieure, ou quand interviennent des moyens techniques nouveaux. A l'essartage tropical correspond d'ailleurs un cortège de plantes cultivées caractéristiques : végétaux perennes à tubercules ou fruits féculents et multipliés par voie végétative. A l'ère coloniale, il y a eu d'ailleurs échanges actifs de matériel végétal entre les régions forestières tropicales. On trouve en effet aujourd'hui des ignames africaines cultivées en régions néo-tropicales. Enfin, en toutes régions forestières tropicales le manioc américain et le bananier asiatique sont omniprésents. Certaines de ces diffusions prirent place avant l'ère coloniale : la grande igname (*Dioscorea alata*), le taro (*Colocasia esculenta*), le bananier de la section *Eumusa*, la canne à sucre (*Saccharum officinarum*), tous asiatiques, atteignirent l'Afrique par la voie sabéenne et en traversant l'océan Indien. Ces plantes domestiques sont celles qui sont propres à l'essartage forestier tropical. *Xanthosoma* et manioc américains ont été aussi des facteurs de transformation des écosystèmes domestiques et naturels africains, tandis que l'introduction du bananier asiatique en Afrique a facilité la conquête culturale de la forêt dans cette partie du monde.

Toute spécialisation culturale dans un système d'essartage, c'est-à-dire toute simplification de la structure et de la composition floristique de l'essart cultivé, est un facteur de perturbation du système; celui-ci conserve une relative stabilité tant que le jardin forestier demeure un écosystème domestique généralisé, diversifié.

Organisation sociale

Si l'on s'en tient aux deux formules, ramassage et essartage, qui sont seules à être à la fois intégrées aux écosystèmes forestiers tropicaux et caractéristiques de ces derniers, on est conduit à prendre en compte les facteurs significatifs suivants au niveau de l'organisation sociale des groupes humains les pratiquant :

Le caractère généralisé, diversifié de la biocénose forestière tropicale, c'est-à-dire surtout la forte production primaire, la dispersion et la diversité des organismes utilisables;

Le fort degré d'intégration homme/écosystème;

La nécessité, découlant des deux facteurs précédents, d'une fluidité, d'une mobilité des groupes humains leur permettant soit, dans le cas du ramassage, de s'ajuster à la distribution des ressources dans le temps et dans l'espace, soit, dans le cas de l'essartage, la reproduction des conditions naturelles assurant la perpétuation des activités culturales fondées sur ce système;

La perception et la manipulation des ressources sur un mode individuel, impliquant une connaissance biocénotique et biotopique détaillée, se manifestant dans le ramassage comme dans l'essartage, souvent imbriqués et tous deux fondés plus sur une utilisation d'une productivité naturelle assistée que sur un véritable contrôle et une modification de cette dernière.

Les sociétés humaines vraiment caractéristiques des écosystèmes forestiers tropicaux interviennent avec mesure dans une nature où elles sont intégrées et qu'elles assistent sans trop la perturber. C'est là cependant un équilibre fragile : il suffit que l'élément humain s'affranchisse tant soit peu des normes écosystémiques pour qu'il y ait déclenchement d'un procès, le plus souvent accéléré, de transformation ou plutôt de dégradation du milieu forestier ; la savanisation due à une intensification du cycle de l'essartage le montre suffisamment.

La forêt tropicale apparaît donc comme un milieu particulièrement contraignant, n'offrant pour l'instant aux hommes qu'une alternative : *a*) composer avec lui et y opérer des transformations à caractère biocénotique et homéostatique : c'est le cas du ramassage et de l'essartage intégrés aux écosystèmes forestiers tropicaux; *b*) disposer de lui en le transformant à un point tel qu'il ne peut plus être question d'un écosystème forestier tropical.

Les instruments de production sont relativement simples : pieu à fouir, hache ou herminette, outillage « lignique » des chasseurs et pêcheurs (pièges, filet, épieux et flèches, arcs, etc.), utilisation des substances naturelles (poisons de chasse et de pêche) et du feu. Pour l'essentiel, selon l'expression de Marx, l'homme forestier tropical puise dans l' « arsenal primitif » des moyens de travail comme le ramasseur puise dans le « magasin de vivres primitifs ». En fait, l'homme se sert de la nature comme d'un instrument de travail; en outre, il est et se sent partie de cette nature forestière : *a*) soit que, comme la plupart des ramasseurs, il la perçoive comme une bienveillante mère ayant droit à tous les égards; *b*) soit que, comme bien des essarteurs, il la considère comme une puissance redoutable avec laquelle il faut composer faute de moyens de la dompter ou de la supprimer, et tant qu'on n'a pas de moyen de le faire.

A ces niveaux d'intégration écosystémique et compte tenu des instruments de production disponibles, il n'est pas surprenant de constater les faibles densités des hommes : plus cette densité augmente, plus la reproduction de ces écosystèmes est gênée, leur transformation accélérée et leur disparition possible, voire certaine. La vie humaine en écosystèmes forestiers tropicaux exige en outre une grande expérience de l'appropriation des ressources spontanées ou de production des ressources domestiquées aussi bien qu'une grande habitude du travail impliqué. Un ramassage ou un essartage bien intégrés à un écosystème forestier tropical correspondent à un savoir naturaliste particulièrement développé. Mais un homme ne peut guère y agir ou y subsister seul. La sanction appliquée par les Pygmées mbuti (Turnbull, 1961, 1965) à l'un des leurs coupable d'une faute grave, sanction consistant à le chasser de sa bande, seul et démuni, correspond à un arrêt de mort. Sans entraide, chasse au filet ou défrichement d'un essart, pour ne citer que deux exemples, sont impraticables. En fait les rapports de collaboration et d'entraide paraissent surtout caractéristiques des sociétés humaines en écosystèmes forestiers. Même lorsqu'il y a en apparence rapports de domination et de soumission d'une société sylvestre à une autre, par exemple entre des essarteurs africains et « leurs » ramasseurs Pygmées (Turnbull, 1961, 1965;

Godelier, 1974), il s'agit le plus souvent, par un jeu mutuel de dupes, d'une sorte de symbiose.

Dans le cas des sociétés de ramasseurs, on remarquera aussi, comme traits caractéristiques, la petite taille des bandes (7 à 30 familles nucléaires dans le cas des Pygmées mbuti; Turnbull, 1968), leur fluidité et leur mobilité (Godelier, 1974) permettant un ajustement aux variations des ressources spontanées et aux modalités techniques de l'appropriation. Lee et De Vore (1968) ont d'ailleurs résumé les caractéristiques de l'organisation sociale des diverses sociétés de ramasseurs. Cette fluidité, cette mobilité permettent de respecter la « contrainte de coopération des individus selon leur sexe et leur âge dans le procès de production (chasse au filet, etc.) ». Godelier remarque aussi que, dans de tels cas, « les rapports de parenté peuvent fonctionner de l'intérieur comme rapports sociaux organisant le procès de production » et il ajoute : « Par fonctionner comme rapports sociaux de production, nous entendons donc assumer la fonction de déterminer l'accès et le contrôle des moyens de production et du produit social pour les groupes et les individus qui composent un type de société déterminé et d'organiser le procès de travail ainsi que celui de distribution de produits. » C'est sous cet angle qu'il convient d'envisager les aspects socio-économiques des sociétés de ramasseurs et d'essarteurs : on a affaire à des sociétés non capitalistes dont « l'économie n'occupe pas la même place et par conséquent ne revêt pas les mêmes formes et n'a pas le même mode de développement » que les sociétés capitalistes; aussi les conceptions classiques en matière de rapports économie/société ne peuvent-elles guère correspondre à de tels cas et peuvent « empêcher de reconnaître la logique interne des sociétés » (Godelier, 1974).

En ce qui concerne leur stratification sociale, elle est absente chez les ramasseurs où l'on constate le souci d'éviter le développement de toute autorité individuelle ; Turnbull (1961, 1965) a fort bien décrit cette situation et cette attitude dans le cas des pygmées Mbuti du Zaïre. En fait, dans ces sociétés de ramasseurs, il semble bien que les décisions soient prises collectivement. On retrouve là cette non-violence et ce souci d'une homéostasie sociale qui semble bien caractéristique des ramasseurs. En ce qui concerne l'organisation sociale des essarteurs tropicaux les remarques suivantes de Harris (1972) permettent de la résumer : « The characteristic pattern of social organization among swidden cultivators is that of simple segmentary tribes living as decentralized autonomous communities in small dispersed settlements. The transition from this pattern to one of dependent peasantry under centralized control is a critically difficult one which population wholly dependent on swidden cultivation appear unable, or at least most unlikely, to make... Other social factors reinforce the characteristic swidden pattern of decentralized autonomous communities and prevent the reorganization of simple kinship groups into conical clans or pyramidal chiefdoms that might permit the development of social stratification and centralized control. » On reviendra plus loin sur des exceptions ou apparentes exceptions à cette règle.

Comparaisons entre sociétés de ramasseurs et d'essarteurs

La différence fondamentale entre l'appropriation de ressources spontanées par les ramasseurs et la production de ressources domestiquées par les essarteurs correspond à un changement qualitatif majeur dans les rapports entre l'homme et les autres composantes de la biocénose dont il fait partie. On sait son importance dans l'histoire humaines, celle de la « révolution néolithique » définie par Gordon Childe (1942) dans le cas du foyer proche et moyen-oriental de domestications végétales et animales. Mais ces deux modes d'insertion humaine dans le milieu naturel présentent des convergences significatives. Les sociétés sylvestres des tropiques ne sont pas toutes issues d'une longue association à l'environnement forestier. Certains groupes humains, bien que pratiquant le ramassage ou des formes frustes de l'essartage ou encore une combinaison des deux, sont cependant originaires d'autres milieux. Quand ils sont encore relativement nouveaux venus dans la forêt ou quand cette dernière n'est perçue par eux que comme le cadre d'un parcours transitoire, ces groupes y ont souvent un comportement reflétant des attitudes et des systèmes sociaux et économiques développés dans des contextes écologiques différents.

C'est pourquoi il paraît préférable d'accorder ici plus d'attention aux sociétés et civilisations de vieille résidence forestière qui se sont traduites par cette relative intégration à l'écosystème forestier relativement stable. Cela conduit aussi à remarquer qu'il n'y a de sociétés propres aux écosystèmes forestiers tropicaux que celles ne mettant pas en cause, par leurs pratiques de subsistance, le maintien et la reproduction de l'écosystème ambiant.

Dans de telles situations des rapports entre l'homme et son écosystème, des concepts écologiques tels ceux de domaine vital, de territoire, d'espacement sont particulièrement justifiés. C'est vrai de la notion de domaine vital (*home-range*), « aire sur laquelle se déplace un animal tandis qu'il se livre à ses activités habituelles » (Smith, 1966), aire variable, sans rigidité quant à son usage, sa taille, son organisation fonctionnelle. Cela rend peut-être mieux compte des caractéristiques d'un parcours de ramassage ou d'essartage que des notions conçues dans des situations de sédentarité agricole.

Ramassage et essartage s'accompagnent pour les groupes humains concernés d'une contrainte de fluidité et de plus ou moins grande fissibilité. Dès qu'ils se rigidifient, il y a risque certain de rupture de la relative homéostasie qu'ils traduisent et que permet cette action indirecte négative (Haudricourt, 1968) faite d'assistance mesurée à la nature. Quant à la territorialité, elle peut aussi rendre compte partiellement de certains comportements des ramasseurs et des essarteurs, ce qui peut modifier le point de vue sociobiologique récemment exprimé par Wilson (1975) du moins en ce qui concerne les sociétés de ramassage. Cette territorialité des ramasseurs n'est pas incompatible avec la non-violence observée dans plusieurs de leurs sociétés. On s'aperçoit en effet, que dans le cas des pygmées africains, il y a comportement de défense du

territoire par *advertising* (Odum, 1971) et non par violence réelle. Il faut toutefois noter que les solutions sociales (fissibilité, fluidité des bandes et des groupes) aux problèmes d'ajustement au milieu ne permettent pas de traiter ces sociétés en termes stricts d'éthologie animale.

En résumé, dans les cas du ramassage et de l'essartage intégrés à la forêt tropicale, l'homme profite de l'énergie naturelle plus qu'il ne la contrôle, se contentant, dans le cas des essarteurs, de la canaliser plus ou moins; mais dans aucun des deux cas il n'intervient dans le fonctionnement du système naturel en cause au point de compromettre sa reproduction. Si cela se produit, s'amorce alors un procès conduisant, à plus ou moins longue échéance, soit à une dégradation de l'environnement naturel ne permettant plus les activités humaines l'ayant provoqué, soit à la mise en place d'écosystèmes artificiels contrôlés par l'homme avec des moyens différents.

Contraintes écologiques

Pour qu'un tel milieu se maintienne et se reproduise, il faut d'abord que soit maintenue sa diversité biocénotique. A cet égard, il est significatif que les formes d'essartage intégrées à une forêt tropicale soient toujours celles où la pratique culturale se traduit par un jardin à grande diversité spécifique et variétale, jardin dont la structure même miniaturise celle de l'écosystème ambiant. Dès qu'il y a spécialisation culturale, tendance à la monoculture sur essart, l'agression à l'égard de l'écosystème forestier s'accentue au point que s'amorce une plagiosère impliquant la disparition progressive du milieu forestier.

Quant aux contraintes biotopiques, celle qui paraît la plus impérative est la contrainte édaphique. La pratique d'un très long repos sous couvert arboré entre les cultures sur essart assure certainement le maintien et la reconstitution de la fertilité du sol. Plus importante est sans doute la protection du sol contre l'insolation et les précipitations par la structure complexe, la diversité de la biocénose domestique que constitue le type de jardin précédemment décrit. C'est notamment une protection efficace contre la latéritisation.

En outre, cette diversité biocénotique, spécifique et variétale limite considérablement l'impact des prédateurs et parasites.

Les conditions climatiques de la forêt entraînent en outre une biodégradation rapide des ressources appropriées ou produites et cela limite considérablement les possibilités de stockage, rendu d'ailleurs peu nécessaire par la productivité soutenue des jardins ou de la végétation spontanée quand il s'agit de ramassage. Dans ce dernier cas, la dispersion des ressources va contraindre les groupes humains à cette mobilité et à cette fluidité leur permettant de s'ajuster constamment à la distribution de ces ressources.

D'autres facteurs peuvent intervenir dans le mouvement de ces groupes de ramasseurs, la disponibilité des eaux vives, par exemple : en Afrique, il est ainsi des zones non fréquentées par les pygmées parce que dépourvues d'eaux vives ou encore parce que celles qui s'y trouvent sont jugées par eux comme de mauvaise qualité. Il arrive d'ailleurs que la distribution des populations humaines, leur implantation et leur mode d'insertion dans le milieu naturel puissent être liés plus aux cours d'eau, voies de communication et sources d'approvisionnement par pêche, qu'à l'environnement forestier proprement dit.

La nature du milieu forestier tropical va donc se traduire pour les ramasseurs ou essarteurs par une exigence de mobilité sur un domaine vital relativement étendu afin : *a*) de pouvoir tirer parti des ressources dispersées d'une biocénose très diversifiée, dans le cas des ramasseurs, ou *b*) dans le cas des essarteurs, d'assurer la reconstitution de la phytocénose entre les brèves périodes d'utilisation culturale des essarts.

Corollaires sociaux des contraintes écologiques

Chez les pygmées africains, c'est le parcours ramassé qui définit la bande et c'est l'appartenance à une bande qui permet d'avoir, par ce ramassage, accès aux ressources. Mais cela exige mobilité et fluidité. Les bandes pygmées d'un même groupe sont donc sujettes à un processus constant de fission-fusion ce qui fait qu'aucune d'elles n'a, en quelque sorte, jamais la même composition. Quelle est l'ampleur de cette mobilité et de cette fluidité ? Le cas décrit par Turnbull (1961, 1965) correspond à un groupe confiné dans une étendue forestière en réduction et les densités relevées par cet auteur (bande de 230 membres sur une surface de 1 200 km²) paraissent déjà élevées pour une société de ramasseurs.

Dans un grand ensemble forestier africain, dans la zone frontalière entre la République centrafricaine, le Congo et la République-Unie du Cameroun, existent au moins cinq groupes pygmées. D'après Demesse (communication personnelle), ces pygmées s'y déplacent sur des centaines de kilomètres et, s'il y a constante osmose entre les bandes d'un même groupe pygmée, qu'en est-il d'une possible osmose entre les divers groupes ? Toujours est-il que cette grande mobilité et cette extrême fluidité sont en liaison directe avec les conditions du milieu naturel et celles d'accès à ses ressources. L'appropriation de celles-ci exige en outre la coopération. La chasse au filet requiert cette coopération au niveau de la bande. Or celle-ci n'est praticable qu'avec au moins sept filets et au plus trente filets, chacun étant mis en œuvre par un homme marié. Elle apparaît vraiment comme un procès de production caractéristique de ces sociétés pygmées impliquant l'association d'un certain nombre de familles nucléaires. Selon Godelier (1974), cela traduit à la fois la contrainte de coopération, la contrainte de flux ou de « non-fermeture » des bandes et enfin, la contrainte d'appartenance à une bande, individu ou famille nucléaire ne possédant pas de droit sur un territoire déterminé et ses ressources. La contrainte de flux, de fluidité ou de non-fermeture permet l'ajustement des effectifs de la bande aux variations des ressources locales ; celle d'appartenance à une bande traduit les droits de celle-ci sur les moyens de production.

On a là un bon exemple de dimension minimale d'un système d'appropriation de ressources spontanées en écosystème forestier tropical.

Quant à l'essartage intégré à un tel écosystème, il a, selon Harris (1972), pour dimensions moyennes, en terme d'effectifs humains impliqués, des hameaux relativement groupés ou des villages espacés, correspondant à des populations de 50 à 250 personnes.

Ces densités varient évidemment selon les régions, les types d'écosystèmes forestiers tropicaux, leur productivité. Dans le cas des sociétés d'essarteurs, elles se situent le plus souvent à moins de 40 hab/km² et il n'est pas rare de rencontrer des densités de 1 à 5 hab/km².

La forêt, obstacle à la stratification sociale?

« Pour comprendre les rapports dynamiques qui existent entre les sociétés et les divers écosystèmes forestiers qu'elles exploitent, il faut partir de l'analyse de leurs possibilités d'intervention matérielle sur ces écosystèmes et des conditions sociales dans lesquelles cette intervention se déroule et définit la destination sociale des produits utiles extraits de la nature. Il faut donc, d'une part, établir ce que les économistes appellent les fonctions de production spécifiques de chaque système de forces productives et de rapports sociaux et, par ailleurs, analyser les conditions de reproduction ou de non-reproduction de ces systèmes, compte tenu des variations de leurs composantes internes et compte tenu des variations de leurs conditions internes de fonctionnement » (Godelier, 1974).

En fait, on ne peut poser en règle que la forêt tropicale ou l'essartage qui s'y pratique sont, en eux-mêmes, obstacles à la stratification sociale. Ce qui, par contre, est significatif, c'est le degré d'affranchissement humain des contraintes naturelles. En d'autres termes, si une société humaine est confinée à un écosystème forestier généralisé et s'y intègre écologiquement en pratiquant un ramassage ou un essartage permettant pour l'essentiel le maintien et la reproduction de cet écosystème, les contraintes de fluidité et de mobilité se traduiront en règle générale par cette « failure to support complex societies and concentrated settlements » (Harris, 1972). Si, par contre, la maîtrise de l'homme se traduit par une transformation totale ou partielle de l'écosystème forestier généralisé en écosystème domestique ou si une société a accès à une diversité d'écosystèmes qu'elle utilise de façon différente, il y a de fortes chances pour que la stratification sociale s'accentue. La mobilité humaine conduit aussi à considérer le cas des immigrants en milieu forestier tropical qui y arrivent avec un acquis technique, social et culturel différents. Dans de tels cas, il semble qu'on puisse envisager l'alternative suivante : *a*) la transformation de l'écosystème sylvestre d'accueil ou, *b*) l'adaptation de l'immigrant à son nouveau milieu et l'adoption par celui-ci de pratiques de ramassage ou d'essartage relativement intégrées à l'écosystème. On retrouve la règle selon laquelle le milieu forestier tropical n'offre finalement aux hommes qu'une alternative : en disposer ou composer avec lui.

Quelle que soit la valeur des hypothèses précédentes, il n'en reste pas moins que l'environnement forestier tropical, dans la mesure où des sociétés humaines y sont confinées et s'y intègrent, ne paraît guère avoir été le cadre d'une complexification de ces dernières. Quand des sociétés complexes s'y sont développées, ou bien cette complexification n'a pu dépasser un certain seuil imposé en quelque sorte par les bases matérielles de l'édifice social qui alors s'est effondré, ou bien la maîtrise humaine sur l'écosystème forestier s'est affirmée au point de transformer celui-ci et de lui substituer durablement des écosystèmes artificiels ou domestiques et alors il ne s'agit plus d'écosystème forestier *stricto sensu*.

Conséquences socio-culturelles de la transformation des écosystèmes

Les sociétés de ramasseurs et d'essarteurs représentent la ligne de départ qui servira de référence pour appréhender les voies et la nature des changements intervenus et à intervenir en milieu forestier tropical. Ces changements vont schématiquement de l'écosystème naturel où vivent des groupes humains opérant un ramassage ou un essartage jusqu'à l'« écosystème synthétique » (plantations ou ranches). Dès qu'il y a ramassage non spécialisé, l'impact humain va cependant se faire sentir, ne serait-ce que par assistance à la propagation de certains des éléments de la biocénose qui font l'objet d'appropriation. En fait, comme le ramasseur forestier des tropiques pratique toujours une discrimination entre les nombreuses ressources de la biocénose, il intervient en gestionnaire de cette dernière et manipule la production naturelle à son profit, ne serait-ce que par l'observation d'interdits périodiques quant à l'appropriation de telle ou telle des composantes biocénotiques. Mais cette assistance ne modifie pas les caractéristiques principales de l'écosystème forestier (diversité biocénotique élevée, relative stabilité, productivité primaire soutenue, structure complexe de la phytocénose, etc.). Il en va de l'essartage intégré, c'est-à-dire celui à longue révolution. Certes le jardin des essarteurs est déjà un écosystème synthétique, mais il n'est que temporaire et conçu pour permettre la reconstitution naturelle du couvert forestier ; il n'y a que manipulation humaine du fonctionnement d'un système naturel.

Le seuil critique de transformations se situe soit à l'apparition d'une plagiosère correspondant à un procès de spécialisation écosystémique, soit au remplacement soudain de l'écosystème forestier généralisé par un écosystème spécialisé. Voir chapitre 20.

Aspects historiques de ces transformations

On pourrait dresser partout des cartes de la réduction inexorable de l'étendue de la forêt tropicale. Lorsque, en zone tropicale, on rencontre des formations forestières semi-caducifoliées ou caducifoliées, des savanes arborées ou des savanes herbacées, il s'agit le plus souvent, pour reprendre l'expression de Eyre (1963), de « a plagioclimax community whose existence has been permitted by a degree of burning and human interference ». L'intervention des

techniques de l'ère industrielle et l'accentuation des impératifs commerciaux à l'ère coloniale ont considérablement accéléré ce processus, tandis que s'affirment des justifications d'un nécessaire remplacement de la forêt par des écosystèmes artificiels aussi productifs que profitables.

Parmi les causes principales de ce recul de la forêt, il y eut d'abord l'impératif vivrier, surtout dans le cas de la céréaliculture. Il faut aussi considérer les aspects socio-économiques du phénomène, surtout quand des sociétés complexes, stratifiées exigeaient, pour leur maintien et leur reproduction, la production de surplus. En outre, bien avant l'ère coloniale, et même dans le cas de ramassage, le commerce a fait sentir ses effets dans la forêt tropicale. Le ramassage forestier à des fins commerciales peut n'avoir qu'un effet relativement limité sur l'écosystème forestier. L'exploitation forestière s'est ensuite fortement accentuée à l'ère coloniale comme d'ailleurs le développement des plantations (voir chapitre 20).

En conclusion, la transformation des écosystèmes forestiers tropicaux ne s'affirme que lorsque appropriation de ressources spontanées ou production de ressources domestiquées ne peuvent plus se contenter d'une simple manipulation du système naturel, soit qu'il y ait pression de population humaine sur les ressources, soit qu'il y ait exigence de production d'un surplus à des fins autres que strictement vivrières, soit encore la combinaison de ces deux raisons.

Transformations endogènes et exogènes

Les sociétés humaines propres aux écosystèmes forestiers tropicaux, sociétés du ramassage ou sociétés de l'essartage, changent plus par influences ou pressions externes que sous l'effet de leur propre dynamique. Ce sont, en règle générale, des sociétés conservatrices quant à leur mode d'insertion dans le milieu naturel (Harris, 1972) et stables quant à leur densité, à moins que n'interviennent des facteurs étrangers à leur milieu. Mais elles ne sont pas figées dans une sorte de parfaite homéostasie. Elles ont développé et développent des techniques et, même dans le cas du ramassage, elles peuvent transformer le milieu, accentuant ainsi leur impact sur l'écosystème : le développement de vergers accidentels ou assistés aura ainsi pour conséquence une accentuation de l'appropriation des ressources en quelques points déterminés du parcours et cela peut aller en s'accroissant.

Toutefois le rythme de tels changements est lent et ne saurait se comparer avec celui des changements exogènes : acquisition des nouveaux instruments d'appropriation ou de production, introduction de plantes vivrières exotiques, demande de surplus commercialisables, exigence de travail pour autrui, imposition d'idéologies nouvelles, etc.

Par exemple, les pygmées centrafricains, dans le cadre de leur symbiose avec les cultivateurs africains essartant les marges forestières, se sont vu confier des armes à feu par ces derniers afin de chasser à leur profit ; il en a résulté une surchasse réduisant considérablement les ressources cynégétiques des pygmées, avec pour alternative finale, soit la fuite au cœur de la forêt pour s'affranchir de ces contraintes symbiotiques, soit l'acculturation progressive. L'introduction de l'outillage métallique fournirait aussi bien des exemples de transformation engendrés par un apport technique étranger permettant une exploitation plus aisée du milieu. De même, le bananier, originaire d'Asie tropicale, a permis un accroissement de la pénétration culturale dans la forêt africaine.

Les changements les plus profonds affectant tout à la fois l'écosystème forestier et les sociétés humaines restent cependant liés à l'impact d'un pouvoir extérieur intervenant directement dans cet environnement pour en tirer profit ; il peut alors aliéner la terre pour la mettre en valeur, ou exiger des populations sylvestres la production de surplus ou des productions nouvelles.

Mais il serait injuste de méconnaître les réalisations agricoles et sylvicoles ayant pris place en milieu forestier tropical ou à ses dépens; de telles réalisations substituent à l'écosystème forestier des systèmes synthétiques spécialisés. On peut d'ailleurs regretter que, en règle générale, on se contente d'appliquer la simple formule technique consistant à supprimer la forêt pour la remplacer par un écosystème domestique dont l'homogénéité rend l'exploitation plus aisée, sans chercher des solutions originales fondées sur une gestion rationnelle de l'écosystème naturel.

Immigration

Si les membres de sociétés humaines des forêts tropicales sont parfois appelés ou contraints à participer à la mise en valeur de leur milieu naturel, ils ne suffisent généralement pas à cette tâche et, de toute façon, la faible densité des populations est un autre obstacle à l'efficacité de leur mobilisation. La mobilité, la dispersion et la plus ou moins grande fluidité de ces groupes humains ont souvent engendré de la part des pouvoirs centralisés des réactions négatives. On tend à les sédentariser et à les regrouper.

Les entreprises nouvelles font alors souvent appel à une main-d'œuvre étrangère à l'environnement forestier. Ainsi, sur les grands chantiers forestiers centrafricains, la participation du travail pygmée est infime.

En dehors des aspects autécologiques, physiologiques et sanitaires (chapitres 16, 17 et 18), les problèmes sociaux que pose cette main-d'œuvre transplantée relèvent dans leur ensemble de la politique et de la sociologie du travail salarié ou forcé. Il est intéressant de mentionner ceux résultant des tensions liées à la composition polyethnique du personnel déplacé et regroupé. Il convient aussi de signaler la manifestation fréquente de telles tensions entre la main-d'œuvre immigrée et les populations locales.

On ne doit pas dissimuler non plus les effets qu'ont nécessairement les aliénations de terre sur lesquelles se fondent les entreprises nouvelles et qui sont obligatoirement perçues par les populations sylvestres comme un viol de leur domaine vital et une mise en cause des bases matérielles de leur vie sociale. Ces aliénations ne peuvent que provoquer des changements profonds dans les sociétés en cause : confrontés aux agressions extérieures, les pygmées se réfugient au cœur de la forêt, ou se fondent peu à peu dans les populations africaines des marges forestières. On

retrouve ce schéma dans d'autres cas intéressant des ramasseurs ou des essarteurs. Quant à ces derniers, la réduction de leur domaine vital entraîne souvent l'accroissement des tensions internes et l'augmentation de leur agressivité à l'égard des groupes voisins. Beaucoup s'en vont chercher meilleure fortune à la ville continuant à être ravitaillés depuis la forêt et même organisant peu à peu un petit commerce avec les produits reçus de la forêt, ce qui y accentue la pression sur les ressources et accélère parfois le processus de transformation des techniques de production.

Les recherches nécessaires et les priorités

A partir de quel seuil critique, de quelle charge de rupture le maintien et la reproduction de ces systèmes naturels et de ces sociétés ne sont-ils plus possibles? Quelles sont les voies offertes à la transformation de ces sociétés du fait des contraintes qui s'exercent sur elles à l'occasion de la transformation par exploitation néo-technique de leur milieu naturel? Ce sont là les deux questions fondamentales auxquelles devraient répondre les recherches entreprises par priorité.

Il est donc urgent d'étudier quelques sociétés de ramasseurs et d'essarteurs ayant persisté jusqu'à nos jours, en prenant en compte les processus de transformation déjà amorcés dans le cas de quelques-unes d'entre elles.

D'autre part, les sociétés d'immigrés qui, dans quelques cas, se sont reconstituées ou se reconstituent en forêt, pourraient fournir d'utiles informations sur les processus d'adaptation à l'environnement forestier.

Il paraît essentiel de donner toute l'importance qu'elle mérite à l'étude du savoir naturaliste des sociétés forestières. Ce savoir est en outre la meilleure voie d'accès à la compréhension de la perception de l'environnement par ces populations. Le problème majeur en la matière est celui posé par l'intégration des démarches des sciences de la nature et des sciences de l'homme. D'utiles enseignements sont à tirer des travaux réalisés par les écoles ethnoscientifique et écologique de l'anthropologie américaine (Berlin, Conklin, Rappaport, Vayda, etc.). Une correction méthodologique paraît toutefois nécessaire pour ce qui est des rapports sociaux de production, car on ne peut comprendre les rapports entre les hommes et leur milieu sans prendre en compte les rapports de ces hommes entre eux. Cela conduira nécessairement à envisager la hiérarchie des contraintes s'exerçant sur le maintien, la reproduction et la transformation de ces sociétés (Godelier, 1974).

Il est indispensable d'aborder toujours ces études sur une base micro-écologique ou micro-géographique, afin d'éviter des généralisations qui ne tiennent pas compte de variations significatives du milieu naturel, de ses ressources et des modes traditionnels d'appropriation ou de production. Ces variations sont importantes dans la compréhension des phénomènes techniques, économiques et sociaux. Cela conduit à un affinement de l'observation ethnographique et ethnobiologique qui, seul, peut rendre compte des particularités de chaque cas, ainsi qu'à recommander des approches intégrées par des spécialistes des sciences naturelles et des sciences humaines.

Il importe d'abord de recueillir des données précises sur l'infrastructure des sociétés humaines concernées. Trop de travaux anthropologiques sont fondés sur une conaissance insuffisante du milieu naturel et des modes d'insertion humaine dans ce milieu. L'approche ethnoscientifique, par l'intermédiaire du savoir naturaliste local, mérite d'être soulignée ; il est aussi essentiel de lier l'étude des rapports sociaux à celle du développement des forces productives : l'évolution de la technologie d'une société donnée peut éclairer le processus de transformation des rapports entre les hommes qui la composent et même fournir des éléments de compréhension de leur idéologie.

L'introduction d'une ressource nouvelle dans l'économie d'une société, par exemple celle d'une plante cultivée exotique (cas du bananier en Afrique), peut être un puissant facteur de pénétration et d'impact humains à l'égard de l'écosystème. L'adoption de l'arme à feu par des chasseurs de la forêt tropicale aura des effets analogues qui peuvent se prolonger au niveau social.

Conclusion

Si l'on envisage les transformations possibles et souvent souhaitables de l'économie des sociétés de la forêt tropicale, il apparaît que l'insertion dans leur système coutumier de ressources nouvelles (plantes vivrières améliorées, par exemple) compatibles avec leur alimentation habituelle ou encore la mise à leur disposition d'outils ou de techniques adaptés à leurs habitudes et à leur milieu naturel peuvent être des facteurs de transformation progressive. De telles transformations peuvent ne pas mettre fondamentalement et brutalement en cause la personnalité de ces sociétés ni leur milieu naturel, sans pour autant interdire le progrès auquel elles aspirent légitimement et qui est souhaité par les États (Greenland, 1975).

On peut aussi envisager de donner un rôle majeur aux habitants de la forêt tropicale dans l'inéluctable mise en valeur de leur habitat et de les en faire bénéficier. Pourquoi les pygmées ne deviendraient-ils pas les gestionnaires avisés de l'exploitation des forêts où ils vivent et dont ils sont certainement les meilleurs connaisseurs? Pourquoi ne tenterait-on pas de mettre au point des techniques adaptées aux variantes du milieu forestier tropical ainsi qu'à la diversité des sociétés humaines qui y vivent? Il n'est pas utopique de penser que des essarteurs vivriers puissent graduellement y devenir des « planteurs ». Il n'est pas plus utopique d'envisager la transformation des sociétés de ramasseurs en sociétés de cultivateurs ou encore en sociétés d'exploitants des ressources commerciales de leurs forêts. Affirmer le contraire serait nier ce qui s'est passé ailleurs dans le monde, dans le cas d'autres groupes humains.

Mais une telle possibilité implique études et recherches, car la caractéristique présente des mises en valeur des forêts tropicales est la généralisation des formules techniques ne tenant guère compte des conditions locales, naturelles et humaines.

Dans cette perspective, le recensement et l'évaluation des ressources de ces milieux doivent faire appel au savoir naturaliste des gens de la forêt, ce qui souligne l'intérêt et l'importance des recherches ethnoscientifiques.

Bibliographie

BAHUCHET, S. Étude écologique d'un campement de pygmées Babinga. *Journal d'Agriculture tropicale et de Botanique appliquée* (Paris), vol. 19, n° 12, 1972, p. 509-559.

——. Rapport d'une mission effectuée en saison sèche en Lobaye (République Centrafricaine). *Journal d'Agriculture tropicale et de Botanique appliquée* (Paris), vol. 22, n° 4-5-6, 1975, p. 177-197.

BAHUCHET, S. Ethnozoologie des pygmées Babinga de la Lobaye (République Centrafricaine). In: *L'homme et l'animal* (comptes-rendus du 1er Colloque d'Ethnozoologie), p. 52-61. Paris, IES, 1975, 644 p.

BARRAU, J. *Les plantes alimentaires de l'Océanie, origines, distribution et usages*. Marseille, Musée Colonial de la Faculté des Sciences (fascicule unique des *Annales du Musée Colonial de Marseille*, 7e série, vol. 3-9, 1951-1961), 1962, 275 p.

BARRAU, J. De l'homme cueilleur à l'homme cultivateur. *Cahiers d'Histoire mondiale* (Neuchâtel), vol. 10, n° 2, 1967, p. 275-292.

——. Culture itinérante, culture sur brûlis, culture nomade, écobuage ou essartage? Un problème de terminologie agraire. *Études Rurales* (Paris), 45, 1972, p. 99-104.

BROOKFIELD, H. C. (ed.). *The Pacific in transition: geographical perspectives on adaptation and change*. London, Arnold, 1973, 332 p.

BURKILL, I. H. Habits of Man and the origin of the cultivated plants of the Old World. In: *Proceedings of the Linnean Society of London*, 164, 1952, p. 12-42.

——. The organography and the evolution of the Dioscoreaceae, the family of yams. *Journal of the Linnean Society* (London), *Botany*, 56, 1960. p. 319-412.

CHILDE, V. Gordon. *What happened in history*. Harmondsworth, Penguin Books, 1942; new edition 1964, 304 p.

CONDOMINAS, G. *Nous avons mangé la forêt*. Paris, Mercure de France, 1957, 491 p.

CONKLIN, H. C. An ethnoecological approach to shifting cultivation. *Transactions of the New York Academy of Science* (New York), vol. 2, no. 17, 1954, p. 133-142.

CONKLIN, H. C. The study of shifting cultivation. *Current Anthropology* (Chicago), 2, 1961, p. 27-61.

——. Ethnobotanical problems in the comparative study of folk taxonomy. In: *Proceedings 9th Pacific Science Congress* (Bangkok), 4, 1962, p. 299-301.

DURHAM, W. H. The adaptive significance of cultural behavior. *Human Ecology* (New York), vol. 4, no. 2, 1976, p. 89-121.

EYRE, S. R. *Vegetation and soils: a world picture*. London, Arnold, 1963, 324 p.

GODELIER, M. Anthropologie et biologie: vers une coopération nouvelle. *Revue Internationale des Sciences Sociales* (Paris), vol. 26, n° 4, 1974, p. 666-690.

GREENLAND, D. J. Bringing the green revolution to the shifting cultivator. *Science* (Washington), vol. 190, no. 4217, 1975, p. 841-844.

HARLAN, J. R. *Crops and man*. Madison, Wisconsin, American Society of Agronomy, 1975, 295 p. Bibliographie importante.

HARRIS, D. R. Agricultural systems, ecosystems and the origin of agriculture. In: Ucko, P. J.; Dimbleby, G. W. (eds.). *The domestication and exploitation of plants and animals*, p. 3-16. London, Duckworth, 1969, 581 p.

——. Swidden systems and settlement. In: Ucko, P. J.; Tringham, R.; Dimbleby, G. W. (eds.). *Man, settlement and urbanism*, p. 245-262. London, Duckworth, 1972, 979 p.

HAUDRICOURT, A. G. La technologie culturelle : essai de méthodologie. In : Poirier, J. (ed.). *Ethnologie générale* (Encyclopédie de la Pléiade, 24), p. 731-822. Paris, Gallimard, 1968, 1907 p.

LEE, R. B.; DE VORE, I. (eds.). *Man the hunter*. Chicago, Aldine, 1968, 415 p.

LETOUZEY, R. *Étude phytogéographique du Cameroun*. Paris, Lechevallier (Encyclopédie Biologique 69), 1968, 508 p.

ODUM, E. P. *Fundamentals of ecology*. Philadelphia and London, Saunders, 1959. 3rd ed., 1971, 574 p.

RAPPAPORT, R. A. Cosmology as ecological analysis : a view from the rain forest. *The Ecologist*, vol. 7, no. 1, 1977, p. 4-11.

ROUSSEAU, J. Des colons qui apportent avec eux leur écologie. In: Thomas, J. M. C.; Bernot, L. (eds.). *Langues et techniques, nature et société*, vol. 2, p. 337-345. Paris, Klincksieck, 1972, 415 p.

SAHLINS, M. D. Notes on the original affluent society. In: Lee, R. B.; De Vore, I. (eds.). *Man the hunter*, p. 85-88. — Chicago, Aldine, 1968, 415 p.

SCHEBESTA, P. Erste mitteilungen über die ergebnisse meiner forschungsreise bei den-pygmaen in Belgisch Kongo. *Anthropos* (Wien-Mödling), 26, 1931, p. 1-27.

——. Erste mitteilungen über die ergebnisse meiner forschungsreise bei den pygmaen in Belgisch Kongo. *Anthropos* (Wien-Mödling), 26, 1931, p. 1-27.

——. Die Bambute-pygmaen vom Huri. *Mémoires de l'Institu-Royal Colonial Belge, section des Sciences morales et polit tiques* (Bruxelles), 1, 2, 4, 1938-1950.

SIMMONDS, N. W. (ed.). *Evolution of crop plants*. London, New York, Longman, 1976, 339 p.

SMITH, R. L. *Ecology and field biology*. New York, London, Harper and Row, 1966.

TURNBULL, C. M. *The forest people: a study of tne pygmies of the Congo*. New York, Simon and Schuster, 1961, 288 p.

——. *Wayward servants: the two worlds of the African pygmies*. London, Eyre, Spottiswoode, 1965, 390 p.

——. The importance of flux in two hunting societies. In: Lee, R. B.; De Vore, I. (eds.). *Man the hunter*, p. 132-137. Chicago, Aldine, 1968, 415 p.

WILSON, E. O. *Sociobiology: the new synthesis*. Cambridge, Mass., The Belknap Press of Harvard University Press, 1975, 697 p.

20 Les types d'utilisation

Introduction

Limites biologiques de la transformation des écosystèmes forestiers tropicaux
- Caractéristiques critiques
  - Diversité spécifique
  - Variabilité génétique
  - Reproduction
  - Distribution spatiale
  - Environnement atmosphérique
  - Le bilan hydrique et le cycle des matières nutritives
- Prédiction et évaluation de l'impact des manipulations sur la production et l'environnement
- Conclusion

Divers types d'utilisation
- Utilisation sans transformation majeure
  - Sylviculture
    - Stimulation de la régénération désirable
    - Dégâts d'exploitation
    - Échantillonnage de diagnostic prospectif et niveaux de matériel sur pied
    - Plantations d'enrichissement
    - Coupes jardinées
    - Systèmes polycycliques
    - Reproduction végétative
    - Conclusions
  - Exploitation forestière
  - Aménagement de la faune
    - Utilisations actuelles de la faune sauvage
    - Aménagement forestier et faune sauvage
    - Aménagement de la faune sauvage
    - Conclusions
  - Parcours en forêt
    - Parcours sans modification de la forêt
    - Parcours avec modification de la forêt
- Écosystèmes simplifiés
  - Plantations forestières
    - Facteurs limitants
      - Vent
      - Feu
      - Érosion
      - Termites et autres ravageurs
      - Pâturage et broutage
    - Extension des plantations forestières et amélioration des essences
    - Conclusion
  - Prairies améliorées en forêt
    - Défrichement total (Queensland)
    - Mise en valeur pastorale à partir de la pluviisylve
    - Mise en valeur pastorale et reboisement sur sols pauvres
- Cultures itinérantes et autres systèmes agri-sylvicoles
  - Agriculture itinérante
    - Terminologie
    - Populations
    - Systèmes stables
    - Systèmes épuisants et accélérés
    - Effets
    - Production alimentaire et énergie
    - Conclusions
  - Autres systèmes agri-sylvicoles
  - Élevage sous plantations
  - Conclusions
- Lutte contre l'enherbement et l'embroussaillement
  - Définition
  - Les problèmes des espèces indésirables
  - Pépinières forestières
  - Plantations
  - Espèces d'arbres indésirables
  - Espèces parasites
  - Entretien des pare-feux

Conséquences des travaux forestiers sur l'environnement
- Biocides
- Exploitations et routes forestières
- Lacs artificiels
- Effluents des industries de pâte et de papier
- Industries, mines et établissements humains

Les recherches nécessaires et les priorités
- Limites biologiques de la transformation des écosystèmes forestiers tropicaux
- Les divers types d'utilisation
  - Sylviculture
  - Plantations
  - Aménagement de la faune sauvage
  - Systèmes agri-sylvicoles
- Lutte contre l'enherbement et l'embroussaillement
- Conséquences des travaux forestiers sur l'environnement

Bibliographie

Introduction

Les différents modes d'exploitation des diverses ressources existant dans les écosystèmes forestiers tropicaux dépendent des objectifs que l'on se propose d'atteindre en termes de production, de conservation et de qualité de la vie mais, auparavant et surtout, des possibilités de manipulation et même de transformation de ces écosystèmes pour augmenter leur disponibilité ainsi que la quantité et la qualité des biens et des services pour répondre aux demandes des populations, des industries et du commerce.

Les types d'exploitation ont été examinés dans de nombreuses conférences ou colloques internationaux. En se limitant à la période qui a suivi la deuxième guerre mondiale, on citera la Conférence des Nations Unieş sur l'utilisation des ressources naturelles (Lake Success, 1949), le Colloque organisé par la Wenner Gren Foundation sur le thème « Man's role in changing the face of the earth », la Conférence des Nations Unies sur l'application de la science et de la technologie au développement (Genève, 1963), la Conférence de l'Unesco sur l'utilisation rationnelle des ressources de la biosphère (Paris, 1968) et finalement, les conférences organisées par la FAO sur l'alimentation, respectivement à Washington et La Haye en 1963 et 1970, et la Conférence des Nations Unies sur l'alimentation, tenue à Rome en 1974. Il convient également de signaler la neuvième réunion technique sur l'écologie de l'homme dans le milieu tropical, organisée par l'UICN à Nairobi en 1963.

Force toutefois est de reconnaître que la littérature traitant de l'utilisation des terres tropicales humides reste vague lorsqu'il s'agit de leurs potentialités à long terme. Elle ne souligne pas assez la différence entre les régions qui ont une saison sèche marquée et celles qui n'en ont pas. Dans les premières, la simplification de l'écosystème forestier, c'est-à-dire sa transformation en plantations forestières, en prairies permanentes ou en cultures intensives, a donné des résultats positifs compte tenu également des possibilités que donne la saison sèche et moins chaude de lutter contre les insectes et les maladies ; dans les secondes qui correspondent aux forêts tropicales humides sempervirentes, en dehors des terres alluvionnaires ou volcaniques, des terrasses irriguées et des terres à proximité des villages où la lutte contre la compétition des mauvaises herbes est possible, les résultats obtenus jusqu'à maintenant ont été souvent décevants. Cette question des possibilités et limitations dans l'utilisation des terres tropicales est de la plus grande importance et mérite d'être suivie car de grands espoirs continuent à être fondés sur les possibilités de mise en valeur des régions tropicales humides. C'est ainsi que le document sur la situation de l'agriculture mondiale, présenté à la Conférence des Nations Unies sur l'alimentation (1974) prévoit qu'il sera possible d'augmenter les terres cultivées des pays en développement, de 737 millions d'hectares en 1970 à environ 900 millions d'hectares en 1985, et qu'on pourra compter, si l'on vient à bout de la trypanosomiase, sur 120 millions de têtes de bétail supplémentaires, et cela principalement dans les terres tropicales humides.

Cela souligne l'importance des recherches poursuivies par certains instituts internationaux sous l'égide du Groupe consultatif de la recherche agronomique et de son Comité technique consultatif. Il s'agit en particulier de l'Institut international d'agriculture tropicale d'Ibadan (IITA), du Centre international de l'élevage pour l'Afrique à Addis-Abéba (ILCA), du Centre international de l'amélioration du maïs et du blé du Mexique (CIMMYT) et de l'Institut international de recherches sur le riz à Los Baños (IRRI). Il y a toutefois lieu de signaler que pour le moment les recherches poursuivies par ces instituts portent essentiellement sur l'augmentation de la production alimentaire et sur les conditions socio-économiques d'un tel accroissement de production. En Afrique, des recherches récentes effectuées à Ibadan sur les systèmes de culture et les assolements donnent des résultats très encourageants pour la zone soudano-guinéenne sans que l'on puisse toutefois, pour le moment, transférer ces résultats dans la zone guinéenne.

Enfin, les infrastructures mises en place (routes, barrages, etc.) ainsi que les opérations effectuées pour l'amélioration de la récolte des ressources ont une influence à plus ou moins long terme sur l'environnement. Ces influences sont souvent sous-estimées et il est absolument indispensable d'en tenir compte dans les projets de mise en valeur soit pour les comptabiliser sous forme de coûts ou bénéfices associés, soit pour prévoir les actions nécessaires à leur contrôle.

Dans ce chapitre on examinera les différentes utilisations des écosystèmes forestiers tropicaux humides, en laissant de côté la transformation complète en systèmes agricoles. Le cas de la prairie améliorée sera présenté surtout pour montrer les possibilités d'existence d'une simplification de l'écosystème forestier à une certaine échelle, souvent en association avec des cultures arborées, sans prétendre en dégager un programme de recherche. Le problème de l'élevage du gibier ne sera pas traité mais simplement mentionné quand on traitera de l'aménagement de la faune sauvage. Il convient de préciser que les aspects socio-économiques de la mise en valeur agricole, pastorale ou forestière (qui ont pourtant une influence directe ou indirecte sur l'utilisation), ne seront pas examinés, sauf s'ils apparaissent nécessaires pour dégager certaines orientations en matière de recherche. Il en sera de même des problèmes relatifs à la récolte et au transport des produits.

Limites biologiques de la transformation des écosystèmes forestiers tropicaux

Caractéristiques critiques

Pour évaluer les limites biologiques aux transformations de l'écosystème forestier tropical, il faudrait prendre en considération toutes ses caractéristiques et voir dans quelle mesure elles s'opposent aux manipulations ou les facilitent. Ces caractéristiques ou ces attributs ne sont pas complète-

ment indépendants et l'on examinera seulement quelques-uns d'entre eux, les plus importants dans la mesure où ils traduisent une limite ou une contrainte. On laissera donc de côté les caractéristiques très générales telles que l'entropie ou l'information qui apparaissent comme la synthèse d'autres caractéristiques et dont les relations avec les possibilités de manipulation seraient plus difficiles à mettre en évidence d'un point de vue pratique. On laissera également de côté les caractéristiques relatives au bilan énergétique, comme la production brute ou nette, qui ne semblent pas devoir poser de limites théoriques dans les zones tropicales. Une autre approche proposée par Golley (communication personnelle) serait d'explorer la nature des attributs des diverses communautés de la succession puisqu'ils sont à la base de la stabilité. Ces attributs sont la masse du système, le nombre des choix fonctionnels et le temps de réponse du système aux perturbations de l'environnement. « Premièrement, la masse d'êtres vivants que comprend le système présente au moins deux propriétés. Une biomasse importante amortit sans doute les oscillations, aussi bien en raison de son inertie propre que par la zone qui l'entoure et sur laquelle elle étend son influence (cycles des éléments minéraux). En outre l'homme peut exercer une forte influence sur le climat local. Deuxièmement, le nombre des choix fonctionnels au sein d'une communauté correspond aux diverses tâches et possibilités à l'intérieur du système. Cette latitude de choix peut influer sur la stabilité en offrant des éléments et/ou des voies de substitution en cas de perturbation du système. Enfin la stabilité est liée à l'échelonnement dans le temps des diverses interactions entre les membres d'une communauté. Le temps de réponse revêt parfois une importance extrême pour la stabilité car des rétroactions entre les unités peuvent amplifier ou amortir une oscillation. Pour être stable une communauté doit avoir un répertoire de réponses adaptées à l'échelonnement dans le temps des perturbations mésologiques et au délai qu'impliquent les interactions entre les unités. La réponse rapide d'une unité pourrait par exemple réduire le temps de réponse d'autres unités et provoquer une adaptation de l'ensemble du système » (Golley, communication personnelle).

Dans le chapitre 9, on a déjà mentionné les caractéristiques des divers stades de la succession et leur utilité dans l'utilisation des terres. Parmi les caractéristiques à étudier on retiendra la diversité spécifique, la variabilité génétique, la reproduction, la distribution spatiale, l'environnement atmosphérique et le cycle des matières nutritives.

Diversité spécifique

La diversité spécifique est une caractéristique bien connue des forêts tropicales humides (voir les chapitres 4, 5 et 7). La richesse spécifique (nombre d'espèces) est distincte de la diversité spécifique (importance relative des différentes espèces) et le terme stabilité a différentes significations selon les auteurs : constance, inertie, élasticité, stabilité directionnelle, etc. De nombreux auteurs (Golley, Goodman, Orians, Whittaker et autres) ont apporté des précisions sur ces concepts. Un examen plus approfondi des propriétés des espèces montre que celles-ci sont hautement sensibles à toutes sortes de perturbations parce qu'ayant évolué dans des conditions d'une relative constance de l'environnement, elles ont en général un faible taux de reproduction et de dispersion, et peu ou pas de dormance. Elles tendent par ailleurs à être plus spécialisées dans leur gamme d'utilisation des habitats.

May (1975) a traité des concepts de sélection r et sélection K (r étant la capacité de reproduction de chaque individu et K la population maximale pouvant exister dans un écosystème donné) dérivant des paramètres conventionnels de l'équation logistique, $\frac{dN}{dt} = rN\frac{(K-N)}{(N)}$, où N est le nombre d'individus, et qui représente la courbe sigmoïde familière de la croissance d'une population dans un environnement limité. Les conclusions de cet auteur sont les suivantes.

« 1. Les écosystèmes naturels complexes (comme la pluviisylve) avec leurs nombreuses espèces et leur riche secteur d'interaction sont en général dynamiquement fragiles. Bien qu'ils soient bien adaptés pour se maintenir dans un milieu relativement stable au sein duquel ils ont évolué, ils sont beaucoup moins résistants aux perturbations causées par l'homme que ne le sont les simples et robustes écosystèmes forestiers tempérés.

» 2. Dans les tropiques, les stratégies de reproduction pour les plantes et les animaux sont adaptées à un milieu relativement constant. Elles sont moins adaptées que les organismes des zones tempérées pour surmonter de graves perturbations.

» 3. La plupart des forêts tropicales humides croissent sur des sols impropres à une agriculture permanente. Une foresterie de production est donc l'utilisation la plus rationnelle de ces surfaces; mais en raison de 1 et 2, les forêts tropicales humides exigeront des techniques de gestion sous rendement soutenu bien plus compliquées que pour les forêts tempérées. Des restrictions, des recherches et l'exclusion d'une utilisation sans examen préalable des méthodes de récolte sont nécessaires si l'on veut éviter que les forêts tropicales humides n'aient le même destin que les organismes résultant d'une sélection K tels que le bison ou la baleine bleue. »

Hartshorn et Orians (1975) examinent de quelle façon les interactions entre les organismes individuels peuvent influencer le nombre d'espèces vivant ensemble et comment ces interactions affectent théoriquement et pratiquement la stabilité des écosystèmes forestiers tropicaux. Ils précisent d'abord que le concept de stabilité s'applique à certaines composantes de la capacité d'un système de se maintenir près d'un point d'équilibre ou d'y revenir après une perturbation. Ces composantes sont : la constance, la persistance, l'inertie, l'élasticité, l'amplitude, la stabilité cyclique et la stabilité directionnelle. Ils analysent ensuite les caractéristiques des forêts tropicales vis-à-vis de ces sept composantes utilisant les informations disponibles (Budowski, Holdridge, Janzen) sur les attributs des arbres des différentes phases de la succession dans la forêt tropicale. En conclusion, ils soulignent l'importance de la pluie et de sa répartition sur la survie et la destruction des forêts tropicales, l'incertitude

qui subsiste concernant l'amplitude (la gamme des états où le système reste stable) et le rôle de la stabilité cyclique qui est à la base de la théorie de la mosaïque pour la régénération et qui va à l'encontre de l'interprétation traditionnelle de la stabilité directionnelle des successions secondaires.

Enfin il faut mentionner (Synnoth, 1975) que les animaux de toutes tailles qui dépendent des plantes pour leur nourriture, et les prédateurs de ces animaux, ont leur milieu modifié, favorablement ou défavorablement, par les changements dans la composition spécifique et la structure physique de la forêt. Les changements dans les populations animales peuvent avoir un effet important sur la pollinisation des fleurs et la dissémination des graines, qui peut alors à son tour affecter la composition spécifique de tous les stades ultérieurs de la succession. Enfin, les effets des modifications de structure sur les animaux arboricoles et de l'enlèvement de vieux arbres qui abritent certains animaux (notamment les écureuils et les chauves-souris) doivent être soulignés.

Variabilité génétique

Bouvarel (1975, voir chapitre 21) écrit : « En forêt dense, la concurrence s'exerce entre espèces et il est probable que le mécanisme de cette compétition est extrêmement complexe (intra et interstrate), et que le hasard du voisinage joue, pour la survie d'un individu, un rôle plus important que son aptitude génétique. Quel est dans ces conditions le meilleur système d'adaptation ? D'abord celui qui assure la survie par une quantité importante de graines, même si le semencier se trouve éloigné d'autres arbres de la même espèce; ensuite, celui qui produit pour chaque individu de l'espèce un niveau moyen d'adaptation sans grands écarts par rapport à cette moyenne, c'est-à-dire sans variabilité individuelle forte. En effet, une espèce à variabilité individuelle forte peut voir ses génotypes les mieux adaptés 'gagner' sur les autres espèces mais seulement lorsque ces génotypes se trouvent chacun, par hasard, dans une situation écologique individuelle favorable. Le risque est grand du hasard contraire : les meilleurs génotypes défavorisés, les moins bons favorisés mais ne pouvant dominer en raison de leurs mauvais génotypes. Ces deux conditions, fertilité d'arbres isolés et niveaux moyens d'adaptation, sont remplies par un système de reproduction basé sur l'autogamie. » Développant sa pensée il présente comme la plus favorable l'hypothèse que les espèces de la forêt dense sont à autogamie dominante.

Reproduction

La forêt tropicale humide est facile à détruire et difficile à recréer en raison, d'une part, des moyens généralement limités de dispersion des semences et, d'autre part, des conditions très particulières nécessaires pour une germination de la graine et une installation réussie du plant, sans parler de l'effet de l'enlèvement de la matière organique et de l'humus sur la disponibilité en éléments nutritifs. C'est ainsi que les essences secondaires généralement héliophiles ont des graines dont la dormance et la vitalité sont longues alors que les graines des essences primaires ont une dormance et une longévité limitées et que leurs semis ont besoin d'un couvert assez important. Cette connaissance insuffisante des mécanismes de reproduction explique les difficultés rencontrées par les méthodes classiques de régénération qui dérivent le plus souvent de la forêt tempérée, et souligne la nécessité d'entreprendre de nouvelles recherches dans ce domaine. Les chapitres 8 et 9 contiennent des informations sur la vitalité et la dormance des essences primaires et secondaires, sur les mécanismes de dispersion et sur le mécanisme, encore mal compris, d'adaptation de certaines essences tropicales à l'ouverture du couvert.

Distribution spatiale

Si on peut constater un étagement vertical dans la discontinuité des arbres, lianes et epiphytes, on observe également une hétérogénéité latérale se manifestant par l'existence de chablis d'ancienneté variable, par la discontinuité des arbres émergents et de la strate herbacée et par une tendance des petits arbres à s'aggréger. Cette organisation tend à assurer une exploitation maximale de l'espace aérien et à réduire la compétition. D'autre part, il n'y a pas d'arrêt saisonnier de l'activité végétale dans les forêts denses humides équatoriales (ce qui n'est pas le cas dans les forêts semi-caducifoliées, comme le montre l'observation des cernes : voir chapitre 8) ; l'occupation maximale du temps se joint à celle de l'espace. Cette hétérogénéité spatiale dont on doit tenir compte dans la planification d'un inventaire a aussi son importance dans l'application des méthodes d'aménagement et d'abattage. Elle pourrait exclure en effet tout dispositif géométrique d'abattage.

Environnement atmosphérique

De nombreuses informations existent sur les paramètres de l'environnement atmosphérique : rayonnement, température, vitesse du vent, etc... et sur leur variation du sol au couvert, en comparant les milieux à l'intérieur et hors de la forêt. On connaît toutefois beaucoup moins les effets des manipulations de la forêt sur ces paramètres et ce sont précisément eux qui doivent orienter les manipulations pour obtenir la régénération ou le développement des essences souhaitables.

En ce qui concerne la température et l'humidité ainsi que les indicateurs qui leur sont liés, tels la tension de vapeur, le déficit de saturation et l'évapotranspiration, il existe des variations diurnes et saisonnières ; on sait peu de choses sur l'influence des différents traitements forestiers sur elles. On sait toutefois que ces variations diurnes et saisonnières sont plus importantes dans les surfaces dégradées et dans une moindre mesure dans les petites trouées, quand les surfaces défrichées sont grandes, que dans les vieilles forêts secondaires non manipulées, la vitesse du vent à l'intérieur d'un massif est faible au sol, soit moins de 1 % de la vitesse à l'extérieur du massif. La vitesse augmente avec la hauteur mais elle est, dans les houppiers, égale à 10 % de la vitesse au-dessus du couvert. L'apparent isolement de la forêt peut entraîner une grande résistance aux échanges gazeux à la surface des feuilles dans le sous-étage,

tout en stabilisant les régimes de température et d'humidité. La vitesse du vent ainsi que la quantité et l'intensité de la turbulence augmentent à tous les niveaux dans la forêt quand le couvert est interrompu par l'abattage ou d'autres opérations forestières, augmentant ainsi le taux des échanges gazeux et des pertes en eau du sol et des plantes.

En ce qui concerne les radiations lumineuses, des recherches ont été faites sur la proportion de celles-ci qui parvient au sol et qui varie selon la structure du couvert et la disposition des vides et des trouées de lumière. La lumière parvenant au sol représente environ de 1 à 4 % de la lumière incidente sur le couvert. La composition spectrale de la lumière dans les forêts tropicales a été aussi étudiée mais les taches de lumière posent des problèmes plus complexes encore pour dégager les caractéristiques non seulement quantitatives mais surtout qualitatives de la lumière. Alors que la qualité de la lumière des plages bien éclairées peut être voisine de celle des zones de plein soleil, celle des radiations diffusées dans l'ombre est différente, avec une proportion plus grande des longueurs d'onde voisines du vert et une proportion moindre de celles voisines du bleu et du rouge (photosynthétiquement actives). Il y a aussi une augmentation dans le rapport du rouge lointain au rouge qui peut être important pour la germination des graines et pour la physiologie des feuilles d'ombre, en faisant intervenir le phytochrome. Bien entendu toute opération forestière qui permettra l'arrivée du rayonnement solaire aura pour conséquence une composition spectrale des radiations de la forêt proche de celle du dehors. Ce changement peut être partiellement responsable des modifications dans le taux de croissance du sous-étage et dans la composition de la régénération après intervention.

La concentration en CO_2 en forêt peut être supérieure à celle de l'extérieur en raison d'un excès de respiration par rapport à la photosynthèse durant la nuit. Au Nigéria, on a montré que la concentration variait entre la valeur atmosphérique normale (environ 330 ppm) et le double de cette valeur. Les valeurs les plus hautes ont été constatées tôt le matin et les plus basses tard dans l'après-midi. La destruction de la forêt, par le feu ou la dégradation, restitue à l'atmosphère la plus grande partie du carbone accumulé sous forme de CO_2.

Le bilan hydrique et le cycle des matières nutritives (voir chapitres 12 et 13)

On sait que dans la forêt tropicale humide, plus de la moitié des éléments minéraux (quelquefois près de 80 % se trouve dans la biomasse et la partie superficielle du sol et qu'un recyclage rapide permet à la forêt de prospérer même sur des sols pauvres et notamment des ferralsols grâce à un système de racines relativement profondes. La forêt permet néanmoins une certaine érosion par suite d'un ruissellement hypodermique ralenti mais encore actif entre la litière végétale et le sol lui-même. Elle n'empêche pas non plus la perte de fertilité due à la ferralitisation, mais ce dernier phénomène est très lent.

Il est maintenant reconnu que le couvert forestier réduit le ruissellement. Synnott (1975) mentionne que l'interception de la pluie peut atteindre 50 % et qu'elle est bien inférieure quand le couvert est ouvert. Par ailleurs, dans un bassin versant, le couvert forestier régularise les débits saisonniers en facilitant l'infiltration dans le sol aux dépens du ruissellement. L'érosion est plus élevée dans un peuplement dégradé que dans un peuplement intact et augmente avec l'exploitation forestière ; mais le niveau d'intervention créant l'érosion varie avec la pente, la nature du sol et la roche mère. La mise en culture provoque très souvent une accélération de l'érosion. En 1956, il a été constaté que la forêt secondaire de Côte-d'Ivoire, à Adiopodoumé, avait perdu 2,4 t/ha de terre alors qu'au même endroit, sur un sol défriché et cultivé en manioc, la perte en terre s'était élevée à 92,8 t/ha. En 1957, ces valeurs étaient respectivement de 0,03 et de 28,7 t/ha. Brünig (1975) donne des indications sur les taux annuels d'érosion :

Intensité annuelle d'érosion en fonction du type de couvert et de terrain en région tropicale humide

Type de terrain et de couvert	Intensité annuelle d'érosion	
	mm	t/ha
Presque plat		
Coton	4	80
Cultures annuelles	1,6	32
Pâturage, dense	0,1 - 0,5	2 - 10
Pâturage, ouvert	1 -10	20 - 200
Terrain ondulé, pente modérée		
Forêt naturelle	0,01- 0,5	0,2- 10
Plantation de teck		
— à large espacement, sous-étage mélangé	0,1 - 0,5	2 - 10
— serrée, sans sous-étage	1 - 8	20 - 160
Pentes modérées à fortes		
Forêts naturelles	0,5 - 2	10 - 40
Culture itinérante pendant les années de récolte	30 -60	600 -1 200

Hasan (1975, voir chapitre 21) donne des renseignements intéressants sur le rôle particulier du bambou qui améliore son proche habitat : « En raison de la masse des rhizomes et des racines fibreuses, les bambous protègent mieux le sol (White et Chandler, 1945), les berges des rivières des inondations (Urdo, 1960), servent à la restauration des ravines (Kaul, 1963) et sont supérieurs aux autres espèces feuillues et résineuses pour retourner au sol les éléments nutritifs, mais inférieurs en ce qui concerne la matière organique (Seth, Kaul et Ramswarup, 1963). Parmi les espèces de bambou, Qureshi, Yadar et Prakash (1969) considèrent que *Bambusa tulda* retourne plus de calcium au sol sous-jacent et *Nechouzeana dulloa* et *Oxytenanthera nigrociliata* plus de magnésium. »

Ces aspects de nutrition minérale et d'érosion soulignent les précautions à prendre dans l'exploitation forestière, notamment si la totalité de l'arbre, à l'exception des racines était enlevée, comme c'est la tendance dans une exploitation forestière moderne.

Enfin, il est intéressant de relier les questions de fertilité des sols forestiers à la production primaire et à la stabilité.

Des travaux récents suggèrent que l'accroissement moyen (et même la biomasse) sur les sols moins fertiles et plus secs rejoint ou même dépasse celui observé sur les sols moyennement arrosés, ceci grâce à une surface foliaire plus grande due aux nombreux étages ; mais si l'on effectue des abattages ou des coupes rases, la reconstitution de la forêt sera possible dans les stations assez humides alors que la succession sera déviée dans les stations plus sèches vers un état régressif avec dégradation ultérieure du sol.

Prédiction et évaluation de l'impact des manipulations sur la production et l'environnement

L'analyse de systèmes et les modèles ont été utilisés dès 1968 pour essayer d'évaluer les conséquences des manipulations ou de certaines interventions sur la productivité biologique. Au Congrès de l'Association des Sciences du Pacifique à Canberra, Bethel (1971) écrivait à propos des forêts tropicales : « Parmi les informations de base qu'on peut dégager lors du passage d'une forêt naturelle à un peuplement aménagé, les plus importantes sont celles concernant les propriétés des sols, la biologie de la reproduction, la forme des arbres, la structure et les propriétés du bois et la réponse de la forêt aux divers traitements sylvicoles. De telles informations sont nécessaires pour évaluer la productivité biologique et économique et ses possibilités. C'est ici que les études écologiques quantitatives comme celles qui ont été encouragées par les nombreuses activités du Programme biologique international peuvent faciliter la tâche de l'aménagiste forestier et de ses collaborateurs pour les prises de décisions. Des modèles qui décrivent le comportement des écosystèmes forestiers naturels peuvent être vérifiés et transformés en modèles pour le comportement des écosystèmes forestiers manipulés résultant des décisions de l'aménagement. Dans la situation très complexe qui caractérise la conversion des divers peuplements feuillus tropicaux de l'état naturel à l'état aménagé, l'emploi de modèles de simulation des plans d'aménagement projetés peut beaucoup contribuer aux exercices de prise de décision en matière forestière ». Ce sont d'ailleurs de telles recherches qui ont permis de préciser l'influence des manipulations sur certaines caractéristiques de l'écosystème, notamment en matière de nutrition, de richesse et diversité spécifiques, de cycle hydrologique, etc., surtout pour les forêts tempérées. Celles-ci ont fait aussi l'objet de modèles pour les successions et l'érosion.

Goodall (1975), après avoir rappelé les conditions préalables à une prédiction satisfaisante et l'incertitude de cette prédiction qui reste stochastique, analyse les types de prédictions basés sur l'observation, l'expérimentation et l'analyse. Ce dernier type implique l'analyse de systèmes et l'élaboration de modèles où la dynamique et les interactions à l'intérieur du système sont traduites en termes mathématiques et logiques, de façon que les effets des manipulations proposées puissent être suivis et étudiés par des manipulations mathématiques plutôt qu'en les observant dans la réalité. L'auteur examine alors comment définir l'état du système à partir des valeurs de certaines variables, en introduisant des variables exogènes dans le cas le plus fréquent où il ne s'agit pas d'un système fermé. Il conclut que la construction de modèles reflétant aussi bien que possible les mécanismes physiques et biologiques des écosystèmes est la meilleure façon de prédire l'effet des interventions humaines dans les forêts tropicales humides, le modèle étant lui-même, si besoin est, divisé en sous-modèles, mais en vérifiant la cohérence des entrées et sorties entre les différents sous-modèles.

L'analyse de systèmes et l'établissement de modèles semblent ainsi la voie à suivre pour prédire et évaluer l'impact sur l'environnement des manipulations possibles de la forêt tropicale humide. Jeffers (1974) a exprimé une opinion très positive sur l'emploi des modèles au I^{er} Congrès international d'écologie : « L'analyse de systèmes dans un contexte de responsabilité sociale doit permettre de faire la synthèse entre la collection de données et l'établissement de modèles, où l'on reconnaît cinq phases : établissement d'objectifs et synthèse préliminaire, expérimentation, aménagement, évaluation et synthèse finale. »

C'est d'ailleurs ce que se propose de réaliser le Programme sur l'homme et la biosphère (MAB) de l'Unesco, dont les éléments essentiels sont : l'analyse des systèmes écologiques, des études sur les relations réciproques homme/environnement, l'intégration de l'information à des niveaux variés dans l'espace, et l'utilisation de la technique des modèles pour parvenir à une prévision quantitative.

Conclusion

L'écosystème forestier tropical est très complexe. Si dans un environnement constant, il a une grande stabilité, il résiste mal aux interventions mal planifiées et notamment à celles de l'homme. L'enlèvement d'individus ou d'espèces, l'exploitation excessive d'une partie de la biomasse, l'exposition du sol à la lumière, etc., entraînent souvent des conséquences irréversibles et une dérive écologique dans certains cas. Les interventions doivent donc être quantitativement, qualitativement et spatialement très bien réfléchies de façon à éviter les traumatismes qui dépasseraient le seuil auquel les dégâts deviennent alors irréparables.

Le rôle des relations interspécifiques est très important ainsi que les conséquences d'un déséquilibre entre les espèces, qui pourrait être analogue à celui récemment constaté dans les écosystèmes océaniques (Aubert, 1971), où certains ont été conduits à concevoir que la régulation de la vie biologique marine peut se faire par l'intermédiaire de substances chimiques répandues dans les milieux marins par les êtres qui y vivent. Cette notion paraît particulièrement intéressante pour la compréhension des relations interspécifiques, ainsi que du déclenchement ou du blocage de certaines voies métaboliques.

Il existe en effet des résultats de recherche prouvant qu'un facteur microbien dans la rhizosphère ou un facteur associé aux feuilles vivantes, peut inhiber la croissance des propres semis d'espèces forestières, aussi bien en forêt naturelle qu'en monoculture (espèces dites non grégaires).

Aussi se pose-t-il la question de savoir si l'on peut généraliser ces résultats.

La production par les plantes de substances censées être phytostatiques et/ou phytotoxiques a fait l'objet d'un grand nombre de publications et de discussions ; par exemple Bonner (1950), Börner (1960), Woods (1960), Aamisepp et Osvald (1961), Garb (1961), Muller (1966, 1969), Rovira (1969) et Whittaker et Feeny (1971). Bien que les preuves d'une action allélopathique sur la répartition de la végétation s'accumulent, il ne semble pas qu'il existe jusqu'à présent de nombreux comptes rendus de recherches sur cette question (Connell, 1970). C'est un aspect de l'écologie tropicale qui a été presque complètement ignoré. On ne possède pas à l'heure actuelle, de conception claire sur les effets pratiques des relations entre microflore et faune du sol, exsudats des plantes et les produits de leur décomposition, et la réussite ou l'échec des espèces végétales. Le cas de *Terminalia ivorensis* (framiré) mérite d'être signalé : cette espèce de forêt dense ne survivrait pas en peuplements monospécifiques. Les recherches conduites par le CTFT et l'ORSTOM tendent à montrer que ces peuplements créés par l'homme disparaissent au bout de 12 à 20 ans ; on constate une inhibition totale de la minéralisation de l'azote dans la litière et une accumulation considérable de calcium dans les rhytidomes. Bernhard-Reversat (ORSTOM) a montré, sur un échantillon restreint, qu'un extrait de feuilles de *Terminalia ivorensis* inhibait la minéralisation de l'azote dans le sol. Il semblerait donc que cette espèce s'auto-intoxique lorsqu'elle est seule à occuper le sol. Dans les forêts non manipulées, elle existe sous forme de pieds isolés et l'on n'observe pas de mortalité. Il y a dans ce cas une limite biologique à la transformation de l'écosystème, en même temps qu'une explication de nature biologique de la répartition d'une espèce particulière.

Divers types d'utilisation

Les écosystèmes forestiers tropicaux peuvent être utilisés : *a*) tels quels, ou après de légères manipulations, pour la sylviculture et l'exploitation forestière, le parcours du bétail ou l'aménagement de la faune ; *b*) après transformation complète en écosystèmes simplifiés, notamment en plantations forestières ou en prairies améliorées ; *c*) en faisant appel à des techniques agri-sylvicoles comme l'agriculture itinérante.

Utilisation sans transformation majeure

Sylviculture

Les méthodes d'écrémage ou de jardinage donnent, pour les essences commercialisables, des rendements à l'hectare qui restent faibles : 5 à 25 m³/ha en Afrique tropicale alors qu'une coupe rase peut produire jusqu'à plusieurs centaines de m³. C'est pourquoi les forestiers, sur la base de l'expérience acquise dans les régions tempérées, ont essayé de manipuler l'écosystème forestier tropical pour en améliorer la constitution en essences demandées par le marché ou bien pour l'enrichir en ces mêmes essences, en favorisant leur régénération ou leur croissance à partir de pré-existants. C'est ainsi que sont nées, avec des fortunes diverses, les méthodes concernant l'amélioration des peuplements naturels d'okoumé (*Aucoumea klaineana*), de limba (*Terminalia superba*) et d'autres peuplements de Côte-d'Ivoire, le « Shelterwood System » au Nigéria, le « Selection System au Ghana », etc. D'autres méthodes se proposent d'enrichir la forêt en espèces de valeur en plantant ces dernières, préalablement produites en pépinière, et en détruisant la forêt existante par des procédés divers (ceinturage, empoisonnement, etc.). C'est ainsi qu'est née la méthode *taungya*, etc. La tendance actuelle serait d'enrichir la forêt par des plantations au moment de l'exploitation tout en notant les résultats pratiques des opérations de terrain. C'est dans cette perspective que le Comité de la mise en valeur des forêts dans les tropiques de la FAO a proposé la généralisation d'un protocole d'aménagement mis au point par Catinot (1969) et Dawkins (1958*b*) d'après leur expérience respective du continent africain et de l'Ouganda. Les travaux forestiers et les études qu'il comporte peuvent être résumés de la manière suivante.

Après avoir défini les objectifs de l'aménagement, le plan de gestion doit fixer le programme des travaux forestiers et celui des coupes d'exploitation. Les techniques sylvicoles étant le plus souvent de nature expérimentale, il faut envisager plusieurs essais portant sur :

Les travaux d'amélioration des peuplements naturels (éclaircie et dégagement) ;

L'étude de l'accroissement et des temps de passage ;

La régénération naturelle, en utilisant un dispositif expérimental constitué de bandes d'exploitation orientées est-ouest, de 100 m de large, alternant avec des interbandes de même largeur laissées en réserve pour la rotation de la coupe suivante ;

La régénération artificielle par la méthode des grands layons.

Pour le programme d'exploitation, il convient de faire un inventaire précis (erreur inférieure à ± 20 % par secteur de superficie inférieure à 30 000-35 000 ha) dénombrant et classant les arbres de plus de 20 cm de diamètre en 3 catégories (20 à 45 cm, 45 à 60 cm et au-dessus de 60 cm). Si cet inventaire n'existe pas, il est possible de procéder par sondage. Il faut également procéder à des recherches et études sur l'exploitation forestière (variation des prix selon les essences retenues), le terrain et la dimension des lots, sur le transport (prix selon les axes de transport et les charges à subir) et sur l'économie forestière (calcul du prix maximal du bois de coupe à partir du prix FOB ou du prix usine) afin de déterminer les prix du bois qu'on pourra produire en provenance de telle ou telle zone.

Exception faite des interventions, très légères, ce qui autrefois était le cas quand on recherchait seulement des arbres d'espèces spécifiques de grandes dimensions, elles ont en général des conséquences à plus ou moins long terme sur le peuplement et son environnement. Il s'agit notamment de sa composition spécifique et génétique à la suite de

prélèvements sélectifs, de sa structure et de sa croissance, de son microclimat à la suite d'une exposition accrue aux radiations, au vent et à la pluie, du cycle des matières nutritives à la suite de l'exploitation du bois ou de l'augmentation des bois morts, du cycle hydrologique en agissant sur l'interception et l'évapotranspiration, etc. Synnott (1975) donne des renseignements détaillés sur les conséquences des interventions et confirme les limitations biologiques précédemment exposées.

Plutôt que de faire l'historique et de décrire en détail les méthodes mentionnées ci-dessus, on tâchera, sans faire état de considérations socio-économiques qui sont du ressort de l'aménagement (voir chapitre 21), de faire le point des enseignements qui ont pu être tirés et des problèmes restant à résoudre pour dégager les bases des orientations actuelles.

Stimulation de la régénération désirable

Il semble que les interventions dans les peuplements, destinées à faciliter la régénération de telle ou telle espèce, ne font que favoriser la survie et le taux de croissance de pré-existants désirables en réduisant la croissance des arbres indésirables. Ceci est l'expérience des Services forestiers de l'Afrique occidentale et orientale. Il faut noter cependant que des observations de longue durée sur les parcelles de Sungei Kech, dans la péninsule malaise, montrent combien lent et dispersé est le taux d'augmentation des essences désirables, même si les semis provenant des porte-graines laissés en place sont abondants (Wyatt-Smith, 1949, 1954, 1955, 1958 ; Kochummen, 1966). Il faudrait pour obtenir de meilleurs résultats une connaissance bien plus grande du comportement des diverses espèces.

Dégâts d'exploitation

Les dégâts d'exploitation sont inévitables. La nature des arbres est telle que la moitié ou plus de la hauteur totale des arbres dominants est comprise dans le houppier, alors que le rapport du diamètre du houppier au diamètre du fût est élevé (15 à 25 selon Palmer, 20 à 40 selon Catinot); ce même rapport est d'environ 9 à 12 dans les peuplements de conifères et d'eucalyptus (Palmer, 1975). D'une façon générale l'importance du dommage dépend plus directement du nombre des arbres abattus que de la surface terrière ou du volume enlevé. Il est aussi possible de réduire quelque peu les dégâts en élevant les limites de la circonférence d'exploitation et par conséquent en réduisant le nombre des arbres à abattre, sans diminuer substantiellement le rendement en volume; sous réserve cependant que les arbres plus grands n'aient pas de défauts tels que leur volume utile soit inférieur à celui d'arbres plus petits. Cependant les dégâts causés aux arbres restants sont moins étudiés que les dégâts occasionnés au sol superficiel par les matériels utilisés.

Échantillonnage de diagnostic prospectif et niveaux de matériel sur pied

Aussitôt après la coupe il est nécessaire de décider rapidement si la régénération naturelle est suffisante ou si une certaine régénération artificielle est nécessaire. C'est le but des sondages statistiques qui permettent d'apprécier la richesse du peuplement en jeunes tiges d'essences désirables et leur chance de subsister jusqu'à la fin de la rotation. Toutefois de nombreux facteurs inconnus entrent dans cette décision. Palmer (1975) recommande que la décision concernant l'essence ou les essences désirables dominantes se réfère seulement à la situation au moment du sondage et que la prise en considération, par quadrat, d'une ou plusieurs essences désirables dominantes dépende essentiellement de leurs valeurs relatives. Selon Palmer (1975), la valeur à la fin de la rotation ne peut être prédite avec certitude ; par conséquent, s'il existe un marché actuel ou potentiel pour une espèce, elle doit être également classée avec les espèces désirables. Dans le cas de courtes rotations Palmer accepterait un sondage portant sur plusieurs essences. Cependant les instructions deviennent alors très complexes et la synthèse et le diagnostic dépendent dans une large mesure du traitement des données sur ordinateur.

Il est bien évident qu'une décision correcte dépend de la connaissance de la croissance, de la mortalité et du taux de remplacement des essences désirables dominantes. Cette connaissance est pauvre ou fait complètement défaut. Des règles temporaires empiriques concernant les niveaux de densité adéquats ont donc été établies pour l'Afrique, en référence à une expérience acquise en Ouganda (Dawkins, 1958*b*) et tout changement proposé des niveaux critiques doit être fondé sur de bonnes raisons. Généralement quand on constate après une coupe une densité d'essences désirables inférieure à 20 %, il faut intervenir artificiellement pour induire une régénération sur tout ou partie de la surface.

Plantations d'enrichissement

Les semis naturels d'essences désirables constituent un processus lent et incertain, principalement après l'exploitation quand le sol a été tassé par certaines opérations. L'enrichissement doit intervenir aussitôt après l'abattage et être combiné avec d'autres traitements sylvicoles pour ouvrir le couvert. Tout délai entraîne la fermeture du couvert et la reprise d'une forte concurrence des racines. De nombreuses méthodes d'enrichissement ont été décrites mais elles peuvent être groupées en Afrique, mais aussi ailleurs en deux grandes catégories :

Les plantations d'enrichissement dans les trouées, où il n'existe pas de jeunes essences de valeur; la future récolte comprendra alors les jeunes arbres de valeur non récoltés et le recrû ultérieur d'essences de valeur complété dans une certaine mesure par les arbres plantés;

Les plantations d'enrichissement en lignes ou en groupes. L'intensité de la plantation peut varier d'un léger enrichissement pour compléter la régénération naturelle à une densité suffisante pour une récolte finale complète, tendant ainsi à une conversion.

Lors de sa dernière session (Rome, 1974), le Comité de la mise en valeur des forêts dans les tropiques de la FAO a passé en revue les méthodes d'enrichissement et a examiné un document préparé par Lamb sur la base de réponses à

un questionnaire et de recherches dans la littérature existante. Il en résulte que les échecs constatés peuvent être attribués à deux causes. La première est une ouverture insuffisante ou trop tardive du couvert, car le besoin d'un éclairage vertical est l'une des exigences le plus souvent signalée. La deuxième est un mauvais choix des espèces; en fait, les arbres plantés doivent être capables d'une croissance initiale rapide pour échapper à la concurrence des herbes et du recrû, et un accroissement moyen annuel de 1,50 m a été suggéré.

Coupes jardinées

Si l'objectif est la production continue de bois d'œuvre (en entendant par rendement soutenu la production de grumes de mêmes type et dimensions), le jardinage est possible seulement dans les forêts riches en espèces désirables. Par ailleurs, la structure dynamique du peuplement peut changer après l'abattage et former, lors de l'abattage suivant, une structure concernant des dimensions commercialisables équivalentes à celles que le peuplement avait lors de l'abattage précédent, ou celle conforme aux objectifs de l'aménagement.

Au début de l'aménagement, on avait remarqué que la plupart des forêts avaient une distribution des tiges pour toutes les espèces (table des peuplements) qui avait la forme classique d'un J inversé. Le coefficient de diminution de de Liocourt est cependant plutôt variable (voir chapitre 5). Toutefois des difficultés surgissent quand les fréquences des dimensions de l'ensemble des tiges sont réparties entre les différentes espèces qui les composent. Les espèces commerciales sont alors non seulement représentées par un nombre plutôt faible de tiges, mais leur distribution selon la dimension est plutôt irrégulière. La plupart des services forestiers tropicaux africains ont d'abondantes collections de ces graphiques de distribution qui proviennent des inventaires de qualité variable. Que la distribution ne soit pas conforme à celle de de Liocourt, cela n'exclut pas la possibilité d'un aménagement basé sur le jardinage, si les essences désirables peuvent être, après avoir été groupées selon leur écologie, stimulées par un traitement sylvicole. Les conditions suivantes doivent être remplies :

Une proportion suffisante d'essences désirables doit passer dans la classe des dimensions commerciales, entre deux exploitations;

Ces arbres ne doivent pas être trop affectés par les dégâts d'exploitation, c'est-à-dire que la pourriture ou les attaques des insectes résultantes ne les rendent pas impropres au marché.

Selon Palmer (1975) il n'y a que quelques forêts qui sont assez riches pour permettre un véritable jardinage, c'est-à-dire l'enlèvement de chaque arbre quand il atteint les dimensions commerciales ; mais le problème est qu'actuellement les dimensions commerciales sont plutôt élevées, de l'ordre de plus de 60 cm de DBH. Chaque arbre causera donc des dommages importants en tombant, mais de tels arbres nécessitent aussi un équipement d'abattage lourd qui entraînera d'autres dégâts. En résumé, à moins que les dimensions commerciales minimales diminuent de façon substantielle, un véritable jardinage est impossible, quels que soient la structure, la composition et le dynamisme du peuplement d'origine. Dawkins (1958*b*) arrive en Ouganda à une telle conclusion avec des arguments légèrement différents.

Systèmes polycycliques

Une exploitation polycyclique est possible quand, quels que soient les dommages subis pendant les opérations d'abattage, une forêt est capable de produire, à partir de la régénération préexistante, un rendement soutenu d'essences désirables, en volume et en dimensions qui dépassent celles de gaulis ou de perchis. On estime souvent qu'une distribution positive des dimensions, en forme de J inversé, est nécessaire (Dawkins, 1958*b*) ; mais ce n'est pas nécessairement le cas. Un déficit dans les dimensions faibles et majeures n'est pas un désavantage si l'espèce désirable peut croître rapidement de la dimension d'une perche à celle d'un arbre plus grand. En général, les espèces commercialement désirables sont les espèces secondaires tardives en Afrique de l'ouest — telles que les acajous, *Terminalia* spp., ou *Triplochiton scleroxylon*. Ces espèces croissent relativement vite et ont un bois relativement léger. Les informations sont plutôt rares, mais il semble que ces espèces puissent concurrencer avec succès les essences indésirables dans les forêts en régénération, après exploitation. Mervart (1972) estime par ailleurs, sur la base d'observations faites au Nigéria, qu'une fois passé le stade du bas-perchis, la mortalité des arbres d'essences à croissance rapide est plutôt moindre que celle des arbres à croissance plus lente, si bien qu'avec le temps, les essences désirables amélioreraient leur pourcentage en volume. Qu'une telle amélioration se produise ou non, cela dépend des espèces présentes, de leur taux de croissance et des dégâts d'abattage subis dans les différentes zones.

Des expériences d'exploitation polycycliques ont été engagées de par le monde et des arguments contraires à cette exploitation ont été émis.

Ils sont fondés sur :

L'intérêt général financier d'enlever la totalité des bois commercialisables du peuplement en une seule fois ;

Les dégâts plus ou moins incontrôlables causés aux fortes tiges restantes ;

L'absence fréquente de tiges suffisantes dans les classes moyennes des essences désirables ;

La destruction de la régénération existante par les passages des tracteurs, les installations de câblage et les dépôts de grumes qui tendent à occuper une place de plus en plus grande dans la surface boisée.

L'exploitation polycyclique implique un retour régulier à la même surface en vue de récolter, avec une périodicité supérieure au temps nécessaire à une espèce désirable pour passer de la jeune tige à une dimension commerciale. Pour maintenir le même rendement régulier, l'exploitation polycyclique exige une surface de coupe annuelle plus grande que l'exploitation monocyclique. L'expérience africaine en la matière montre que les opérations de sauvetage et la

conversion en deux stades, présentées par Dawkins (1958*b*), ne sont pas de véritables exploitations polycycliques.

Baidoe (1972), au Ghana, montre que le prétendu cycle d'abattage de 15 ans (qui était auparavant de 25 ans) n'en est pas un. On avait indiqué en fait au gouvernement qu'un cycle long permettait de pallier la détérioration des arbres qui devaient être récoltés ultérieurement et divers calculs sur la longévité des espèces désirables en Afrique occidentale (par exemple, Redhead, 1960) ne fournissent pas de justifications en faveur d'un changement de 25 à 15 ans. Il est évident qu'il s'agit d'une manœuvre commerciale pour permettre l'enlèvement d'arbres plus gros et meilleurs en plus grandes quantités ; les conséquences en sont évidemment regrettables.

Reproduction végétative

La régénération végétative, c'est-à-dire le traitement en taillis ou taillis sous futaie, a été peu étudiée dans les régions tropicales humides. Dans un rapport de Ramakrishna soumis à la FAO figurent des observations intéressantes sur la régression observée après deux rotations (40 à 60 ans), transformant une forêt vigoureuse hétérogène en une « mer d'herbes », favorable à l'incendie et par conséquent à une nouvelle régression. Palmer (1975) estime que la plupart des espèces de la forêt tropicale dense ne rejettent pas facilement de souche dès qu'elles ont atteint un diamètre de 5 cm. Cependant des études fondamentales et appliquées devraient permettre de dégager quelques règles pour la conduite des traitements. Des études sur le fonctionnement des méristèmes apicaux des espèces tropicales semblent indispensables pour éviter des tâtonnements trop longs dans la recherche des méthodes de bouturage.

Conclusions

Les difficultés rencontrées et les échecs enregistrés dans la régénération de la forêt naturelle ont conduit les forestiers à s'orienter vers le remplacement pur et simple de la forêt naturelle par des plantations et à négliger les recherches sur la forêt naturelle. Elles ont aussi conduit certains à se demander s'il ne faudrait pas reprendre la question sur d'autres bases, la tendance en Afrique ayant été souvent de transférer l'expérience acquise dans les régions tempérées. Cela a conduit à développer des recherches fondamentales sur la structure et le fonctionnement de l'écosystème forestier tropical. L'expérience acquise dans l'inventaire et l'échantillonnage, les méthodes de régénération et d'enrichissement, les plantations et l'exploitation forestière, permettent d'avoir certainement une meilleure connaissance du fonctionnement et de la structure de l'écosystème forestier tropical et par conséquent des possibilités de manipulation, en attendant qu'on puisse dégager, aussi bien des recherches fondamentales en cours que des nouvelles expériences, les règles d'une sylviculture tropicale. Mais il est probable que le coût par mètre cube de cette sylviculture sera assez élevé et qu'elle sera alors justifiée par la qualité des produits ou par le rôle du biome forêt tropicale dans l'équilibre de la biosphère. A cet égard la position de Duvigneaud (1971) mérite d'être rappelée : « il convient d'insister sur l'œuvre immense accomplie depuis un siècle par les forestiers dans le domaine de la productivité forestière. Leurs buts sont différents des nôtres, mais ils se rejoignent au bout d'*un chemin encore long à parcourir* ». Il faut souhaiter que forestiers et écologistes puissent échanger rapidement leurs connaissances et expériences, et mettre au point cette sylviculture nouvelle si nécessaire et si attendue.

Exploitation forestière

Les techniques d'abattage et de transport des bois ont fait, en raison du développement des méthodes d'organisation du travail et de la mécanisation, des progrès considérables, non sans créer quelques inquiétudes pour l'environnement. La FAO a fait le point des techniques et équipements actuels dans deux publications récentes : *Exploitation et transport des grumes en forêt dense tropicale* et *Exploitation et transport des grumes dans les forêts artificielles dans les pays en voie de développement*. Elle a également confié au Centre technique forestier tropical (CTFT) une étude sur le coût des routes forestières dans les forêts tropicales. Enfin, les études ergonomiques sont en progrès constant et seront évoquées au chapitre 21. Il convient de signaler qu'aussi bien pour faire face à la crise de matières premières que pour augmenter la productivité par travailleur, on observe une tendance à une utilisation totale de l'arbre (tronc, houppier, souche, etc.) par des machines complexes et que cette tendance pourrait avoir dans certains cas des conséquences défavorables sur le cycle des éléments nutritifs. Un symposium a examiné ce sujet en 1975, en Suède, sous l'égide de la FAO et de la CEE.

Aménagement de la faune

Entre les tropiques du Cancer et du Capricorne, on peut trouver les meilleurs échantillons de faune sauvage du monde. On examinera ici les utilisations possibles de la faune, la manière dont l'aménagement forestier exerce une influence sur ces utilisations, les tendances actuelles de la mise en valeur de la faune sauvage.

Utilisations actuelles de la faune sauvage

Dans les forêts tropicales d'Afrique, la chasse est pratiquée par les populations locales utilisant les méthodes traditionnelles, par les professionnels de la chasse commerciale, ou bien encore par les chasseurs sportifs qui s'intéressent aux oiseaux, aux petits et grands mammifères ou aux prédateurs. La production de fourrures, de cuirs et de peaux, et d'autres sous-produits animaux tels que l'ivoire, constitue un aspect important de l'utilisation de la faune. L'utilisation de celle-ci comme source de protéines est traditionnelle chez les habitants des forêts et, au cours des dernières années, cette forme d'utilisation des terres a été intensifiée par la mise en œuvre de plans d'exploitation commerciale de la faune sauvage ayant pour objet de prélever chaque année une quantité régulière d'animaux. On a pu, dans quelques régions forestières, améliorer l'habitat en vue d'augmenter la productivité des populations animales.

Au Ghana, la faune sauvage produit 65 % des protéines consommées dans les régions rurales. Au Nigéria, le rat géant africain (*Cricetomys gambianus*) a été domestiqué et élevé avec succès et l'on dispose de données économiques et écologiques pour déterminer la fiabilité d'un élevage industriel. Des études analogues ont été effectuées sur l'escargot géant (*Achatina* sp.).

Aménagement forestier et faune sauvage

L'aménagement forestier exerce une influence sur l'habitat. Les éclaircies, les coupes sélectives ou l'abattage par parcelles exercent, par exemple, une profonde influence sur les populations animales de la forêt car, lorsque l'habitat forestier se modifie, le potentiel de production animale évolue en conséquence. S'il existe des espèces animales indésirables, l'aménagement forestier peut, en transformant l'habitat des animaux, limiter ou aggraver les dégâts qu'ils occasionnent à la forêt. Par ailleurs, l'introduction de plantations exotiques diminue généralement la diversité des communautés végétales et chaque plantation, dans chaque région, a son propre potentiel de production animale. De même, en faisant pâturer des animaux domestiques dans une forêt, on modifie l'habitat animal et par suite le comportement et la productivité de la faune sauvage.

Aménagement de la faune sauvage

Des modifications importantes de l'habitat peuvent donc entraîner des changements importants dans les populations animales. Des exemples de ces phénomènes ont été récemment donnés par Riney (1967). Pour les biologistes de la faune sauvage, le plus grand potentiel de celle-ci existe là où l'on peut conserver la plus grande diversité d'habitats. L'agriculture itinérante pratiquée sur les terres forestières augmente souvent de manière considérable le potentiel de l'ensemble de la zone forestière en tant qu'habitat de la faune sauvage, bien que souvent on n'ait pas conscience des possibilités ainsi offertes. Certes, l'agriculteur itinérant compte souvent sur la faune sauvage comme source supplémentaire de nourriture et cette chasse, en général non réglementée, est assez intense pour empêcher la faune de se développer jusqu'à la charge utile de la forêt modifiée ; mais, avec un aménagement rationnel, le nombre de prises admissibles pourrait être beaucoup plus élevé.

En ce qui concerne la chasse seulement, on s'efforce de régulariser les prélèvements et d'exploiter si possible les ressources pour obtenir un rendement optimal soutenu, plutôt que de procéder à des destructions irréparables; cela repose sur une évaluation aussi exacte que possible de l'importance des populations animales, de leur structure (âge et sexe) et de leur dynamique. On peut parvenir à ce rendement soutenu maximal par approximation successive, mais cette méthode est dangereuse car elle peut entraîner la disparition d'une population, les signes de surexploitation apparaissant quand le mal est déjà fait. Il serait préférable d'avoir recours aux méthodes déjà mises au point, ou en cours d'étude, par calcul direct qui sont toutefois loin d'être actuellement acceptées par tous les experts et qui devraient être améliorées. L'application de ces méthodes nécessite un perfectionnement des techniques d'inventaire, des études sur la charge utile des divers biotopes et enfin une connaissance de la dynamique des populations (pyramide des âges et rapport des sexes) pour permettre des abattages plus sélectifs.

Il est nécessaire d'améliorer sérieusement l'exploitation, la transformation et la commercialisation des produits de la faune sauvage. De même, le transport et la conservation des animaux vivants doivent être développés aussi efficacement que possible pour diminuer les pertes et augmenter les recettes en monnaie locale ou en devises. Un autre objectif important de la mise en valeur de la faune sauvage dans les tropiques devrait être la conservation des espèces animales rares ou menacées d'extinction.

Conclusions

La foresterie devra faire une place de plus en plus grande aux aspects autres que ceux de l'exploitation du bois ; l'aménagement de la faune sauvage en particulier a non seulement accru la valeur des terres forestières, mais devient rapidement une forme particulière d'utilisation de celles-ci. La notion d'utilisation multiple, employée à l'origine d'une manière vague et générale, devient une notion importante selon laquelle les utilisations combinées de la forêt contribuent à la productivité totale de celles-ci, sans s'écarter indûment des objectifs majeurs de l'aménagement forestier.

Toutefois le Comité de la mise en valeur des forêts dans les tropiques de la FAO a exprimé son inquiétude sur le manque de données écologiques, qui sont nécessaires à une gestion rationnelle de la faune sauvage. D'autres préoccupations ont trait à l'usage inconsidéré des pesticides, à l'introduction d'animaux exotiques et au danger de l'extermination d'espèces rares. Le comité a reconnu l'importance de la faune sauvage en tant que source de protéines pour beaucoup de régions tropicales, l'Afrique en particulier, mais cette importance pourrait par ailleurs constituer un obstacle à l'aménagement forestier. Le comité a conclu que l'aménagement de la faune sauvage doit former partie intégrante des plans de gestion forestière.

Parcours en forêt

Parcours sans modification de la forêt

La pluviisylve est très peu utilisée pour le pâturage. En cas de grave sécheresse dans les zones pastorales voisines, on peut faire entrer le bétail dans la forêt qui contient une assez grande quantité de légumineuses à brouter mais très peu de graminées ou de fourrage herbacé sur le sol. Dans les zones les plus humides, le pâturage est généralement moins nourrissant en raison de la fertilité plus faible du sol, du lessivage et d'une épiaison plus rapide des graminées présentes. Des herbes de moindre qualité comme *Imperata cylindrica* apparaissent couramment comme recrû secondaire après incendie. Le brûlis annuel du couvert végétal est une pratique normale là où il y a une saison sèche marquée.

Parcours avec modification de la forêt

Plusieurs méthodes de modification de la forêt à des fins

pastorales ont été utilisées. Avant l'apparition des béliers mécaniques et d'autres matériels de défrichement mécanique, les arbres étaient généralement tués par écorçage circulaire à la hache. Les espèces forestières ont des réactions différentes à l'écorçage annulaire : certaines meurent rapidement, d'autres émettent une série de rejets, à partir de la section, nécessitant un traitement ultérieur pour leur destruction. L'élimination des arbres annule leur concurrence vis-à-vis de la lumière, de l'eau et des éléments nutritifs, et par conséquent améliore la production herbacée. La charge utile des surfaces ainsi traitées était au moins double de celle de la forêt originale. Un écorçage bien conduit permet de sélectionner les arbres à laisser pour l'ombre, les brise-vent, la protection des rives des cours d'eau et l'alimentation du bétail, mais la tendance a été souvent de détruire trop d'arbres avec pour conséquence le danger d'érosion.

Des millions d'hectares de terrains de parcours ont été créés dans les régions subtropicales par écorçage annulaire, et ces terres représentent les surfaces les plus importantes pour l'élevage bovin. Mais à la suite d'une pression croissante, les zones plus fertiles situées en climat plus favorable ont tendance à être occupées par des cultures de rente. Les surfaces provenant de l'écorçage des arbres sont alors destinées à un élevage naisseur et les animaux sont ensuite engraissés pour la vente sur des prairies améliorées, avec des fourrages d'appoint, ou dans des parcs d'embouche. L'écorçage annulaire est à présent moins pratiqué, car il exige beaucoup de temps et de main-d'œuvre qui n'est pas toujours disponible ; on a tendance à employer plus souvent les arboricides.

Les écosystèmes simplifiés

Plantations forestières

L'échec ou la difficulté de la régénération naturelle et les succès obtenus dans certaines plantations de *Pinus caribaea*, *Tectona grandis*, *Gmelina arborea*, notamment dans les zones présentant une saison sèche plus ou moins marquée, ont conduit beaucoup de forestiers à renoncer à la régénération naturelle pour proposer la destruction de la forêt et son remplacement par une plantation le plus souvent monospécifique. Cette tendance se justifiait également en raison de la croissance très lente des forêts feuillues mélangées et du rendement élevé observé dans les plantations. C'est ainsi qu'après la deuxième guerre mondiale, mais surtout au cours de la décennie 1960-70, on a assisté à un développement remarquable des plantations tropicales, stimulé par la coopération, les expéditions pour la récolte des graines, l'échange de connaissances sur le comportement des essences et leur provenance, et les essais effectués en plantation sur les bois des espèces cultivées d'une durée suffisante pour fournir des renseignements valables sur leurs caractéristiques mécaniques et papetières. Cette tendance à s'orienter vers les plantations a été consacrée par le Congrès forestier mondial réuni à Buenos Aires en octobre 1972.

La transformation de l'écosystème forestier en un écosystème simplifié peut se concevoir, en dehors de la culture, dans deux directions, transformation en un écosystème forestier ou arboré et transformation en un écosystème herbacé.

La transformation en un autre peuplement forestier a souvent été réalisée et a pour but de remplacer la formation initiale par une formation répondant mieux aux impératifs définis par l'homme (production bois d'œuvre, d'industrie, protection, récréation). Les méthodes utilisées en milieu tropical ont été de plusieurs types à savoir :

Les systèmes basés sur l'amélioration du peuplement par la régénération naturelle. Ils ont été souvent mis au point en Asie du Sud-Est ; ce sont surtout le Malayan Uniform System, le Tropical Shelter Wood System. L'amélioration des peuplements naturels en Côte-d'Ivoire relève de ces systèmes. Ils ont le grand mérite de ne modifier que très peu l'écologie initiale mais par suite de la composition de la forêt dense africaine (faiblesse du nombre de porte-graine) ils n'ont eu dans cette région que des succès limités. Ils consistent à provoquer la régénération naturelle grâce à des dégagements d'arbres gênants à l'intérieur des trouées produites par l'exploitation forestière.

Les systèmes basés sur l'enrichissement de la forêt en utilisant la régénération artificielle. Ils sont également nombreux et sont basés sur la mise en place dans la forêt de jeunes plants d'espèces « enrichissantes » et d'en assurer la croissance la meilleure, en effectuant des travaux divers plus ou moins importants.

Il n'est pas utile de rentrer dans le détail des méthodes utilisées en forêt dense de l'Afrique de l'Ouest, citons quelques-unes de celles-ci : méthode des layons (plants introduits dans des layons ouverts dans la forêt), méthode des bandes, méthode des placeaux, etc. Ces méthodes ont été et sont largement utilisées.

Les systèmes basés sur l'introduction de bonnes espèces exotiques après destruction de la forêt préexistante. Il faut rattacher à ce type la méthode Taungya qui fait intervenir un stade de mise en culture ; c'est ainsi qu'on pu être créées des plantations artificielles de Teck, *Gmelina*, Pins et *Eucalyptus*, qui constituent des écosystèmes nouveaux très simplifiés souvent sans sous-étage (Pins) et dont les caractéristiques sont totalement différentes de l'écosystème initial. Si, sur le plan de la production de bois, ces nouvelles formations présentent des caractéristiques très favorables, la simplification extrême de l'écosystème qui ne comprend souvent plus la moindre composante végétale initiale modifie sensiblement l'effet protecteur et l'effet du couvert sur l'environnement. Quelques recherches ont été démarrées déjà ayant pour but de voir quel pourrait être l'effet des modifications du couvert naturel sur les caractéristiques du bilan de l'eau. Ces recherches devraient pouvoir être poursuivies et améliorées (bilan hydrique et caractéristique des sols, cycle de la matière organique et des éléments minéraux, faune et flore, etc.).

La transformation de l'écosystème forestier en un écosystème arboré de cultures arbustives a souvent été réalisée, notamment en Afrique de l'Ouest (Côte-d'Ivoire) et au Cameroun. Il s'agit essentiellement de cultures arbustives pérennes, café, cacao, etc., l'installation se fait généralement avec destruction de la forêt et travail du sol plus ou moins important. L'écosystème initial est remplacé par un écosystème très simplifié, très différent ; ce processus est très comparable à celui décrit plus haut et traitant du reboisement en exotiques et les remarques faites à son sujet sont applicables ici. Sur le plan économique cette transformation a souvent été un succès, les résultats sont bons à la seule condition que la fertilité initiale soit convenable et que des mesures conservatoires soient prises. L'étude de l'influence comparée de l'écosystème de substitution et de l'écosystème initial a été peu abordée à ce jour : ce domaine devrait être approfondi.

Enfin rappelons pour mémoire que sous l'action de facteurs anthropiques associés au feu, l'écosystème forestier peut évoluer vers des écosystèmes simplifiés plus ou moins arborés : savane arborée — forêt claire, c'est ce qui a été vu dans un paragraphe antérieur.

Les plantations forestières dont l'établissement peut être justifié aussi bien par la satisfaction des besoins prévisibles en bois, en augmentation marquée, que par leur rôle protecteur des forêts voisines, ne présentent pas de graves dangers pour l'environnement quand leur surface est limitée et quand elles bénéficient de tous les investissements nécessaires. Par contre, l'établissement de plantations forestières monospécifiques sur de grandes surfaces, avec des espèces souvent mal adaptées et sans contrôle préalable de l'origine des graines ou des plants, peut causer quelques inquiétudes, surtout s'il s'agit de sols pauvres et si la pollution des usines qui les accompagnent constitue un facteur aggravant. A l'exception de celles installées sur de bons sols (le plus souvent réservés à l'agriculture), les plantations des régions tropicales humides, sans saison sèche marquée pour lutter contre les insectes, les maladies et les mauvaises herbes, n'ont pas toujours donné les résultats escomptés. Les cycles de vie longs des espèces forestières ne permettent pas, comme en agriculture, de créer facilement et d'utiliser des races résistantes aux insectes et aux maladies. L'invasion des herbes constitue un problème lors de l'établissement de plantations et le cycle des éléments nutritifs n'est pas toujours rétabli de façon satisfaisante après l'ouverture de la forêt et du fait de la qualité de l'humus provenant d'une seule espèce.

Facteurs limitants

Vent

Certaines zones tropicales subissent souvent des ouragans, des cyclones et des typhons. L'exemple le plus remarquable est peut-être la « forêt de la tempête » dans le Kelantan, en Malaisie péninsulaire, dont on attribue l'origine à une tempête exceptionnelle qui eut lieu lors de l'éruption du Krakatoa en 1883 (Browne, 1949; Wyatt-Smith, 1954). Whitmore (1974) pense qu'un refroidissement atmosphérique mondial pousse vers l'équateur les principales zones d'activité de la circulation atmosphérique. Ce qui se passe dans les îles Salomon laisse supposer que les régions équatoriales sont de plus en plus sujettes aux dégâts des cyclones. Des données sûres sur le trajet des cyclones dans les forêts tropicales et les zones plantées sont insuffisantes pour permettre des prédictions (Gane, 1970). On a toutefois certaines preuves que la topographie locale affecte le trajet suivi par une tempête (Wadsworth et Englerth, 1959; Gane, 1970; Hindley, communication personnelle). Des enchevêtrements de lianes au-dessus d'un couvert forestier bas et inégal indiquent généralement l'existence de fortes perturbations répétées.

Wadsworth et Englerth (1959) font remarquer que des types différents de forêts et de plantations ainsi que des essences forestières distinctes ne réagissent pas de la même façon aux ouragans : généralement les plantations subissent des dommages légers ou sérieux alors que les dégâts aux forêts sont plus sporadiques ; mais il arrive que d'importants massifs forestiers naturels soient détruits par des tempêtes. En dehors de la zone des ouragans, les dégâts sont plus marqués dans certains types de forêts que dans d'autres. Des arbres isolés ou dominants semblent souffrir particulièrement. Il semble qu'un effet analogue se retrouve dans les plantations : les surfaces fortement éclaircies souffrent plus que les plantations non éclaircies, à cause de l'augmentation de la rugosité aérodynamique, à un moment où les tiges sont plus fines et adaptées aux conditions d'un peuplement dense. Quelques espèces résistent bien aux dégâts des tempêtes ; King (1945) montre comment dans l'île Maurice les espèces indigènes souffrent moins que les espèces exotiques ; les houppiers des premières sont bas et en forme de parapluie, les feuilles sont petites et coriaces, les bois sont durs et croissent lentement.

Beaucoup plus de recherches quantitatives sont actuellement nécessaires pour déterminer la résistance d'une espèce aux dégâts dans une station particulière. Trois échelles ont été proposées pour évaluer les dommages causés à un arbre donné; elles se fondent sur les échelles de Nicholson (1958) concernant les dégâts d'exploitation. D'autres observations devraient être faites sur le sol, en particulier la profondeur effective d'enracinement et sur la tendance à plier sous l'effet de violentes pluies, sur l'aspect, les dimensions des arbres et des récoltes, la topographie, le couvert et sur les caractéristiques locales de la tempête.

Échelles approximatives d'évaluation des dégâts :

Tronc	
Aucun dégât	0
Brisé	1
Courbé	2
Déraciné	3
Houppier	
Aucun dégât	0

Défoliation	1
Rameaux et petites branches brisés	2
1 grosse branche brisée	3
2 grosses branches brisées	4
1/4 du houppier détruit	5
1/2 du houppier détruit	6
3/4 du houppier détruit	7
Houppier entièrement détruit	8
Écorce	
Aucun dégât	0
Bois découvert sur moins de 30 cm	1
Bois découvert sur 30 à 150 cm	2
Bois découvert sur 150 à 300 cm	3
Bois découvert sur 300 à 600 cm	4
Bois découvert sur plus de 600 cm	5

Dans une zone à ouragans, l'aménagement est fortement conditionné par les probabilités des dégâts causés par le vent. Bennett (1974) distingue parmi les cyclones ceux qui endommagent et ceux qui détruisent. A titre indicatif, il propose que les plantations peuvent être conduites à la rentabilité financière en : *a*) utilisant les essences à croissance rapide résistantes aux vents ; *b*) plantant serré, par petits blocs, entourés de forêts naturelles ; *c*) plantant en ligne, en maintenant le plus possible la végétation entre les lignes ; *d*) répartissant les programmes de plantation sur toutes les îles au lieu de les concentrer sur une ou deux.

L'effet limitant a été résumé par Baur (1962) : la foresterie de plantation passe du domaine des problèmes sylvicoles normaux et économiques à une situation où la probabilité statistique de la vraisemblance des dommages des cyclones devient d'une importance fondamentale. Les petits pays relativement pauvres et susceptibles de subir les dégâts des ouragans et des cyclones ne peuvent se permettre de voir leurs précieux investissements gaspillés à la suite de techniques inadaptées.

Feu

Aux contacts des terres agricoles et des savanes et à mesure qu'on se rapproche des forêts à saison sèche marquée, le feu est une menace permanente. Les effets durables du feu ont été étudiés dans les parcelles d'Olokemejiau Nigéria et dans d'autres régions d'Afrique occidentale (Charter et Keay, 1960 ; Ramsey et Rose Innes, 1963).

Les effets du feu sur la végétation forestière peuvent être de plusieurs ordres. En règle générale, sur la forêt humide, le feu ne peut pas se développer à l'intérieur du massif, mais le feu venant de la prairie limitrophe, en général bien fournie, attaque les lisières qui sont plus sensibles par suite de la lumière latérale et la forêt recule ainsi à chaque incendie. Sur la forêt secondaire l'incendie peut se propager à l'intérieur du peuplement par la couverture morte et tuer les petits puis les grands arbres, et si le passage est répété détruire la forêt. Il faut noter que dans certains cas ces feux de couverture morte peuvent s'observer en forêt humide (exemple de l'Est de Madagascar). A l'échelle des plantations commerciales, l'atténuation des effets du feu dépend essentiellement des investissements consentis pour la lutte contre l'incendie, eu égard à la valeur des arbres ou de leurs produits finaux probables. Il ne semble pas que le feu ait été en lui-même un facteur limitant dans l'établissement ou la gestion des plantations dans les zones tropicales humides. Ses effets sont sérieux lorsqu'il détruit la couverture végétale qui protège le sol contre l'érosion.

Érosion

On doit généralement éviter les pentes trop fortes pour établir des plantations à caractère agricole ou pour l'exploitation du bois, en raison des problèmes soulevés et des coûts de récolte élevés. Même sur des pentes peu accusées, les pertes en sol peuvent être considérables (voir chapitre 12). On dispose de peu d'informations sur la vitesse de formation du sol. Baillie (1971) a estimé que la vitesse d'accumulation du sol à la partie supérieure d'une forte pente sous une formation forestière à Diptérocarpacées (à Ulu Balleh, Sarawak) pourrait être de l'ordre de 0,2 mm/an, mais qu'en raison de la pente la vitesse d'accumulation par glissement à travers ce site à charbon de bois pourrait atteindre 1 mm/an. Si l'on admet qu'un millimètre de sol superficiel représente 10 t/ha (Nye et Greenland, 1960), une perte moyenne de 2-10 t/ha/an pourrait être compensée par la vitesse de la pédogenèse.

Il est cependant clair que les pertes de sol ne seront pas toutes compensées de la sorte et que l'érosion devra donc être combattue. Nye et Greenland (1960), en Afrique occidentale, ont souligné que les sols les plus recherchés par les agriculteurs itinérants étaient sur des pentes raides ou relativement fortes. Si des systèmes agrisylvicoles doivent être introduits dans de telles zones pour remplacer d'autres modes de culture, il sera important de favoriser la formation d'un sous-étage réduisant l'érosion et les espèces choisies ne devront pas porter ombrage à ce sous-bois au point de l'éliminer. On doit accepter une certaine réduction du rendement final, et même aussi dans la forme et la qualité, si on veut maintenir la stabilité des versants.

Les recherches porteront donc sur le choix des espèces et l'espacement convenable des arbres dans la plantation. Ultérieurement, on portera une attention particulière à l'intensité et au mode d'éclaircie et aux outils mécaniques utilisés pour la récolte.

Termites et autres ravageurs

Pendant de nombreuses années, notamment dans les zones plus sèches, il était presque impossible de pratiquer des cultures en raison des attaques de termites et l'on considérait, par exemple, comme un succès la survie d'au moins 30 des eucalyptus plantés. L'introduction d'insecticides organiques de synthèse dans les années 1940 a modifié la situation. Des essais faits au Brésil, au Cameroun (Monnier, 1958), au Nigéria (Kemp, 1956 ; Lowe, 1961) et en Tanzanie (Parry, 1959) ont montré que l'application d'aldrine et de diéldrine pouvait conférer une protection suffisante pour la période critique représentée par la première saison de croissance. Il est maintenant normal

d'ajouter une petite quantité d'une poudre à 2 % de diéldrine aux mélanges des pots ou aux planches de transplantation.

Les termites représentent une réelle difficulté pour des plantations dans des stations occupées auparavant et de manière récente par la pluviisylve.

Les fourmis coupeuses de feuilles (Attinae) représentent un problème particulier au Nouveau Monde. La lutte nécessite le repérage et la destruction des colonies avant de commencer la plantation. Quand il s'agit d'opérations importantes on procède à la destruction mécanique en insufflant fortement de la poudre Mirex dans les nids ; sur des surfaces plus faibles, des appâts à base de Mirex et d'autres composés ont été utilisés avec plus ou moins de succès (Cherrett, 1969).

Un certain nombre d'espèces produisant un bois de valeur ne peuvent être cultivées en plantation en raison des attaques des insectes perceurs des pousses et provoquant des galles. Les arbres de la famille des Méliacées sont particulièrement vulnérables aux attaques de *Hypsipyla* (voir chapitre 14).

Pâturage et broutage

Les plantations sur des stations occupées autrefois par la pluviisylve renferment souvent non seulement des pousses riches en éléments minéraux, mais encore des plages herbacées dans de nombreuses zones. Quand les éleveurs et leurs troupeaux pénètrent dans les plantations, des feux ont toutes chances de se produire. Les mesures de surveillance et de réglementation constituent un remède à court terme. A plus long terme, en particulier si les plantations se trouvent situées sur les voies de transhumance des pasteurs, des méthodes sylvicoles peuvent être adoptées qui permettront de compenser un rendement plus faible en bois en améliorant le pâturage. Les progrès très nets accomplis aux États-Unis d'Amérique et en Nouvelle-Zélande ne sont peut-être pas directement transférables aux stations tropicales d'Afrique, mais l'expérience conduite dans les îles Fidji est prometteuse pour les pays tropicaux. Un service forestier peut très bien tirer profit de l'amélioration du parcours dans ses plantations de manière à décourager l'écobuage de la zone par les pasteurs.

En général les mammifères sauvages ne sont pas un facteur limitant dans les plantations denses d'une certaine importance, bien que dans certaines régions la production potentielle de bois ne soit pas atteinte en raison des dommages causés par les singes, les opossums, les écureuils, les rats, etc.

L'accroissement des populations humaines refoule les animaux sauvages vers les forêts restantes pour des périodes plus longues; avec pour conséquence une plus grande densité. Les coupes ainsi que les zones enrichies, avec un recrû succulent et accessible, attirent en Afrique les grands mammifères herbivores. Dans la forêt de Budongo, en Ouganda, les éléphants posent des problèmes particuliers (Philip, 1965; Johnstone, 1968; Laws, Parker et Johnstone, 1975); leurs préférences alimentaires sont connues, mais ils broutent une grande variété d'espèces désirables et indésirables et ils causent des dégâts aux plantes qu'ils ne consomment pas. La lutte contre les mammifères herbivores est difficile sinon impossible; les zones ayant de fortes populations animales et renfermant des espèces particulièrement appétibles ne doivent pas servir pour l'enrichissement (Foury, 1956; Dawkins, *in* Lamb, 1969).

Extension des plantations forestières et amélioration des essences

L'état des connaissances sur les plantations forestières en général et leur importance industrielle en particulier a fait l'objet d'une mise au point lors d'un colloque international réuni à Canberra, en 1967, sous l'égide de la FAO. Les plantations forestières recouvraient, en 1965, 80 millions d'hectares et l'on estimait que leur superficie doublerait en vingt ans (FAO, 1967). La FAO a publié une série de monographies traitant des *Plantations en Afrique tropicale* (1956), *en Asie tropicale* (1957) et *en Amérique latine* (1960), du choix des espèces forestières pour les plantations (1952), ainsi que des *Notes sur les graines forestières dans les tropiques humides* (1955).

Un rapport sur les plantations dans les zones tropicales a été présenté par Lamb au Congrès forestier mondial de Buenos Aires (1972), alors que Catinot et Wood ont traité particulièrement des plantations dans les zones guinéennes lors de la conférence de la FAO sur l'établissement d'un programme coopératif de recherche agronomique entre pays ayant des conditions écologiques comparables en Afrique (Catinot, 1972). Groulez (1976) a fait le point sur la situation des plantations de conversion dans les forêts tropicales humides. Les plantations de conversion ont été effectuées principalement en Afrique (26 000 ha en *Aucoumea klaineana* au Gabon, 6 000 ha en *Terminalia superba* au Congo, 16 000 ha en essences diverses en Côte-d'Ivoire, par exemple) mais aussi en Amérique tropicale (50 000 ha, principalement en *Gmelina arborea*, au Brésil), en Asie et Australasie. Les avantages de ces plantations sont de concentrer, en un site choisi, une productivité optimale à partir de plants (au besoin sélectionnés) d'essences de lumière à croissance rapide qu'on peut exploiter avec une révolution relativement courte selon un aménagement simplifié. En revanche, les difficultés, les inconvénients et les limites proviennent essentiellement des problèmes posés par la forêt préexistante, par la chute des bois morts et des arbres morts sur pied, par les risques phytopathologiques et par le maintien de la fertilité des sols, ainsi que par les coûts, la rentabilité et le manque de stabilité du financement.

Les recherches à entreprendre porteraient essentiellement sur la destruction de la forêt naturelle (utilisation totale et étude des structures des forêts à détruire), l'écologie, la biologie et la physiologie des principales espèces à introduire (y compris l'aptitude à la propagation végétative), l'amélioration génétique du matériel végétal forestier (essais de provenance, test de descendance, isolement de clones, hybridation et exploitation de l'hétérosis, etc.), les pratiques sylvicoles (mise en place et espacement, fertili-

sation, etc.), les ravageurs et les maladies ainsi que sur les aspects d'ordre économique.

Quant à l'introduction et à l'amélioration des espèces forestières tropicales, la coopération internationale s'est d'abord traduite par l'organisation de consultations mondiales sur l'amélioration des arbres forestiers, à Stockholm en 1962 et à Washington en 1969. Une troisième consultation organisée conjointement par la FAO et l'IUFRO a eu lieu à Canberra en 1977 sur invitation du gouvernement australien et l'on y attacha une importance toute particulière à l'amélioration des essences à croissance rapide. Un groupe d'experts sur les ressources génétiques forestières a alors été constitué en 1968 par la FAO et a tenu trois sessions. Étant donné que les activités dans ce domaine s'étaient limitées, en raison des fonds disponibles, à l'exploration et à la collecte des données, et comme les résultats de ces premières opérations avaient montré la nécessité d'un programme plus complet en matière de ressources génétiques forestières, les propositions pour un programme international pour l'amélioration de l'utilisation des ressources génétiques ont été en 1972 soumises par la FAO au nouveau Groupe international des ressources génétiques végétales (GIRGV) du Groupe consultatif de la recherche agricole internationale (GCRAI), auquel contribuent le PNUD aussi bien que le PNUE. Ce programme vise essentiellement à :

Identifier les espèces et les opérations de terrain qui demandent une action au cours des deux prochaines décennies;

Donner une priorité relative aux diverses combinaisons d'espèces et d'opérations de terrain quand cela est possible;

Incorporer les espèces et opérations de terrain de toute première priorité dans un programme d'action de cinq ans (1975-1979).

Une liste mise à jour des espèces pour lesquelles une action est nécessaire a été donnée par le GIRGV, ainsi que les ressources génétiques forestières prioritaires (par région, espèce et opérations). Le degré d'importance d'une espèce qui devrait rester constant durant une à quelques décennies, contraste avec celui des opérations individuelles qui peut changer en quelques années. Les espèces tropicales suivantes ont reçu la première priorité pour le continent africain : *Aucoumea klaineana, Chlorophora excelsa, C. regia, Entandrophragma angolense, E. cylindricum, E. utile, Gymnostermum zaizou, Khaya anthotheca, K. grandiflora, K. ivorensis, Terminalia ivorensis, T. superba, Triplochiton scleroxylon, Turraeanthus africana.*

A côté des espèces importantes pour les plantations, il faut mentionner l'existence d'écotypes et de races locales qui jouent un rôle important dans les plantations quand leurs caractéristiques ont été bien établies; la conservation de ces écotypes et les recherches les concernant ont un caractère d'urgence (voir chapitre 21).

Les opérations de terrain consistent surtout en exploration botanique, exploration généalogique, en collection pour évaluation, essais de provenance, conservation *in situ*, collection pour conservation et sélection *ex situ*, en stockage de graines, en recherches sur les graines et sur la biologie florale, en utilisation massale, en sélection individuelle et amélioration.

La collection d'échantillons d'une vaste gamme d'espèces pour des essais de provenance doit être suivie de l'établissement immédiat des dispositifs d'essais eux-mêmes. Dans certains cas, la collection de graines peut être mise dans des chambres de conservation pendant quelques années jusqu'à ce que la supervision soignée et nécessaire des essais puisse être assurée. Une assistance internationale permettant de mettre à la disposition des pays des procédures normalisées pour les schémas et dispositifs de recherche, la détermination et l'analyse des résultats, est souhaitable. Comme le volume d'informations résultant des essais de provenance augmente sans cesse, le besoin de programmes reconnus internationalement pour le stockage et la récupération automatique des données est de plus en plus évident.

Des programmes coopératifs concernent *Cedrela odorata, Pinus caribaea* et *Pinus oocarpa*, par le Commonwealth Forestry Institute d'Oxford ; *Pinus kesiya* et *Eucalyptus* spp. par l'Institut de recherches forestières de Canberra ; *Pinus kesiya, P. merkusii, P. merkusiana* et *Tectona grandis* par les Centres du Pin et du Teck en Thaïlande, en coopération avec le gouvernement danois ; *Terminalia superba* et *Aucoumea klaineana* par la Station de recherches forestières de Côte-d'Ivoire, en coopération avec le Centre technique forestier tropical de Paris. Un manuel sur les espèces tropicales et les provenances est en préparation à la FAO.

Conclusion

On a insisté, d'une part, sur les obstacles à l'installation des plantations et, d'autre part, sur les perspectives offertes sous réserve que les essences soient non seulement bien choisies, mais encore de provenance convenable. Les plantations nécessitent des investissements sous forme de main-d'œuvre ou de capital et ne sont justifiées que si les rendements sont suffisants. On doit éviter de les installer sur des sols pauvres. Il faut aussi essayer de quantifier et d'évaluer les gains résultant de l'amélioration génétique, du travail du sol et des engrais, des éclaircies et élagages, de l'irrigation, des cultures associées, etc.

Avant d'entreprendre des reboisements importants, on pourrait, à l'exemple de certains pays (Nigéria), développer les plantations dans le cadre de l'exploitation agricole, bénéficiant ainsi de l'équipement et de la main-d'œuvre disponibles.

Prairies améliorées en forêt

Le Queensland en Australie, offrant une illustration complète de ce problème, il a été choisi de s'y référer ici de préférence à un exemple africain qui ne resterait que partiel.

Le défrichement total était autrefois exécuté par la hache et le feu. Cette pratique est toujours utilisée, mais depuis 1945 la plupart des défrichements ont été exécutés avec des béliers mécaniques. Il peut arriver que le sol superficiel soit enlevé et

l'on préfère souvent utiliser des râteaux qui n'enlèvent pas le sol de surface entre les lignes, au lieu de la lame pleine.

Défrichement total (Queensland)

Au Queensland, en Australie, quelque 7 millions d'hectares de formations buissonneuses d'*Acacia harpophylla* et de forêts de mousson ont été défrichés pour faire des pâturages pour l'élevage de bétail. Ces zones se trouvent situées entre les isohyètes 600 et 750 mm. Les sols sont des argiles brunes fertiles formant leur mulch, de bonne capacité de rétention en eau, qui ne sont pas normalement fertilisées pour l'établissement de pâturages. Ces formations ont été défrichées au moyen de deux béliers mécaniques montés sur tracteurs à chenille, traînant entre eux une lourde chaîne ou un câble d'acier, et se déplaçant à une distance d'environ 40-50 m. On parvient ainsi à un aplanissement total de la zone, mais des bandes de formations buissonneuses sont laissées intactes pour fournir de l'ombre, un abri et les piquets de clôture. La végétation arrachée est brûlée quand elle est assez sèche, sans faire d'andains ni l'empiler, car elle s'enflamme facilement et brûle généralement très bien en donnant une cendre blanche. Le débroussaillement est effectué à temps pour permettre de brûler le bois juste avant le début de la saison des pluies. Une semaine environ après le brûlis, *Chloris gayana*, *Panicum maximum* var. *trichoglume*, *Cenchrus ciliaris*, ou un mélange de ces espèces sont semés dans les cendres à partir d'avions volant à 100 m du sol. Les graines germent bien dans la cendre, sans la concurrence de plantes indésirables, si une pluie suffisante tombe immédiatement après le semis; une prairie luxuriante est normalement en place au bout de deux mois. Il y a une bonne quantité d'azote accumulée dans le sol ainsi dégagé, provenant des nodosités de l'*Acacia harpophylla*, et la production pastorale est excellente pendant dix ans environ. *Chloris gayana* disparaît quand la teneur du sol en azote baisse. Le terrain est alors labouré pour des cultures de sorgho, de tournesol, d'arachide ou d'autres plantes appropriées en assolement. La capacité de charge d'un peuplement naturel de *A. harpophylla* est d'une tête de bovin/10-15 ha; de une/4 ha sur pâturage amélioré et de une/2 ha sous aménagement intensif avec introduction d'une légumineuse.

Les problèmes pour l'établissement d'une prairie améliorée surviennent lorsque la pluie ne tombe pas aussitôt après le brûlis. Lors du défrichement par arrachage et du brûlis qui suit, les lignotubers (renflements ligneux au niveau du collet) de *A. harpophylla* sont endommagés et produisent rapidement des drageons. Quand un pâturage est bien établi, ce recrû forestier peut être supprimé, mais si la germination des espèces pastorales est retardée, la repousse de la végétation forestière devient alors un problème et l'on en vient à bout par l'épandage d'herbicides. Le recrû forestier peut constituer un problème jusqu'à douze ans après le défrichement et le brûlis initiaux.

Mise en valeur pastorale à partir de la pluviisylve

Le défrichement de la pluviisylve pour établir un pâturage se fait habituellement avec des béliers mécaniques ou avec des appareils pour l'écrasement des arbres, le bois étant ensuite rassemblé en andains pour le brûler. Un travail du sol complet après brûlis est maintenant recommandé pour l'installation d'un pâturage, étant donné que les graines et les engrais coûtent cher et que la lutte contre les essences indésirables et l'aménagement pastoral sont difficiles si trop de bois reste sur le terrain (Teitzel, 1969). La repousse de quelques espèces originelles est également supprimée par une bonne préparation du terrain.

Les problèmes rencontrés dans cette mise en valeur pastorale comprennent un recrû excessif dû à la mise en valeur d'une trop grande surface à la fois, au développement important d'espèces indésirables, à une fertilisation d'entretien inadéquate et à un aménagement pastoral médiocre. Le déclin de la fertilité des sols de la pluviisylve après le défrichement est extrêmement rapide en raison de l'insolation, de l'oxydation et du lessivage; des différences notables dans les rendements apparaissent au bout de cinq à huit ans. Sous une prairie mixte de graminées et de légumineuses, convenablement fertilisée et aménagée, la fertilité du sol peut être maintenue. Le phosphore est le principal élément nécessaire. Bruce (1965) a montré qu'un terrain recouvert auparavant d'une pluviisylve à Innisfail, dans le Queensland septentrional, où la pluviosité moyenne est de 3 750 mm/an, ensemencé avec *Panicum maximum* et *Centrosema pubescens* pour l'installation d'une pâture, avait une teneur en azote total dans les 7,5 premiers cm du sol de 0,432 %, alors que dans le sol d'une pluviisylve voisine non manipulée ce pourcentage était de 0,423. Le gain annuel de poids vif pour le bétail sur cette prairie était de 610 kg/ha et, sur un pâturage pur de *Panicum maximum*, il était de 440 kg/ha (Grof, 1965).

Mise en valeur pastorale et reboisement sur sols pauvres

Dans la partie côtière du Queensland, on trouve près de 2 millions d'hectares de sols à gley et tourbeux, mal drainés, recouverts de formations buissonneuses et de forêts à *Melaleuca* et *Banksia*. Une grande partie de cette région est périodiquement inondée, le reste se trouvant à une altitude pouvant aller jusqu'à 60 m au-dessus du niveau de la mer. Les sols sont pauvres en éléments nutritifs et pour l'installation d'une prairie améliorée à base de graminées et de légumineuses, un apport de quelque 620 kg de chaux et de superphosphate respectivement, de 130 kg de muriate de potasse, de 8 kg de sulfate de cuivre et de sulfate de zinc respectivement ainsi que de 280 g de molybdate de sodium, est nécessaire par hectare (Barr, 1971). Les besoins ultérieurs annuels d'engrais sont de 250 kg de superphosphate simple et de 130 kg de muriate de potasse par hectare. La pluviosité dans la région est de l'ordre de 1 200-1 500 mm/an. Des pâturages mixtes assez productifs de graminées et de légumineuses tropicales ont été constitués et les gains de poids vif ont été de 250-350 kg/ha/an (Evans, 1971). Dans la même région, le Service forestier du Queensland a cultivé depuis quarante

ans environ l'espèce exotique, *Pinus elliottii*, avec un apport d'engrais phosphatés.

La question de la meilleure utilisation économique des terres pour cette région a été examinée par McCarthy *et al.* (1970). Leurs conclusions étaient les suivantes : « Étant donné les conditions existantes et les critères utilisés, on a constaté qu'une culture de bois à pâte, à la rotation de 40 ans, était la plus profitable, immédiatement suivie d'un élevage de bovins combiné avec la commercialisation de bêtes de 1 an, les animaux de remplacement étant acquis sur le marché des bêtes finies mais non engraissées. L'engraissement de bovins finis était supérieur à une plantation de bois à pâte à la rotation de 20 ans, alors que l'élevage de bovins et la commercialisation de bêtes âgées de 1 an, tout en entretenant un troupeau de reproducteurs, représentaient la spéculation la moins profitable. Les niveaux des prix des produits auraient dû augmenter de 5-10 % pour toutes les solutions, les autres conditions restant les mêmes, pour que l'avantage soit en faveur de l'élevage bovin. Cependant, si tous les prix baissaient, l'élevage de bovins serait relativement moins avantageux que la plantation forestière. » Avec un marché mondial de viande bovine en difficulté (1973-1974), l'aménagement forestier serait sans aucun doute plus profitable.

Cultures itinérantes et autres systèmes agri-sylvicoles

Les techniques agri-sylvicoles sont celles qui combinent production agricole et production forestière dans le temps ou dans l'espace. Elles reposent essentiellement sur la jachère forestière qui reconstitue la fertilité des sols dans le cas de l'agriculture itinérante et sur l'influence de l'environnement forestier dans le cas des plantations spécialisées, qui sont d'ailleurs souvent associées à l'élevage.

Agriculture itinérante

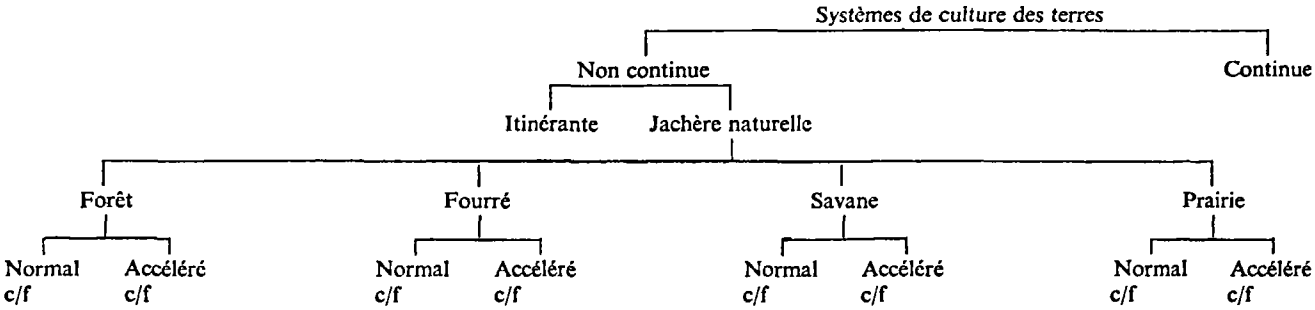
L'agriculture itinérante a fait l'objet depuis 1945 de nombreuses études et de discussions. Les comités de l'agriculture et des forêts de la FAO en ont discuté au cours de réunions conjointes. Enfin le Comité de la mise en valeur des forêts dans les tropiques de la FAO s'est intéressé aux aspects qualitatifs et quantitatifs de l'agriculture itinérante au cours de ses deux premières sessions. Elle reste toutefois d'actualité étant donné, d'une part, le peu de succès obtenu dans les zones tropicales humides, sauf sur les sols alluviaux ou volcaniques, par l'agriculture permanente intensive, et, d'autre part, en raison de son rôle dans la destruction et la régression des forêts équatoriales. Par ailleurs la productivité élevée par homme-jour et la faiblesse des investissements en capitaux à consentir retiennent l'attention. Un séminaire régional FAO/SIDA/ARCN (1974) a fait le point de la situation en Afrique (juillet 1973) et la FAO (1974) a consacré une étude aux ferralsols et à leur aménagement, qui contient des renseignements sur la jachère en forêt tropicale humide.

Dans la plupart des cas, le défrichement est incomplet et les perturbations du sol limitées (Nye et Greenland, 1960). Si donc la culture n'est pas prolongée, une rapide régénération de la végétation forestière secondaire apparaît quand la terre est abandonnée (voir chapitre 9). Cela toutefois n'arrivera pas si une forte érosion des sols survient, comme c'est le cas pour les cultures sur des pentes trop raides, ou lorsque le défrichement intense est complètement mécanisé, ou encore lorsque la culture dure longtemps, ce qui entraîne une réduction de la réserve de semences des essences forestières et la prédominance des plantes herbacées. Mais si une culture prolongée s'accompagne de mesures de maintien de la fertilité des sols, on n'enregistre pas de dommages définitifs. Les conséquences de l'agriculture en milieu forestier tropical diffèrent considérablement suivant les circonstances.

Terminologie

Les caractéristiques essentielles de l'agriculture itinérante sont les suivantes : une portion de forêt est défrichée, généralement assez incomplètement, les débris sont brûlés, et la terre est cultivée pendant quelques années, moins de cinq ans en règle générale, puis retourne à la forêt ou à une formation secondaire, avant d'être défrichée et cultivée de nouveau. Les détails du système varient d'une région à une autre et, par suite, plusieurs noms ont servi à le désigner. Ils méritent d'être signalés pour aider au transfert des connaissances. Nye et Greenland (1960) et de nombreux autres auteurs utilisent l'expression d'agriculture itinérante pour englober plusieurs variantes de l'agriculture à jachère naturelle. Conklin (1957) a repris le terme d'essartage redevenu à la mode et il propose son emploi pour décrire l'agriculture itinérante en général, réservant cette dernière expression pour des types plus particuliers de pratique agricole. Dix variables sont ainsi proposées pour distinguer les différents types d'agriculture itinérante selon les pratiques agronomiques et culturales. Spencer (1966) fait la liste des nombreux termes relatifs à l'agriculture itinérante, le plus souvent dans le Sud-Est asiatique et il propose 19 éléments qualitatifs fondamentaux, comme l'adaptation écologique, la productivité du travail, la lutte contre l'érosion, etc., pour introduire des distinctions. Watters (1971) fait intervenir dans la définition de l'agriculture itinérante l'utilisation d'outils primitifs et l'économie de subsistance habituellement associée à ce mode d'exploitation. Lors du Colloque FAO/SIDA (1974), on a proposé de faire une différence entre les systèmes de culture continue et non continue, les premiers ayant trait aux cas où un type d'aménagement continu est pratiqué. La catégorie des systèmes non continus est subdivisée en jachère naturelle et, si l'habitat des cultivateurs est déplacé, en culture itinérante. La terminologie recommandée dans le rapport du colloque est résumée dans le tableau 1. Greenland (1974), dans une synthèse sur l'évolution de l'agriculture itinérante, a pu dégager un développement en 4 phases, fondé sur l'intensité de l'utilisation des terres et la mobilité de l'habitat : I. Agriculture itinérante simple ; II. Agriculture itinérante récurrente ; III. Culture récurrente avec parcelles cultivées en permanence ; IV. Culture continue (tableau 2). Les phases II et

TABLEAU 1. Terminologie recommandée (*Colloque FAO/SIDA sur l'agriculture itinérante et la conservation des sols en Afrique, 1974*)



1. Division initiale entre systèmes de culture continue et non continue.

2. Les systèmes de culture continue comprennent tous ceux où il est question d'un aménagement continu, par exemple les systèmes où la culture alterne avec une jachère cultivée, une culture d'arbres, une prairie améliorée ou aménagée, le système taungya.

3. Les systèmes itinérants sont ceux dans lesquels l'habitat des cultivateurs se déplace avec la zone de culture. Les systèmes de culture avec jachère naturelle sont ceux où l'habitat n'est généralement pas mobile en même temps que le déplacement des zones cultivées.

4. Les systèmes de culture avec jachère naturelle sont largement répandus, et il est nécessaire de les subdiviser en tenant compte des éléments suivants :

   a. La nature de la végétation constituant la jachère :
   La forêt représente une formation ligneuse, avec un couvert fermé où les arbres sont écologiquement dominants;
   Le fourré est un type de végétation ligneuse dense sans fûts;
   La savane comprend un mélange d'arbres pyrorésistants et d'herbes qui sont écologiquement dominantes;
   La prairie est une formation herbacée sans végétation ligneuse;

   b. La longueur de la période de jachère : la période de jachère *normale* est celle adoptée quand la disponibilité en terre n'est pas soumise à des limites; si la longueur de la période de jachère est inférieure à celle qui aurait été choisie volontairement en raison de la pression démographique ou d'autres facteurs, l'adjectif *accéléré* doit être employé;

   c. Les durées en années des périodes de culture et de jachère, la fin de la période de culture étant fixée à l'époque où la terre n'est plus travaillée. Ces durées sont indiquées car c/f où c représente la durée de la période de culture et f celle de la période de jachère, en années.
   Les systèmes de culture avec jachère naturelle doivent être alors désignés ainsi :

normal ou accéléré	forêt ou fourré ou savane ou prairie	système de jachère, c/f

   par exemple, un système de culture non continue avec jachère forestière accéléré, 2/5.

III peuvent être subdivisées selon l'intensité de l'utilisation des terres, donnée par le facteur d'Allan :

$$L = \frac{C + F}{C},$$

L étant le facteur d'utilisation des terres, C la longueur de la période de culture et F la durée de la jachère (Allan, 1965). Ces catégories (tableau 3) sont utiles eu égard à la définition écologique des types de terrain. Watters (1971) distingue deux catégories principales : la culture itinérante traditionnelle et celle imposée par la nécessité, ce qui correspond approximativement aux systèmes normaux et accélérés de la classification de la FAO.

Le groupe de travail sur la terminologie (FAO/SIDA, 1974) a proposé quatre types de végétation pour décrire le système de jachère naturelle : forêt, fourré, savane et prairie. Les descriptions peuvent être développées en utilisant le système unifié de classification et de cartographie de la végétation adopté par l'Unesco (1973), portant sur les types de végétation naturelle et semi-naturelle, y compris la végétation secondaire jeune; cette classification s'est révélée utile dans les régions tropicales (Kuechler et Montoya, 1971). Il est important d'en éclaircir tous les aspects afin d'éviter la duplication des recherches dans des zones agro-écologiques semblables, alors que d'autres zones demeurent inconnues. Ruthenberg (1971, 1974) a présenté une classification de l'agriculture itinérante basée sur les types de végétation, les subdivisions ultérieures étant en rapport avec les migrations, les rotations, les méthodes de défrichement, les assolements et les outils utilisés.

TABLEAU 2. Les phases de la culture des terres (Greenland, 1974)

Phase I	*Phase II*	*Phase III*	*Phase IV*
Culture itinérante simple	Culture récurrente	Culture récurrente avec des parcelles cultivées de façon continue	Culture continue
L'habitat et les parcelles cultivées se déplacent ensemble	Les parcelles cultivées se déplacent plus fréquemment que l'habitat	Toujours complexe, avec des champs de types différents	Peut comprendre la combinaison de l'agriculture avec des prairies plantées et cultivées, et des jachères cultivées
	Peut être complexe, avec des champs de types différents		

TABLEAU 3. Les catégories de culture récurrente (Greenland, 1974, utilisant le facteur d'Allan, 1965)

		Facteur d'utilisation des terres, *L*
1. Culture récurrente intensive	Seulement sur des sols très fertiles	1 à 2
2. Culture récurrente intensive intermittente	Généralement sur des sols très fertiles	2 à 4
3. *a.* Culture récurrente à court terme	Peut évoluer vers un système plus intensif ou à court terme, sous l'effet de la pression démographique	4 à 5
b. Culture récurrente à moyen terme		5 à 7
c. Culture récurrente à long terme		7 à 10.

Populations

On a estimé qu'environ 200 millions d'habitants des pays tropicaux vivaient d'agriculture itinérante (FAO, 1957). Ces nombres ont probablement augmenté étant donné le peu de succès obtenu avec les systèmes d'agriculture continue dans ces régions. La population totale des pays tropicaux est passée de 585 millions d'âmes en 1960 à 811 millions en 1972. Les populations pratiquant ou vivant de l'agriculture itinérante doivent être de l'ordre de 240 millions ou plus.

On ne connaît pas avec une précision raisonnable la surface totale de la forêt tropicale soumise à l'agriculture itinérante en Afrique. Les surfaces caractérisées par une agriculture nomade du type de la phase I sont probablement limitées à des fractions restreintes des forêts de l'Ituri au Zaïre. Les systèmes avec rotation de jachère naturelle des phases II et III sont très courants ; on les rencontre en Afrique occidentale et ils font vivre une population d'environ 80 millions de personnes. Au Zaïre et dans les zones forestières voisines d'Afrique centrale, les systèmes avec jachère naturelle sont aussi largement répandus, bien que la densité humaine soit plus faible.

Systèmes stables

De Schlippe (1955) a fait probablement le compte rendu le plus détaillé de l'agriculture itinérante telle qu'elle est pratiquée dans une zone de savane, dans le sud du Soudan, comme système stable de la phase III. Une agriculture continue est pratiquée sur les anciens emplacements des cases et près de l'habitat, représentant l'exploitation agricole ; les zones éloignées sont cultivées selon un système de jachère naturelle en rotation, avec une intensité qui est fonction du type de sol, les terres situées près des rivières étant particulièrement recherchées et utilisées plus intensivement. Les périodes de culture sont de deux à trois ans, la terre étant abandonnée quand le rendement baisse et que la concurrence des adventices devient intense. La remise en culture de la jachère dépend de la succession écologique, certaines plantes étant considérées comme indicatrices.

Les ajustements de ces systèmes aux conditions mésologiques locales traduisent l'équilibre réalisé entre l'homme et son milieu, qui a été atteint au bout d'une période assez longue. Cela est vrai le plus souvent dans les régions où la population n'est pas trop nombreuse et la pluviosité pas trop élevée (pour que le lessivage des éléments nutritifs ne soit pas excessif), c'est-à-dire dans les forêts et les savanes dérivées de celles-ci où la pluviosité varie entre 1 200 et 1 800 mm/an. Les types de sol les plus répandus sont des ultisols, des alfisols et des entisols, et non les oxysols bien plus pauvres.

Dans certaines zones plus humides, les teneurs plus faibles en éléments nutritifs des sols ne sont compatibles qu'avec une utilisation peu intensive (facteurs d'utilisation des terres > 10). C'est ainsi que dans le bassin du Congo (Miracle, 1973) on observe des densités humaines très faibles ($< 4/km^2$).

Il y a toutefois quelques exceptions. Dans le sud-est du Nigéria, sur des sols sédimentaires pauvres, où la pluviosité est supérieure à 2 000 mm/a, des densités de l'ordre de $300/km^2$ existent grâce à l'agriculture itinérante. La différence essentielle réside dans l'association de la culture avec un couvert permanent de palmiers à huile (Morgan, 1955). Dans les zones intermédiaires, telles que

les forêts semi-caducifoliées humides du Ghana et du Nigéria, avec une pluviosité de 1 400 à 1 800 mm/an, la circulation des éléments à travers la végétation est suffisante pour que les sols aient un pH neutre en surface, alors que le sous-sol est fortement acide. Dans ces zones, des facteurs d'utilisation des terres de l'ordre de 5 à 10 sont fréquents et paraissent maintenir la fertilité (Nye et Greenland, 1960). Allan (1965) a décrit les techniques utilisées ailleurs en Afrique.

Systèmes épuisants et accélérés

Les dommages causés aux écosystèmes forestiers tropicaux peuvent intervenir dans trois sortes de situations : quand le type de terrain est par nature impropre à la culture; quand les agriculteurs ne se rendent pas compte de la sensibilité de l'écosystème à la dégradation, ou ne se préoccupent pas de tels dommages et ne prennent pas soin d'ajuster leurs pratiques agricoles en fonction de cette vulnérabilité; quand les agriculteurs sont conscients des dommages qu'ils peuvent causer, mais qu'ils sont contraints à une exploitation destructrice pour survivre.

Les dommages dus à l'utilisation de sols impropres à la culture sont fréquents dans les zones à fortes pentes, car l'exposition du sol par le défrichement s'accompagne d'une forte érosion et de la mise à nu d'un horizon beaucoup moins fertile. Dans de nombreux ultisols et oxysols, la matière organique et les éléments nutritifs sont fortement concentrés dans un mince horizon A, grâce aux apports de litière. Le départ du sol superficiel a pour conséquence la disparition des éléments nutritifs ainsi que des graines servant à la régénération de la forêt. L'érosion des pentes entraîne aussi le dépôt de sédiments dans d'autres zones, modifiant leur fertilité, et par ailleurs provoque des inondations, la capacité des sols à absorber les précipitations ayant été considérablement réduite; les vallées peuvent être alors envasées. Cela est important dans les bassins versants, où, quand ils sont boisés, la culture doit être interdite; des mesures législatives doivent être prises et appliquées à cet effet, car ne rien faire aura pour conséquence de rendre les sols inutilisables.

Quand un groupe humain est en équilibre avec son milieu, l'agriculture itinérante n'est pas destructrice. L'inadaptation se produit principalement lorsque les personnes sont déplacées d'un milieu où elles étaient établies et qu'elles doivent faire face à une situation nouvelle et inconnue. Plusieurs exemples d'agriculture itinérante décrits par Watters (1971) en Amérique latine appartiennent à cette catégorie. Quand les citadins quittent la ville parce qu'ils n'y trouvent pas leur gagne-pain, ils reviennent à la terre et le défrichement de la forêt est la seule possibilité leur permettant de subsister, généralement sur les sols les plus pauvres qui sont les seuls disponibles. Une chute rapide de la productivité s'ensuit presque toujours (fig. 1), car les éléments nutritifs incorporés au sol lors du brûlis sont lessivés et la concurrence des espèces indésirables devient plus intense. Alors que le paysan traditionnel a appris à abandonner la terre assez tôt, permettant ainsi à la forêt de se régénérer lors des dernières plantations de manioc et de banane plantain, le paysan qui est au contraire installé sur une terre qu'il ne connaît pas s'efforcera d'en tirer le maximum. En conséquence, la fertilité sera encore réduite, la régénération de la forêt retardée et le risque d'érosion accru. Le terrain n'est abandonné que lorsque la dégradation devient évidente.

Les raisons du déclin de la fertilité ont été maintes fois débattues. Il n'est pas dû à l'exportation des éléments nutritifs par les récoltes, qui représentent une faible proportion des quantités apportées au sol par la forêt (Nye et Greenland, 1960). Il peut être dû au lessivage des éléments nutritifs hors de portée des racines; cela paraît tout à fait vraisemblable dans les zones de forte pluviosité. La baisse de la fertilité est une des raisons de l'abandon des terres; la concurrence du recrû, et plus particulièrement des adventices, est une raison tout aussi importante. Les données rassemblées par Kang à l'Institut international d'agriculture tropicale d'Ibadan, au Nigéria (fig. 2), le montrent : sur des sols ferrallitiques lessivés, dans une zone de forêt plus sèche à la limite de la savane, la diminution du rendement après défrichement résulte nettement de l'effet combiné des pertes en éléments nutritifs et de la concurrence des espèces indésirables.

Une mauvaise utilisation des terres se trouve généralement associée à l'augmentation de la densité humaine. Dans les systèmes traditionnels, on constate un ajustement de l'intensité de l'utilisation des terres aux propriétés fondamentales du sol, des jachères de plus grande durée étant nécessaires dans le cas de sols plus pauvres (Allan, 1965). Tant qu'il y a des terres disponibles, les durées convenables des périodes de cultures et de jachères peuvent être respectées. Dans les plans II et III de l'agriculture itinérante, cela implique une utilisation des terres de plus en plus distantes de l'habitat fixe quand la population augmente, et éventuellement une transplantation de quelques demeures, pour éviter des déplacements excessifs. Par ailleurs, la terre peut ne pas être disponible, même à de grandes distances. La réaction générale est alors de raccourcir la durée de la jachère, de réduire le facteur d'utilisation des terres et d'entamer un cycle accéléré. De telles situations sont de plus en plus fréquentes dans les régions d'agriculture itinérante, à l'exception des bassins de l'Amazone et du Congo où les densités humaines sont encore très faibles.

L'accroissement démographique a pour conséquence l'allongement des périodes de culture et la réduction de celles de jachère, menaçant alors l'alternance bien équilibrée entre périodes de culture et de jachère. Par ailleurs la capacité de régénération de la forêt est réduite au point que la végétation de savane devient envahissante et que la succession se trouve déviée des espèces forestières à celles de savane. Un autre facteur pouvant aggraver la situation est l'introduction de cultures d'arbres relativement permanentes qui restreint la mobilité et entraîne la surexploitation de la jachère naturelle.

Effets

La culture en zone forestière a des effets sur la végétation et les sols. Les données sur la viabilité des graines d'essences

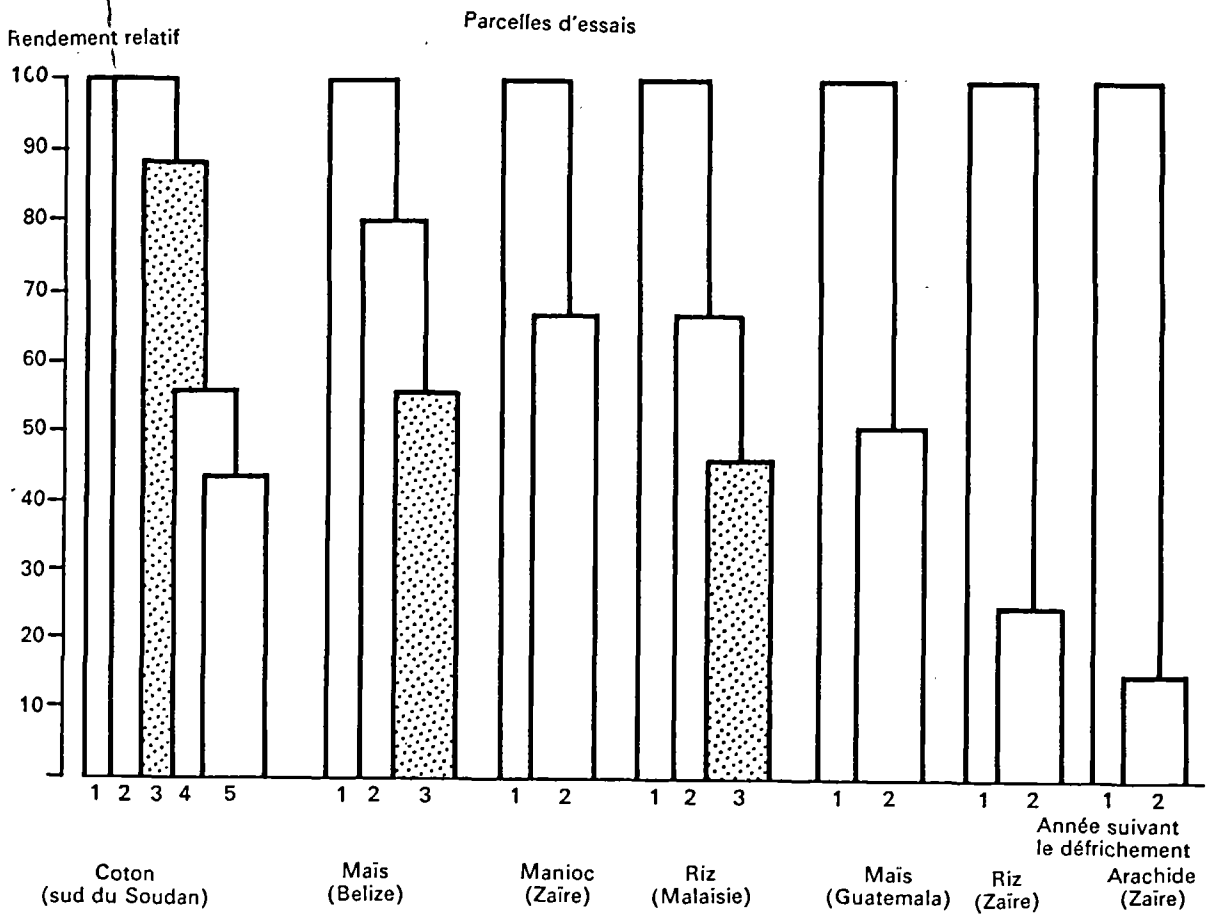


FIG. 1. Évolution des rendements après défrichement de la jachère naturelle (d'après Ruthenberg, 1971, utilisant les données de Nye et Greenland, 1960).

forestières après défrichement et culture sont insuffisantes, bien que Gómez-Pompa *et al.* (1972) aient étudié les sols de quelques pluviisylves d'Amérique du Sud et discuté les causes de la déviation des successions, et que Brinkmann et Vieira (1971) aient examiné les effets de l'écobuage après défrichement sur la viabilité des graines. Keay (1960) a constaté que la régénération dans les forêts du Nigéria se faisait surtout à partir des graines existant dans la forêt avant le défrichement.

La pénétration de la savane dans la forêt a été mieux étudiée. A cet égard, la pratique courante de l'écobuage des herbes sèches à la fin de la saison sèche a été beaucoup observée, car elle aboutit à la suppression des espèces forestières et à une dominance des espèces savanicoles pyrophiles. Une bibliographie très complète a été préparée par Bartlett (1955, 1957, 1961) sur ce thème. Les effets de la culture et du feu sur la succession forestière ont été passés en revue par Budowski (1956, 1961), Bazilevič et Rodin (1966) et par Daubenmire (1972). Les effets généraux de l'agriculture itinérante ont été aussi discutés par Donis et Denevan (1975) dans deux rapports soumis à la FAO. Selon Donis, « cette pratique culturale favorise les essences de lumière parmi lesquelles plusieurs essences économiques, simplifie la structure des peuplements, altère de nombreuses forêts transformées en brousses secondaires dégradées sans potentiel de production, avec savanisation d'immenses territoires où une érosion intense est la conséquence des feux annuels ». Denevan, après avoir passé en revue les changements physiques et chimiques des sols soumis à des systèmes de jachère longue ou courte, a examiné leurs conséquences sur l'environnement : « Les effets sur la faune sauvage sont évidents; si la végétation change, on peut s'attendre à un changement quantitatif et qualitatif de la faune sauvage. Là où les systèmes avec longue jachère prédominent, une restauration complète des stations perturbées peut être très rapide. Cependant, même si les populations humaines sont très dispersées, elles peuvent modifier la faune sauvage par la chasse plus que ne peuvent le faire quelques changements temporaires de la végétation. D'autre part, quand des forêts de protection subsistent autour des essarts, certaines espèces sont favorisées par la présence de certaines cultures ou par les premiers stades de la succession de la jachère forestière. De nombreux essarteurs acceptent certaines pertes de leurs

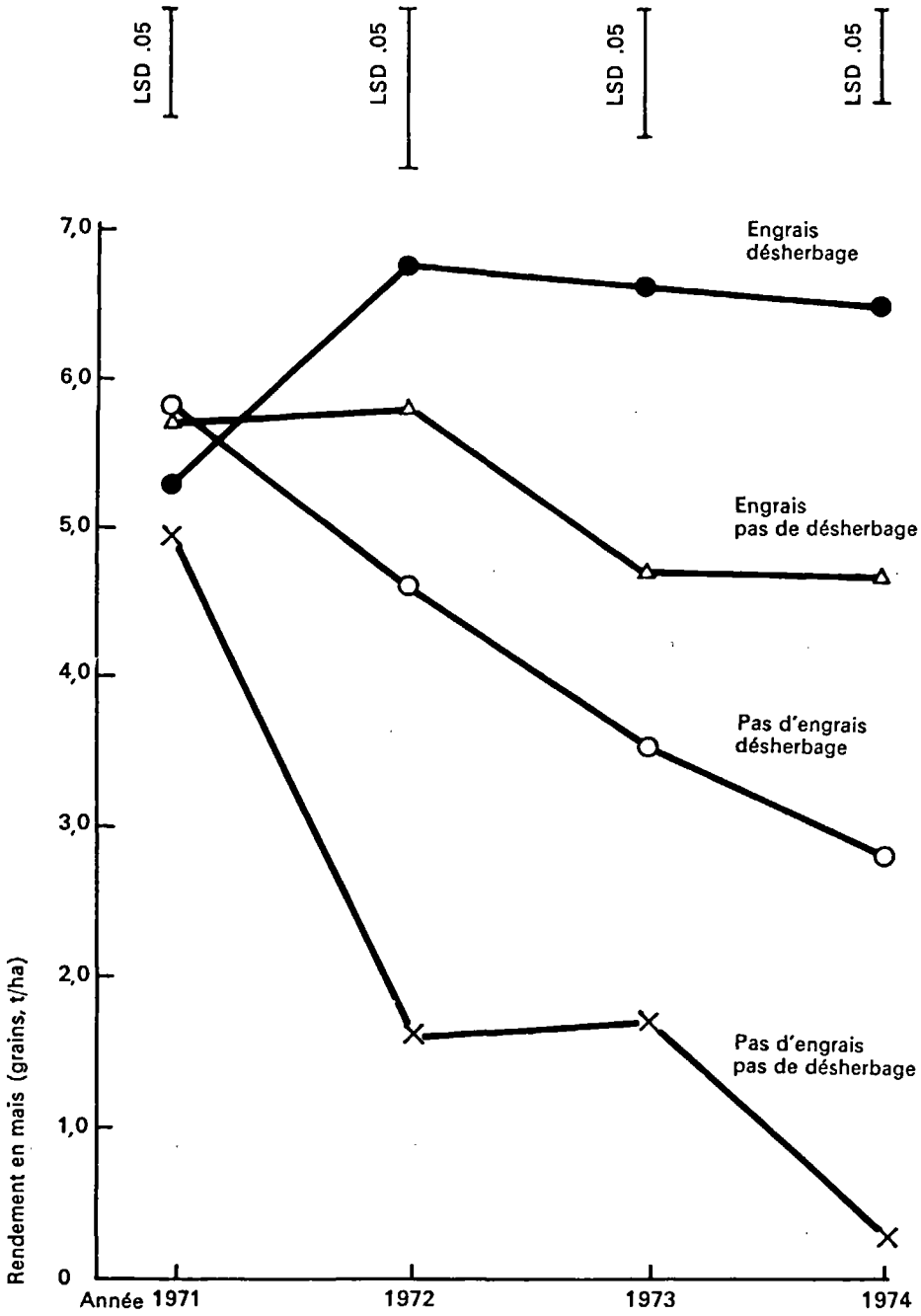


FIG. 2. Effet des pratiques culturales sur les rendements en maïs dans le cas des essais sur sol Egbeda à l'IIAT (Kang, 1975, non publié).

récoltes dues aux cerfs, singes, oiseaux, rongeurs, et à d'autres animaux nuisibles parce que la chasse est alors possible et facilitée. Avec les systèmes de culture à courte jachère, le remplacement des cultures par des pâturages permanents ou par une savane buissonneuse, les effets sur la faune sauvage sont dévastateurs. Les espèces préférant les milieux ouverts peuvent être systématiquement éliminées pour diminuer leur concurrence vis-à-vis du bétail pour le fourrage. Quand le défrichement à des fins forestières est massif, des conditions hydrologiques sont modifiées de façon notable : sans un couvert forestier, l'érosion est plus rapide, entraînant des crues plus brèves mais plus fortes et plus dévastatrices; les sols s'assèchent plus rapidement, affectant végétation et cultures, et l'abaissement des

TABLEAU 4. Teneurs et répartition des éléments nutritifs dans le sol et dans la biomasse et importance relative de la litière dans trois forêts tropicales

Localité	Types de forêt et de sol	Compartiment de l'écosystème	Biomasse (t/ha)	Quantités totales emmagasinées en kg/ha et en pourcentage					Pourcentage du total	Auteurs
				N	P	K	Ca	Mg		
Kade, Ghana	Forêt secondaire arrivée à maturité de 40 ans	Biomasse vivante (y compris les racines)	361	2 009 (30,3)	136 (91,3)	896 (57,6)	2 625 (50,0)	384 (50,5)	42,2	Nye et Greenland (1960)
		Litière		35 (0,5)	1 (0,7)	10 (0,7)	45 (0,9)	6 (0,8)	0,68	
	Limon brun à mi-pente sur phyllite (ultisol?)	Sol (0-30 cm)		4 592 (69,2)	12 (8,1)	650 (41,8)	2 576 (49,1)	370 (48,7)	57,2	
	Sol lessivé	TOTAUX		6 636	149	1 556	5 246	760		
Marafunga, Nouvelle-Guinée	Forêt de basse montagne, 2 500 m	Biomasse vivante (y compris les racines)	592	1 415 (7,2)	74 (78,7)	1 227 (60,7)	2 060 (33,1)	452 (33,6)	17,8	Edwards (1973)
		Litière		106 (0,54)	6 (6,4)	17 (0,9)	115 (1,9)	18 (1,3)	0,89	
	Argile brune humide développée sur cendres volcaniques (entisol)	Sol (0-30 cm)		18 200 (92,3)	14 (14,9)	777 (38,5)	4 048 (65,0)	874 (65,0)	81,3	
	Sol peu évolué	TOTAUX		19 626	94	2 021	6 223	1 344		
Manaus, Brésil	Forêt ombrophile sur alluvions	Biomasse vivante	450 (Estimation)	5 355 (61,9)	149 (91,4)	1 320 (90,5)	1 290 (88,8)	810 (93,8)	70,9	Klinge *et al.* (1973, 1975)
		Litière		280 (3,2)	3 (1,8)	9 (0,6)	51 (3,5)	24 (2,8)	2,9	
	Podzol sableux (tropaquod?)	Sol (0-30 cm)		3 012 (34,8)	11 (6,8)	130 (8,9)	112 (7,7)	30 (3,5)	26,2	
		TOTAUX		8 647	163	1 458	1 450	864		

La répartition et les quantités totales des éléments nutritifs dans un écosystème forestier déterminé sont des facteurs importants quand on examine les effets d'une modification du système à des fins agricoles et les possibilités de succès ou d'échec de l'opération. D'autre part, la reconstitution de la forêt après défrichement dépend de ces facteurs. Dans le tableau 4 sont présentées trois situations différentes :

La jachère de quarante ans du Ghana représente un cas intermédiaire où la réserve totale de cations est répartie presque exactement pour moitié dans le sol et pour moitié dans la biomasse (y compris les racines) ; la litière ne contribue que pour moins de 1 % de tous les éléments nutritifs. Les deux tiers de l'azote et plus de 90 % du phosphore sont stockés dans la biomasse.

La forêt de Nouvelle-Guinée montre un cas extrême d'accumulation d'azote et de cations dans le sol, à l'exception du potassium et du phosphore *qui sont accumulés surtout* dans la biomasse. La litière est relativement riche en phosphore. Pour les sols sableux blancs plus pauvres qui sont couverts de forêts dans les régions les plus humides, les teneurs en éléments nutritifs dans les différents compartiments de la biomasse et dans le sol ont été données (Bazilevič et Rodin, 1966 ; Stark, 1971 ; Klinge, 1973).

Dans le cas de l'Amazonie (Manaus) on a calculé les quantités accumulées dans le sol, la biomasse et la litière, sur la base d'une valeur de 450/ha pour la biomasse ; les quantités d'azote et de phosphore dans cette biomasse et leurs rapports à celles existant dans le sol sont comparables à celles trouvées au Ghana ; mais une quantité quatre fois plus grande de phosphore et d'azote est présente dans la litière très acide (Klinge *et al.*, 1973, 1975). Les quantités de K, Ca et Mg sont très inférieures dans la forêt brésilienne à celles de Nouvelle-Guinée ou du Ghana, le Ca étant le plus faiblement représenté, eu égard au lessivage plus fort et à l'acidité plus grande des sols de ces régions (oxysols).

nappes phréatiques entraîne un abaissement des étiages durant la saison sèche. Le défrichement sur les pentes est particulièrement dangereux, car l'érosion est très accélérée et les pertes et dégâts peuvent être catastrophiques lors des fortes pluies. Les torrents de boue provenant des pentes dénudées par les agriculteurs itinérants furent responsables des pertes humaines enregistrées lors de l'ouragan au Honduras en 1974. Les effets du déboisement sur le climat sont mal connus. Les microclimats sont de toute évidence modifiés, avec pour conséquence un réchauffement plus grand en surface. Quelquefois les fumées des feux des essarteurs couvrent de vastes surfaces, et les particules en suspension dans l'air peuvent réduire le rayonnement solaire incident. Des défrichements massifs peuvent réduire l'évapotranspiration localement ou même régionalement; or si l'océan est la principale source d'eau pour les précipitations, l'évapotranspiration y contribue également. Une étude préliminaire faite sur le bilan d'eau de l'Amazonie montre que si la pluviisylve était complètement détruite, la pluviosité à l'intérieur de cette région serait réduite d'environ 25 % (Wise, non daté). »

Les effets de l'agriculture itinérante sur les propriétés édaphiques ont été passés en revue par Nye et Greenland (1960), par Vine (1968), Sanchez (1972), Fassbender (1974) et Greenland (1974). Le calcul de la variation des teneurs en éléments nutritifs dans les sols soumis à l'agriculture itinérante, à la suite des travaux de Nye et Greenland (1960), ont fait l'objet de comptes rendus par Cunningham (1963), Nye et Greenland (1960), Sanchez (1972) et Brinkmann et Nascimento (1973). Ces effets généraux sont à présent bien établis. La végétation forestière sur pied contient de grandes quantités d'éléments nutritifs (tableau 4; voir aussi chapitres 10 et 13). Quand la forêt est abattue et brûlée, une grande partie du carbone, de l'azote et du soufre est volatilisée sous forme d'oxydes, alors que les éléments nutritifs résiduels s'ajoutent au sol sous forme de carbonates essentiellement, les quantités de silicates et de phosphates étant plus faibles. Les carbonates entraînent une augmentation du *p*H, de l'ordre de 2 unités (tableau 5). Bien que le soufre et l'azote de l'écosystème soient en grande partie perdus lors de l'écobuage, les réserves de ces éléments dans le sol sont peu ou pas affectées (Nye et Greenland, 1960; Sanchez, 1972; Brinkmann et Nascimento, 1973). La libération importante des éléments nutritifs immédiatement après le brûlis peut conduire à une perte rapide de ces éléments par lessivage, en particulier dans les régions à forte pluviosité (Brinkmann et Nascimento, 1973); mais dans la forêt semi-caducifoliée le lessivage est généralement moins prononcé et les carences nutritionnelles peuvent apparaître seulement après plusieurs années de culture (Greenland, 1974).

L'étude du cycle des éléments nutritifs entre la forêt et le sol a reçu une attention particulière au cours des dernières années (voir chapitre 13).

Les modifications des propriétés physiques des sols après le défrichement (Van der Weert, 1974; Wilkinson et Aina, 1975) consistent dans la réduction importante des macropores, surtout si le déboisement a été effectué avec de l'équipement lourd, ce qui a pour conséquence une diminution de la vitesse d'infiltration de l'eau et de la per-

TABLEAU 5. Modifications des propriétés édaphiques après défrichement d'une forêt semi-caducifoliée, à Kade (Ghana)

a) Selon les pratiques culturales locales

		Avant défrichement	Après défrichement et écobuage	Après 1 an de culture	Après 2 ans de culture
0-5 cm	*p*H	5,2	8,1	7,5	7,0
Cations	K	0,5	2,5	0,6	0,3
échangeables	Ca	7,2	21,2	20,5	14,5
méq/100 g	Mg	2,6	3,9	2,4	2,0
C organique (%)		2,86	2,34	2,67	2,19
N organique (%)		0,26	0,25	0,24	0,19
5-15 cm	*p*H	4,9	6,2	5,4	6,0
Cations	K	0,3	0,9	0,4	0,2
échangeables	Ca	2,0	5,0	3,2	5,2
méq/100 g	Mg	1,2	1,6	1,2	1,1
C organique (%)		1,06	1,18	1,01	1,06
N organique (%)		0,11	0,13	0,10	0,11
15-30 cm	*p*H	4,9	6,2	5,0	5,2
Cations	K	0,4	0,5	0,3	0,2
échangeables	Ca	1,7	3,8	2,5	3,2
méq/100 g	Mg	1,2	1,4	1,1	1,1
C organique (%)		0,84	0,85	0,63	0,71
N organique (%)		0,092	0,092	0,072	0,070

b) Avec labour et assolement maïs-manioc-maïs

0-5 cm	*p*H	5,2	8,0	6,8	6,6
Cations	K	0,4	1,5	0,4	0,2
échangeables	Ca	4,0	12,7	7,2	6,8
méq/100 g	Mg	1,9	2,9	1,7	1,3
C organique (%)		2,26	2,06	1,64	1,60
N organique (%)		0,24	0,19	0,15	0,15
5-15 cm	*p*H	(4,7)*	7,4	5,5	5,5
Cations	K	(0,2)	0,8	0,4	0,2
échangeables	Ca	(1,2)	5,0	3,0	3,0
méq/100 g	Mg	(0,9)	1,5	1,2	1,0
C organique (%)		(0,78)	1,17	1,07	0,97
N organique (%)		(0,18)	0,13	0,10	0,094
15-30 cm	*p*H	(4,7)*	5,5	4,8	4,9
Cations	K	(0,2)	0,5	0,2	0,2
échangeables	Ca	(1,2)	2,5	1,2	1,5
méq/100 g	Mg	(0,9)	1,1	0,7	0,8
C organique (%)		(0,78)	0,98	0,61	0,59
N organique (%)		(0,08)	0,093	0,061	0,059

* Échantillons de 5-30 cm analysés ensemble.

Données de Nye et Greenland (1960). Voir aussi Cunningham (1963). Les données concernent un sol ferrallitique à la station de recherche de l'Université du Ghana, à Kade (pluviosité 1 500 mm/an). La culture a été effectuée : *a*) selon les pratiques locales, sans travail du sol, les graines étant enfouies au bâton plantoir ; le maïs a été semé en alternance avec le manioc, le taro et le bananier plantain ; *b*) avec labour du sol, et assolement maïs-manioc-maïs.

méabilité. Ces modifications sont moindres si le défrichement se fait à la main. Des vitesses d'infiltration réduites augmentent le ruissellement; sur un sol découvert, l'arrachement des particules de terres par les gouttes de pluie et le transport des matériaux détachés par le ruissellement provoquent une érosion importante (Barnett *et al.*, 1972; Lal, 1974). Mais si le sol est protégé par un mulch ou un couvert végétal, les particules de sol ne sont pas arrachées et l'érosion se trouve réduite (Lal, 1974).

L'emploi de mulch ou le paillage est une pratique courante chez de nombreux essarteurs (Allan, 1965) et le système de cultures mixtes qui est quasi universel, contribue au maintien de la couverture du sol. Mais ces opérations de défrichement et de plantation doivent entraîner une certaine exposition du sol et une forte pluviosité augmentera l'érosion. Si l'on cultive des pentes trop fortes, ou si les pratiques culturales sont inadaptées, l'intensité de l'érosion peut être très élevée.

Quelques études assez détaillées ont été récemment effectuées sur la faune et la flore du sol. Fittkau et Klinge (1973) ont passé en revue la bibliographie et fourni des données pour la pluviisylve amazonienne, et le groupe de travail de l'IIAT, avec l'aide du Centre for Overseas Pest Research (COPR), a aussi produit de nombreuses données sur les populations du sol et sur les changements intervenant après le défrichement et l'écobuage (IIAT, Rapport annuel, 1974). Ce groupe a aussi rassemblé des informations sur les effets de l'application des insecticides. En général, les effets du défrichement et de l'écobuage sont bien plus graves que ceux des insecticides. Les relations entre les populations du sol et la productivité édaphique restent cependant mal connues, et il est difficile de savoir si les changements observés sont d'importance pour la production forestière ou pour la production agricole.

Production alimentaire et énergie

La productivité de l'agriculture itinérante est très variable. Les essarteurs tirent de la chasse, de la pêche et de la cueillette de produits végétaux spontanés dans la jachère naturelle une part importante de leur régime alimentaire. Dans la plupart des cas, la plus grande partie des calories consommées provient d'une culture essentielle : maïs, taro, patate douce et manioc. Le manioc est la plante la plus productive pour ce qui est des glucides et présente en outre l'avantage de pouvoir être stockée dans le sol pendant près de deux ans avant d'être récoltée. A la suite de l'introduction du manioc en Afrique et de sa large diffusion parmi les essarteurs, certains auteurs l'ont considéré comme une cause non seulement de malnutrition en raison de sa basse teneur en protéines, mais aussi de nombreux troubles nerveux dus à des substances cyanogènes présentes dans les variétés amères (Lowenstein, 1973). Le manioc peut produire trois fois plus de calories que le maïs, en raison d'une période de croissance de 12 mois (contre 4 à 6 pour les céréales), d'une plus grande tolérance pour les sols pauvres, de sa capacité de reproduction végétative et de la quasi-absence de pertes postmessiales (Miracle, 1973).

Les transferts d'énergie dans l'agriculture itinérante et dans l'agriculture moderne permettent de souligner quelques différences fondamentales des deux systèmes. L'agriculture itinérante, à la différence de l'agriculture moderne, n'utilise guère l'énergie provenant de combustibles fossiles. Dans l'essartage qui repose sur le travail manuel, la tendance est davantage vers une économie de l'effort que vers une rentabilité économique. Conklin (1957), Nye et Greenland (1960), pour l'Afrique Spencer (1966) et Watters (1971) ont montré que c'était bien le cas quel que soit le mode d'exercice de l'essartage, mais que ce dernier s'adaptait mal à une économie de marché imposée par les grandes concentrations humaines.

Quand l'agriculture itinérante doit s'intensifier, elle peut perdre son caractère de stabilité. Des recherches sont encore nécessaires sur les bilans énergétiques de cette forme d'agriculture ainsi que sur les systèmes de culture continue. Même s'il était techniquement possible de produire les aliments nécessaires aux 4 milliards d'hommes de la planète, avec une efficacité comparable à celle de l'agriculture la plus mécanisée, les réserves connues de pétrole seraient épuisées en vingt-neuf ans seulement — en supposant que le pétrole soit la seule source d'énergie et qu'il soit utilisé seulement pour la production alimentaire (Pimentel *et al.*, 1973). Le type d'agriculture et de régime alimentaire de l'homme doit être évidemment évalué de façon plus réaliste si l'on veut parvenir à un système stable de production. Les nombreux programmes internationaux d'augmentation de la production alimentaire tendent à obtenir de hauts rendements par unité de surface, sans tenir compte des intrants énergétiques nécessaires pour atteindre une telle production. Dans la publication *A new look at energy resources* (McCloud, 1974), une étude critique de la situation présente est faite et trois solutions sont proposées : un prix plus avantageux du combustible pour l'agriculture; une meilleure utilisation de l'énergie dans les exploitations agricoles, grâce à un recyclage des déchets mais aussi à la production de plantes combustibles; et l'amélioration de la transformation biologique de l'énergie solaire en produits agricoles. Pimentel *et al.* (1973) ont examiné diverses possibilités comme les assolements et les engrais verts pour réduire les besoins élevés d'énergie à partir des combustibles fossiles entrant dans la composition des engrais et des biocides. La dépense d'énergie pourrait être réduite si l'on ne s'orientait pas vers une agriculture très mécanisée convenant à des contextes physiques et économiques différents. Les conséquences de ce changement d'orientation dans le développement d'une agronomie moderne devraient être prises en considération quand on planifie la mise en valeur agricole dans les régions tropicales.

Conclusions

On peut conclure avec Denevan (1975) que « toutes les formes d'agriculture itinérante ont une influence destructrice et modificatrice sur les forêts tropicales. Mais la nature de

cette influence varie considérablement : dispersée et temporaire, d'un côté, massive et permanente, de l'autre. Les systèmes d'agriculture itinérante peuvent être classés comme à longue jachère, à courte jachère, à jachère instable et à caractère migratoire.

» Il est généralement admis (Conklin, 1957) que les systèmes à longue jachère ou à jachère forestière sont convenables sur le plan écologique ; ils ne laissent que quelques cicatrices réduites qui ne diffèrent pas beaucoup des perturbations naturelles (inondations, glissements de terrain, chutes d'arbres) et qui sont rapidement effacées (voir chapitre 8). La période de culture est courte (1-2 ans), la période de jachère forestière relativement longue (plus de 20 ans environ), et les champs sont généralement très dispersés. Les petits essarts en forêt sont protégés des vents, de l'érosion et conservent bien l'humidité du sol. La régénération après l'abandon des essarts est rapide, car les réserves de graines sont abondantes et immédiates et la diversité biotique se trouve ainsi assurée (Gómez-Pompa *et al.*, 1972). Ces systèmes sont caractéristiques dans une certaine mesure des zones très humides d'Afrique centrale. Ils renouvellent la fertilité des sols mais peuvent ne pas être suffisants pour permettre une remontée biologique complète, c'est-à-dire la formation de forêts climaciques, qui peut prendre un siècle ou plus. Les premiers stades de la succession forestière peuvent contenir un pourcentage relativement élevé d'espèces de valeur économique et à croissance rapide telles que le pin, le teck, le fromager, l'acajou et le *Cedrela*, ainsi que des arbres fruitiers ou d'autres plantes spontanées ou domestiquées, présents dans les essarts abandonnés. Comme à un moment donné une faible proportion seulement de la surface totale est utilisée, les systèmes à longue jachère ne peuvent faire vivre que des populations dispersées ou groupées en petites communautés.

» Là où les jachères durent entre quatre et vingt ans, la restauration d'une formation buissonneuse ou d'une forêt basse peut être suffisante pour renouveler la fertilité et l'humidité, améliorer la structure du sol et réduire la propagation des adventices et des ravageurs pour permettre une reprise de la culture. L'écosystème forestier tropical ne pourra se restaurer que partiellement dans le cadre d'une telle jachère, pour ce qui est des dimensions des arbres, de la diversité spécifique et de la faune sauvage. La régénération de la forêt peut être facilitée en intercalant les essarts avec des réserves forestières qui jouent le rôle de réserves de graines et d'humidité, et de brise-vent, comme dans le cas du système des couloirs dans le bassin du Congo (Kellog, 1963). La vitesse et la composition de la reconstitution de la forêt peuvent être influencées par la plantation d'arbres durant la culture, y compris celle d'arbres choisis pour leur valeur commerciale (bois d'œuvre, espèces utiles), comme dans le système taungya (Watters, 1971), par l'introduction d'espèces fixatrices d'azote ou d'essences à croissance rapide telles que le *Casuarina*. L'agriculture itinérante pourrait alors entrer dans une rotation avec une arboriculture ou une forêt aménagée qui est à la fois productrice et protectrice, plutôt qu'avec une jachère naturelle. Des systèmes à jachère courte sont courants en Afrique parmi les paysans respectant les traditions, connaissant bien les besoins et les limites de leurs milieux et ajustant leurs techniques en conséquence (Watters, 1971). Une densité humaine de l'ordre de 50 hab/km^2 est tolérable, mais, quand la population augmente, on constate soit une dégradation du milieu, soit le passage à une agriculture plus intensive, soit les deux phénomènes (voir chapitre 19).

» Quand la jachère est inférieure à quatre ans environ, elle est dominée par des herbes et des arbustes et la régénération de la végétation ligneuse et des sols devient insuffisante. Deux types de mise en valeur des terres peuvent être distingués, les facteurs déterminants étant complexes et pas toujours bien compris, mais la densité humaine semble être un élément crucial. Premièrement, la fertilité naturelle peut être reconstituée par le mulching, l'apport de composts, de fumiers, de cendres et quelquefois d'engrais chimiques, la structure du sol peut être améliorée et les adventices éliminées par le sarclage, le billonnage et le terrassement (Denevan, 1975). La dégradation du milieu peut être sérieuse, entraînant en définitive l'abandon de la terre, mais elle peut être combattue par des techniques agricoles comme la construction de terrasses ou de banquettes. La culture devient permanente ou quasi permanente. Les densités humaines sont élevées, comme le sont aussi les investissements en travail et les coûts de production; en conséquence, les niveaux de vie sont bas. Il n'y a plus de forêts, mais une intensification de l'agriculture avec concentration de la population dans une zone permettrait de sauver d'autres forêts de la destruction par une extension de l'agriculture itinérante. Certaines savanes dérivées de l'Ancien Monde sont maintenant cultivées intensivement avec jachère arbustive ou herbeuse. D'autre part, les cycles avec jachère courte s'accompagnent d'une détérioration des sols, d'un accroissement des espèces indésirables et des ravageurs ainsi que d'un déclin des rendements. Le sol pourra alors se dégrader au point que la forêt se réinstallera lentement ou sera remplacée par une savane arbustive qui se maintiendra avec un minimum d'interventions humaines (Budowski, 1956).

» L'agriculture migratoire ou pionnière sans jachère forestière peut consister en quelques cycles à jachère courte, suivis d'abandon du sol, ou d'une ou deux années de culture seulement. Les immigrants nouveaux venus n'ont pas appris à pratiquer des techniques capables de conserver la fertilité ; ils ont tendance à cultiver trop longtemps et à réduire les jachères. Quand la production baisse, au lieu d'entreprendre les travaux nécessaires au maintien de la fertilité et à la lutte contre les adventices, qui exigent des investissements importants sous forme de travail ou de capital, la terre est abandonnée et l'on recherche une autre parcelle forestière. Le champ ainsi abandonné peut retourner à la jachère forestière ou même être utilisé pour des cultures ; mais le plus souvent il devient un terrain de parcours pour le bétail. La couverture végétale est faite d'herbes et d'arbustes, avec ou sans rotation avec les cultures ou la forêt. La reconstitution de la forêt est empêchée volontairement par l'écobuage et la coupe, ou involontairement par les feux, l'invasion d'adventices et de fougères, ainsi que par la dégradation de la structure du sol et de sa

fertilité. Cette savanisation s'étend sur de grandes surfaces et les réserves de graines pour la régénération de la forêt disparaissent.

» C'est la transformation de la forêt en une prairie permanente ou en savane arbustive qui représente la plus grande menace à la survie des forêts tropicales humides. Ce processus domine l'histoire récente de l'utilisation des terres dans une grande partie de l'Afrique. Le défrichement des forêts exprime la pression démographique qui est parfois lointaine par rapport aux zones déboisées. L'échec à établir une culture stable avec courte jachère ou une agriculture permanente traduit ce défaut de pression de la population locale. Cependant, en dépit de la disponibilité en terres, on constate rarement de longues jachères forestières. Les essarts abandonnés sont livrés à bas prix aux éleveurs qui maintiennent la végétation à l'état de pelouse : l'agriculture itinérante est alors remplacée par une utilisation des terres encore plus extensive, l'élevage du bétail. Sur des sols pauvres, le pâturage est médiocre, la qualité et la quantité du bétail sont faibles. La viande et le lait sont trop chers, mais il existe un marché et la demande de terres de parcours, même de qualité médiocre, reste forte. Ainsi donc, alors que l'agriculture itinérante est l'instrument de la destruction de la forêt, c'est l'élevage de type ranching qui empêche sa régénération rapide ».

Plusieurs voies s'offrent alors pour conduire l'agriculture itinérante selon les objectifs, et de nombreuses recherches biologiques ou socio-économiques restent à faire. Le système taungya a bien réussi dans de nombreuses parties du monde (King, 1968); dans un tel système, les cultivateurs font pousser des plantes vivrières pendant un an ou deux, puis une espèce ligneuse commercialement utile; après les récoltes, les débris sont brûlés sur place et le cycle recommence. On peut concevoir le système taungya soit comme de la foresterie paysanne, soit comme un élément d'une mise en valeur pour la production de bois industriel. Dans le premier cas, la description en a été faite par Lowe (1975) au Nigéria, où les services forestiers ont généralement laissé la production alimentaire aux cultivateurs ayant défriché la forêt; une certaine aide pouvait leur être toutefois consentie pour l'abattage des plus gros arbres; ces derniers pourraient rester en place ou subir des tentatives de destruction par le feu. Le personnel forestier inventoriait les terres qu'il distribuait aux fermiers. Dans une certaine mesure, les activités des cultivateurs étaient réglées en coordonnant le débroussaillage, l'abattage, l'empilage et le brûlis des déchets, ainsi que l'enlèvement des grumes utilisables. Les fermiers en retard étaient rappelés à l'ordre, les opérations d'abattage ou d'écobuage étant retardées jusqu'à ce que tous les fermiers aient terminé les travaux préliminaires. Les cultures étaient dans une certaine mesure réglementées de façon à protéger la récolte forestière; la culture du bananier plantain était, par exemple, interdite ou limitée à la bordure des exploitations; il était également courant d'interdire la culture de manioc au début de la première saison de culture et de fixer l'espacement de la plantation. Les variétés non ramifiées de manioc, qui gênent moins les plantations arborées, pouvaient être encouragées. Les services forestiers avaient habitué les fermiers à planter les arbres avec un large espacement (tableau 6) et leur permettaient d'élaguer les branches latérales des jeunes arbres; dans l'État du Bénin, une prime était versée, puis cette pratique fut interrompue. Les fermiers ont également aidé à la plantation sans recevoir de paiement, mais cela a pu être une erreur, car il peut en résulter des plantations de qualité médiocre avec un pourcentage de reprise insuffisant.

Les paysans sont enclins à défricher et à cultiver dans les réserves forestières pour deux raisons : tout d'abord à cause de la fertilité des terres nouvellement défrichées; ensuite parce qu'une grande partie de leurs propres terres peut être occupée par des cultures pérennes et qu'en conséquence il y a, dans certaines régions, un manque de terre pour la production vivrière. La faim de terre n'est pas en soi essentielle pour la réussite des opérations de taungya et, là où elle existe (comme dans l'État du Centre-Est), les

TABLEAU 6. Espacements des arbres en système taungya au Nigéria

Essence forestière	Matériel de plantation	Espacement (m)	Nombre d'arbres/ha	État
Gmelina arborea	Stumps[a]	3 × 3	1 076	Ouest
		2,5 × 2,5	1 682	Sud-Est
Nauclea diderrichii	Stumps	3,5 × 3,5	742	Moyen-Ouest
Méliacées (acajous) mélanges 5/1				
Tectona grandis	Stumps et/ou « polipots » 7,5 × 12 cm	2,5 × 2,5	1 682	Ouest
Terminalia ivorensis	Stumps	5 × 5	420	Ouest
		5,5 × 5,5	332	Moyen-Ouest

a. Stump : matériel végétal destiné à être planté, produit en pépinière en élaguant les racines et les rameaux des jeunes plants de façon à ne laisser subsister que la partie inférieure de la tige et les plus grosses racines (planter des stumps).

Des « polipots » de 7,5 × 12 cm conviennent aussi au *Nauclea* et au *Terminalia*, donnant une reprise et une croissance supérieures à celles enregistrées à partir de stumps.

seules terres disponibles pour la mise en réserve forestière sont impropres à toute culture ou sujettes à l'érosion. Les méthodes de culture employées dans le système taungya sont traditionnelles; il s'agit de réaliser un mélange des plantes cultivées pour utiliser la terre au maximum. Les paysans sont probablement mieux nantis que la moyenne et sont souvent enclins à s'orienter vers une agriculture de rente. Le besoin qu'ils ont de défricher la forêt primaire exprime leur force et leur dynamisme. Quand des surfaces supérieures à 0,5 ha sont allouées, la qualité de l'agriculture tend à se dégrader et le fermier doit chercher assistance. Un résumé des cycles culturaux dans trois localités est donné au tableau 7. Les cultures vivrières courantes sont le melon egusi (*Citrullus vulgaris*) en alternance avec des ignames (*Dioscorea* spp.) ou du maïs, qui peut être suivi par une seconde culture de maïs. Ces cultures peuvent être toutes interplantées. On trouve en plus des piments (*Capsicum* spp.), des tomates, du gombo (*Hibiscus esculentus*), des « épinards » (*Amaranthus*) et quelquefois des haricots ainsi que d'autres légumes. On termine généralement le cycle agricole avec le manioc; c'est toujours la récolte finale du cycle. Le cycle exact dépend des conditions et coutumes locales, et aussi de l'énergie de chaque cultivateur. Les ignames, qui rapportent le plus, nécessitent aussi les efforts les plus grands, et la surface qu'elles occupent est fonction du désir et des besoins monétaires de l'exploitant agricole. Le Service forestier s'adapte bien à ce schéma traditionnel de travaux et de revenus, organisant les cultures et obtenant la plantation de ses arbres, ce qui exige du cultivateur un faible supplément de travail.

Le système taungya ne peut être pratiqué que dans des zones limitées, généralement sur les terres forestières voisines des communautés existantes. L'ouverture de massifs forestiers à l'agriculture pourrait ne pas être une mesure sage en raison d'éventuels problèmes socio-économiques. Il est souhaitable d'établir des communautés rurales stables et chaque opération taungya doit être convenablement planifiée. Il est peu probable qu'on disposera indéfiniment d'un réservoir illimité de paysans désireux de participer aux opérations taungya. De toute façon les systèmes taungya ont une existence limitée, les exploitations devant être raisonnablement proches de l'habitat; les cultivateurs

TABLEAU 7. Cycle agricole en système taungya au Nigéria (Lowe, 1975)

État	Ouest	Moyen-Ouest	Sud-Est
Pluviosité annuelle (mm)	1 250-1 600	1 500-2 000	1 700-2 600
Formation géologique	Bouclier	Sable sédimentaire	Bouclier
Entité responsable	Exploitant agricole	Exploitant agricole	Service forestier
Année 0			
Octobre	—	—	Délimitation des exploitations
Novembre	Délimitation des exploitations	Délimitation des exploitations	Débroussaillage
Décembre	Débroussaillage		Abattage
Année 1			
Janvier			
Février	Abattage	Débroussaillage	Écobuage et empilage
Mars	Écobuage et empilage	Abattage, écobuage et empilage	Semailles du maïs (1 × 1 m)
Avril	Semailles du maïs, des melons, du gombo; confection des buttes pour les ignames	Semailles du maïs, des melons, du gombo, de *Amaranthus* et de piments	—
Mai, plantation des arbres	Plantation d'ignames quand le maïs a germé	Confection des buttes et plantation d'ignames	—
Juin, plantation des arbres	Récolte du maïs	—	Récolte du maïs
Juillet	Récolte du melon	Récolte du maïs et du melon	Plantation du manioc
Août	Plantation du manioc		
Septembre	Nouvelles semailles du maïs	—	Nouvelles semailles du maïs
Octobre	—	—	—
Novembre	Seconde récolte du maïs	Récolte des ignames	Seconde récolte du maïs
Décembre	Récolte des ignames		
Année 2			
Janvier	—	Plantation du manioc	—
Avril-août	Récolte du manioc	—	—
Juillet-décembre	—	—	Récolte du manioc
Année 3			
Janvier-mars	—	Récolte du manioc	—

ne sont pas disposés à se déplacer à plus de 5 km de marche, jusqu'à 10 km si l'accessibilité par la route était améliorée. Lorsque les terres accessibles seront toutes transformées en plantations, le domaine forestier aura été développé au point d'offrir des emplois suffisants grâce aux activités forestières et aux industries basées sur l'utilisation du bois. Cela peut se produire en dix ans environ avec *Gmelina* et en trente ans pour *Tectona*, *Terminalia* ou *Nauclea* en mélange avec des Méliacées. La bonne marche des projets taungya peut dépendre des dispositions prises pour la commercialisation des produits agricoles et des produits d'éclaircie. Quand de nouvelles opérations sont mises en route, tous ces facteurs doivent être soigneusement examinés et traduits dans un règlement d'exploitation.

Par contre, s'il s'agit de développer une production industrielle de bois, Donis (1975) souligne que les facilités de transport et d'exploitation ainsi que d'exportation sont déterminantes pour la localisation d'une telle production et que les régions présentant une telle vocation seront celles qui ont fait déjà l'objet d'une exploitation grumière, ou celles qui pourraient être ouvertes par l'établissement de nouvelles voies d'évacuation routières, ferroviaires ou fluviales. Les régions à vocation forestière industrielle comprendront donc les zones côtières et les zones drainées par les grands fleuves ou les axes routiers et de chemin de fer, une distance d'évacuation de 100 à 200 km pouvant être tolérée économiquement. Enfin ces programmes devront se dérouler dans des régions ayant des sols caractérisés par des profondeurs utiles d'au moins 25 à 30 cm.

Autres systèmes agri-sylvicoles

De nombreux systèmes agricoles autres que l'agriculture itinérante ont été et sont utilisés dans les régions forestières tropicales (Duckham et Masefield, 1971 ; Ruthenberg, 1971). Ceux qui ont le mieux réussi ont fait appel à des espèces vivaces, maintenant ainsi un couvert végétal permanent. Les mises en valeur par plantations, aussi bien que l'incorporation de plantes cultivées arborées dans les systèmes d'agriculture itinérante, ont donné de bons résultats (Coulter, 1972).

L'accroissement de la population urbaine par rapport à la population rurale, sans développement parallèle des techniques agricoles, conduit à exiger des agriculteurs itinérants une production vivrière accrue. Une faible proportion de la population se trouve, avec des techniques inadéquates, dans l'obligation de se nourrir elle-même et d'alimenter les villes (voir chapitre 19). En outre, la tendance à développer les cultures de rente au lieu des cultures vivrières aggrave encore la situation. Les faibles rendements obtenus obligent généralement le paysan à diminuer la durée des jachères et à prolonger les périodes de culture, ce qui entraîne une nouvelle baisse des rendements. Pour résoudre ce problème on a essayé plusieurs méthodes plus appropriées pour remplacer l'agriculture nomade par des systèmes de culture continue.

Dans le cas des sols hydromorphes des basses terres, la riziculture continue est possible, comme cela est bien établi en Extrême-Orient ; mais dans de nombreuses régions d'Afrique, cette culture continue est combinée à un essartage sur les parties supérieures des versants. C'est dans les zones d'ultisols et d'alfisols — les terres rouges et latosols des anciens systèmes de classification —, qui sont cultivées avec un facteur d'utilisation des terres $\geqslant 5$, que les plus grandes réserves de terres existent. En Afrique occidentale et dans plusieurs autres régions, l'alternative classique n'est pas entre leur conservation sous forêts et l'exploitation agricole, mais entre leur exploitation par des techniques agricoles destructrices et leur mise en valeur par des méthodes satisfaisantes et conservatrices du milieu. Dans les bassins du Congo les faibles densités humaines permettent d'envisager la mise en œuvre d'une politique d'utilisation des terres plus prudente, comprenant la conservation intégrale de certaines forêts naturelles et la mise en valeur sylvicole ou agricole d'autres régions forestières.

Les exigences cruciales d'une mise en valeur agricole appropriée sont de préserver ou d'accroître la fertilité du sol. Dans le cas de l'agriculture itinérante, les conditions édaphiques sont maintenues de telle sorte qu'une faible productivité soit au moins conservée. Les difficultés qui accompagnent les essais de mécanisation sont liées à un défrichement sérieux, nécessaire pour permettre l'emploi des charrues, disques, herses, et autres machines; le sol se trouve exposé aux risques d'érosion, l'horizon de surface devient compact et sont détruits les pores de grande taille qui permettent l'infiltration de l'eau; de plus, la faune du sol disparaît en grande partie. Ainsi, les sols qui étaient stables deviennent très vulnérables à l'érosion, avec pour conséquence des mesures très coûteuses de conservation des sols : il s'agit de terrasses selon les courbes de niveau et de canaux d'évacuation de l'eau dont la pente doit être soigneusement calculée; il est exact qu'avec un aménagement du terrain ainsi conduit on peut empêcher une érosion sérieuse et maintenir la fertilité à un niveau raisonnable, en particulier si les cultures de jachère sont bien choisies (Vine, 1953); mais on a enregistré de nombreux échecs.

Les raisons des échecs de l'agriculture dans les zones forestières tropicales d'Afrique ont été examinées. Malgré les nombreux exemples de mise en valeur avec mécanisation, combinée avec l'emploi d'engrais et de biocides appropriés, donnant des rendements élevés pour plusieurs années dans les stations de recherche, de telles techniques n'ont pas été commercialement couronnées de succès ailleurs ; c'est la preuve qu'elles ne conviennent pas tout à fait. Il faut donc élaborer des méthodes spécialement adaptées aux tropiques humides (Greenland, 1975) : elles doivent éviter l'érosion du sol, réduire au maximum les investissements coûteux sous forme de mécanisation et de biocides, et d'engrais dans la mesure du possible ; elles doivent aussi combattre la tendance des sols de ces zones à devenir très acides.

Les travaux du Programme sur les systèmes de culture à l'Institut international d'agriculture tropicale au Nigéria ont montré comment ces nouvelles techniques pouvaient être mises au point. Les techniques de labour minimal ou

nul (Rockwood et Lal, 1974), dans lesquelles tous les résidus des récoltes sont utilisés comme mulch, réduisent très efficacement le ruissellement et entraînent une érosion du sol bien inférieure à ce qu'elle est lorsque la terre est labourée et hersée (voir tableaux 8 et 9). La lutte contre les mauvaises herbes peut être conduite avec des herbicides ou par un travail manuel ou mécanique de la surface, soigneusement programmé et effectué de façon à produire le minimum de perturbation du sol. Un couvert végétal est obtenu grâce au mulch et par la réalisation de cultures mélangées et consécutives (comparables à celles mises au point à l'Institut international de recherches sur le riz par Bradfield, 1969). En mélangeant les cultures et en utilisant un matériel de plantation résistant aux ravageurs et aux maladies, l'emploi de biocides chimiques peut être réduit. L'emploi d'engrais est inévitable pour remplacer les éléments nutritifs exportés par les récoltes et pour améliorer le niveau de fertilité du sol; mais dans le cas de l'azote, son besoin peut être réduit de toute façon en introduisant des légumineuses possédant des nodosités efficaces : le niébé (*Vigna unguiculata*), le haricot de Lima (*Phaseolus lunatus*), ou *Psophocarpus tetragonolobus*. Comme la chaux n'est pas facilement disponible, la méthode la plus économique pour lutter contre l'acidité est l'emploi d'une jachère cultivée, avec des plantes à racines profondes. On peut aussi faire pousser cette plante ailleurs et transporter les cendres et les matières organiques sur le terrain cultivé. On peut espérer que les systèmes agricoles basés sur ces méthodes combineront les principaux mérites de l'agriculture itinérante, la stabilité, avec une haute productivité. S'ils sont associés à une politique satisfaisante de l'utilisation des terres et à la protection des forêts dans les bassins versants principaux et secondaires, la mise en valeur agricole doit être compatible avec une conservation convenable des surfaces boisées.

Merz (1975) a fourni des informations sur les plantations de cacaoyer en forêt tropicale humide. Le cacaoyer fut introduit au Ghana vers 1883 et, à partir de cette date, la plantation de cet arbre s'est répandue progressivement jusqu'à atteindre dans les années 1950 la bordure nord de la forêt humide. Les fermes à cacaoyer étaient initialement éparpillées dans la plupart des régions forestières, les arbres formant une sorte de sous-étage laissant une grande partie du couvert intact; les denrées alimentaires comme le riz étaient importées à bon marché. Mais, à la suite de l'accroissement démographique, les forêts restantes entre les fermes à cacaoyer furent progressivement défrichées pour la production vivrière; et, quand l'industrie du bois s'est développée, les paysans ont suivi les routes d'exploitation forestière et ont occupé la forêt, quelquefois pour la culture du cacaoyer, mais surtout pour la production vivrière. En conséquence, il ne subsiste rien de la forêt primaire du Ghana, à l'exception de quelques îlots; elle a été remplacée par une forêt de transition.

TABLEAU 8. Effets du non-labour sur les pertes en sol et en eau sous une culture de maïs (Ibadan, première saison, 1973; pluviosité 780 mm; parcelles 25 × 4 m). Données non publiées de Lal (IIAT)

Pente (%)	Perte en sol (t/ha)		Ruissellement (mm)	
	Pas de labour	Labour	Pas de labour	Labour
1	0,03	1,2	11,4	55,0
10	0,08	4,4	20,3	52,4
15	0,14	23,6	21,0	89,9

TABLEAU 9. Rendements de niébé et de niébé associé au maïs selon différentes méthodes de labour (Ibadan, deuxième saison, 1974). Toutes les parcelles ont reçu 30 kg d'azote/ha, 30 kg de phosphore/ha et 30 kg de potassium/ha comme engrais (paleustalf, série d'Egbeda). Données non publiées de Nangju (IIAT)

Méthode de labour	Rendement en grain (kg/ha)			
	Culture unique	Association culturale		
	Niébé	Niébé	Maïs	Total
Labour en planche	1 185	665	1 705	2 370
Labour à plat	1 274	725	1 675	2 400
Labour par bande	1 538	1 022	2 337	3 359
Pas de labour	1 649	941	2 809	3 750

Élevage sous plantations

La culture de légumineuses, comme plantes de couverture et aussi pour s'assurer une récolte supplémentaire, sous les arbres plantés, a été une pratique répandue en zone tropicale humide. Les légumineuses fournissent de l'azote au sol et protègent ce dernier contre l'érosion, mais il existe une concurrence entre ces deux types de plantes.

Les pâturages sous cocoteraies illustrent cette pratique. L'ombre des cocotiers fait généralement disparaître la prairie sous-jacente, mais les plantations dont les arbres dépassent vingt ans laissent passer assez de lumière pour permettre le développement du pâturage. La concurrence vis-à-vis des éléments nutritifs dépend de la fertilité du sol et des espèces pastorales. Généralement, dans le cas de cultures mélangées, si l'on apporte suffisamment d'engrais, il ne devrait y avoir aucune baisse de rendement des différentes cultures composantes, mais il faut déterminer les aspects économiques de cet apport d'engrais (Rodrigo, 1943). La concurrence à l'égard de l'eau peut n'apparaître que dans les années sèches (Krishna Marar, 1953, 1961). La concurrence est plus vive dans le cas de jeunes arbres que dans celui de plantations plus âgées où l'on a semé *Centrosema pubescens* (Fremond et Brumin, 1966). L'amélioration de la structure du sol due à la pénétration des racines quand la pelouse se constitue peut conduire à une meilleure infiltration de l'eau (de Silva, 1961).

L'aménagement du parcours sous les cocotiers doit maintenir les légumineuses et la hauteur de l'herbage doit permettre de trouver facilement les noix tombées à terre. En République-Unie de Tanzanie, *Alisycarpus vaginalis* est considéré comme une bonne légumineuse fourragère en raison de son port prostré.

Fernandez (1968) a cité enfin une charge possible du bétail sous cocoteraies de 0,75 tête par ha et par jour sur sol sablonneux avec *Centrosema pubescens*.

Bien que des légumineuses de couverture soient traditionnellement associées aux plantations de palmier à huile et d'hévéa, peu d'essais de pâturage ont été effectués, principalement en raison des problèmes d'aménagement pastoral dans les jeunes plantations et du fait qu'un couvert fermé élimine les légumineuses semées sous les arbres à cause du manque de lumière. Rombaut (1972, 1974) a fait des essais dans les plantations de palmier à huile en Côte-d'Ivoire et il a montré que l'élevage était possible si : *a*) des animaux trypanotolérants de race baoulé étaient élevés; *b*) un pâturage en rotation était réalisé, la charge étant limitée de 125 kg de poids vif/ha, ou dans le cas de la race baoulé à 0,5 tête/ha.

Le gain maximal de poids vif était de 500 g/jour, sans dégradation de la prairie. Le coût d'entretien du troupeau était compensé par les économies réalisées dans la lutte contre les mauvaises herbes. La prairie était constituée principalement de la légumineuse *Pueraria phaseoloides*, qui était éliminée par l'ombre des palmiers dès la cinquième année et remplacée alors par des graminées.

Conclusions

« Le but de l'aménagement des terres tropicales doit être la mise en place d'agro-écosystèmes à rendement soutenu (Denevan, 1975). Les formes d'exploitation les plus stables et les moins nuisibles à l'environnement sont celles qui font appel à la culture des plantes vivaces et à l'élevage, c'est-à-dire des systèmes de champs permanents où les cultures annuelles sont faites en rotation au sein d'un couvert de végétation à plusieurs étages comprenant arbres et arbustes produisant des fruits, des noix, des fibres textiles, du bois, des plantes médicinales, des plantes pour la confection de breuvages, des plantes d'ombrage et d'ornement, en plus d'un élevage de volailles, de porcs et d'un peu de bétail. Ce couvert a une physionomie qui reproduit autant que possible le paysage naturel, protégeant ainsi le sol et maintenant le cycle des éléments nutritifs sans apport d'engrais chimiques; en outre la diversité de l'écosystème réduit les risques de ravageurs et de maladies. De tels systèmes qui existent plus en théorie qu'en pratique, si ce n'est sous forme de jardins relativement petits au voisinage des habitations, ont une production très moyenne et nécessitent une assez grande quantité de travail, mais ils ne dépendent pas de la fourniture de combustibles fossiles. Ils peuvent être à la base d'une économie de subsistance satisfaisante et fournir quelques produits commercialisables. Ils sont durables et peuvent maintenir la population sur place et par conséquent diminuer l'impact de l'agriculture à courtes jachères ou nomade qui est si destructrice pour les forêts et les sols des régions tropicales. »

Lutte contre l'enherbement et l'embroussaillement

Définition

La caractéristique essentielle des adventices ou espèces indésirables est qu'elles interfèrent avec l'utilisation des terres par l'homme dans un but déterminé, c'est-à-dire qu'il s'agit de « plantes croissant là où cela n'est pas souhaitable » (Shaw, 1956). Cette définition comprend non seulement la grande variété des herbes envahissantes, mais aussi, dans le contexte forestier, les nombreuses espèces d'arbres des forêts naturelles qui ne peuvent pas être commercialement exploitées. A la suite de la modification des conditions économiques et des progrès techniques, il est probable que plusieurs espèces arborées considérées comme indésirables pourront devenir des espèces ayant une certaine valeur (voir chapitre 21).

Les problèmes des espèces indésirables

Dans les forêts naturelles, les arbres de faible valeur commerciale, les lianes, les plantes parasites, etc., sont en concurrence permanente avec les espèces plus recherchées, et le but de l'aménagement est de dégager ces dernières des effets de la concurrence des plantes indésirables par un abattage sélectif ou par l'empoisonnement. Dans les plantations, les essences indésirables sont importantes surtout dans les premières phases d'établissement, peu de plantes pouvant en effet survivre après la fermeture du couvert arboré. Les problèmes des espèces indésirables et les méthodes de lutte dans les premiers stades des plantations forestières sont analogues à ceux rencontrés dans la reprise des plantes cultivées transplantées. De même, les problèmes de la croissance des adventices dans les planches de semis forestiers en pépinière sont comparables à ceux rencontrés lors des semailles. Les terres qui ont une longue histoire d'utilisation agricole ont tendance à engendrer une flore d'espèces indésirables liées au système agricole particulier pratiqué; mais lors des premières phases de la mise en valeur agricole, la similitude entre les flores indésirables des terres agricoles et des plantations forestières peut être très étroite, et les informations rassemblées dans un domaine peuvent être aussi très pertinentes pour l'autre.

Pour réaliser des cultures dans un écosystème forestier, la régénération doit être inhibée pendant plusieurs années. L'enlèvement du couvert forestier facilite non seulement le recrû de nombreuses espèces forestières initiales, mais encore il permet l'envahissement par de nombreuses espèces indésirables des terrains cultivés voisins. Il ne s'agit pas de traiter ici de la lutte contre les adventices dans des cultures tropicales, qui ont fait l'objet d'une synthèse par Kasasian (1971). Les problèmes de la conversion des forêts pour la mise en valeur agricole ont beaucoup de points communs avec ceux du défrichement pour l'établissement des plantations et des pâturages améliorés, et cet aspect de la production agricole sera examiné brièvement.

Le coût de la lutte contre les espèces indésirables est sans doute élevé si on le compare à celui de la lutte contre les ravageurs et les maladies, mais il varie en grande partie selon l'importance de la végétation considérée comme indésirable. Ce coût est généralement élevé dans les pépinières forestières et après la plantation. La FAO (1974) cite, par exemple, des nombres montrant que, lorsque toutes les opérations sont faites à la main pour établir une plantation dans une zone aride, plus de la moitié du coût total de la main-d'œuvre pendant les deux premières années concerne le désherbage. Les coûts consécutifs à l'élimination des arbres indésirables en forêt naturelle sont considérables, mais si le défrichement de la forêt avant la plantation est aussi considéré comme faisant partie de cette lutte, on a affaire, là, à l'opération de lutte la plus coûteuse dans l'écosystème forestier.

Pépinières forestières

Dans les conditions de certaines pépinières forestières, comme en Afrique orientale, les semis restent seulement deux ou trois mois dans les planches de semis et le sol des planches de repiquage est relativement dépourvu de toute semence, de sorte que la lutte contre les adventices est un problème secondaire (Dyson, 1964). Dans d'autres régions, l'emploi d'herbicides en pépinière est intéressant, notamment pour les conifères et *Eucalyptus* spp.

Les herbicides essayés sur les conifères sont surtout des produits du groupe des triazines, et l'on a constaté des variations considérables dans leur action. Un travail sur les pins tropicaux et les eucalyptus a été effectué en Zambie et passé en revue par Thomson (1968).

Les produits chimiques utilisés dans les planches de semis d'*Eucalyptus* avant la plantation contribuent surtout à stériliser les sols, tuant les champignons, les nématodes, etc., en plus des mauvaises herbes, mais ils ne sont pas rémanents. Avec le bromure de méthyle qui est le produit le plus efficace, on a obtenu de bons résultats en Afrique du Sud. Le bromure de méthyle augmente de 15 fois la germination de *E. grandis* (Knuffel, 1967) et en Rhodésie, Barnes (1969) a constaté une augmentation de la germination et de la croissance en même temps que l'inhibition des mauvaises herbes dans le cas de *E. cloeziana*.

En outre, *Terminalia ivorensis* a été traité avec succès pour les adventices par application de simazine en Côte-d'Ivoire, et une augmentation de la germination et de la croissance de cette espèce à la suite du traitement a été constatée par Fabre et Brunck (1971). Les herbicides peuvent être employés pour une lutte sélective contre les adventices dans les planches de semis de conifères et dans les layons de transplantation. La lutte chimique s'est révélée avantageuse par rapport au désherbage manuel pour certaines espèces, mais les espèces indésirables ne paraissent pas représenter un problème grave sous certaines conditions dans les pépinières tropicales. On connaît moins bien la question pour les feuillus tropicaux. Les eucalyptus semblent cependant poser des problèmes particuliers, car les semis sont sensibles aux effets des herbicides rémanents.

Plantations

Quelques arbres forestiers tropicaux seulement, comme *Gmelina arborea*, ont une croissance si rapide lorsqu'ils sont plantés dans des conditions favorables qu'ils sont peu affectés par la concurrence des espèces indésirables. Dans la majorité des cas cependant, la lutte est nécessaire par la préparation du sol à la plantation, suivie de sarclage, de recépage ou de traitement chimique pendant plusieurs années. Les problèmes de la concurrence des espèces indésirables sont également importants, que les arbres soient plantés en sous-étage ou bien en terrain découvert, et l'on note souvent une tendance à une succession de communautés d'indésirables, des essences annuelles aux essences vivaces et éventuellement ligneuses.

La nature du site joue un rôle important. Dans quelques stations forestières d'Afrique du Sud, *Pinus radiata* n'a pas réagi à la lutte contre les espèces indésirables (Donald, 1971).

Les rapports sur les plantations font souvent état des effets bénéfiques de la lutte contre les espèces indésirables, qui peut être d'une importance particulière au stade de la préparation du terrain pour l'installation de pâturages. Par exemple, avec *Eucalyptus* spp., un labour complet s'est révélé nécessaire en Afrique du Sud (Poynton, 1965) et un labour par bande au Ghana (Ankah et Amayaw, 1971).

Après la plantation, le désherbage entre les lignes est indispensable dans les plantations forestières de la région de savanes du Nigéria (Allan, 1973b) et le besoin d'une lutte semblable est souligné pour *Pinus kesiya* en Zambie (Endean et Jones, 1972) et pour le teck en Tanzanie (Bryant, 1968). Takle et Mujumdar (1958) considèrent le premier désherbage dans les plantations de teck comme crucial pour le succès ou l'échec de leur établissement et recommandent le déracinement des espèces indésirables plutôt que le recépage ou l'arrachage. Un désherbage régulier au moins pendant cinq ans s'est révélé également important pour faciliter la régénération naturelle de *Newtonia buchananti* au Malawi (Foot, 1967*a*). Les coûts élevés de la lutte contre les espèces indésirables dans les plantations ont été évalués par Wang et Kuo (1971) qui soulignent que les 10 à 12 désherbages nécessaires pendant les cinq premières années de plantation à Taïwan représentent plus de la moitié des coûts de reboisement et par Baur (1967) qui montre que, dans la Nouvelle-Galles du Sud la lutte contre les adventices est dans les plantations sept fois plus chère qu'en pépinière.

Les techniques manuelles de lutte contre les mauvaises herbes sont encore largement répandues soit par sarclage, soit par recépage. Dans les zones convenables, le sol entre les lignes plantées d'arbres peut être cultivé (Allan, 1973*b*) ou les plantes indésirables coupées par des machines traînées par tracteur.

Ces techniques manuelles sont particulièrement importantes dans le cas du système taungya (Kadambi, 1958). Le désherbage des cultures vivrières assure de bonnes conditions de développement pour les jeunes arbres. Au terme du cycle de culture, les mauvaises herbes et les restes

des plantes cultivées (par exemple le manioc) présentent une croissance généralement rapide, mais les feuillus tropicaux à croissance rapide normalement plantés (teck, *Gmelina arborea, Shorea robusta, Terminalia ivorensis*) sont alors suffisamment développés pour qu'un léger désherbage supplémentaire soit nécessaire. Le système a ce grand avantage que le désherbage précoce crucial est fait sans frais pour les services forestiers et il est particulièrement adapté aux zones où les pratiques culturales sont relativement peu intensives.

Les techniques de lutte chimique sont de plus en plus employées. Les stations à planter peuvent être débarrassées des espèces indésirables dans les tout premiers stades de croissance grâce aux mêmes traitements du sol que ceux utilisés dans les planches de repiquage en pépinière.

Plus tard, quand les effets des herbicides utilisés ont disparu et qu'une nouvelle reprise des espèces indésirables est constatée, l'herbicide le plus couramment employé est le paraquat, qui n'est pas sélectif et qui doit être vaporisé avec soin de façon à ne pas mouiller le feuillage des arbres.

Le paraquat est efficace pour tuer la majorité des plantes annuelles, mais comme il est mal transporté, il n'a que des effets temporaires sur les espèces vivaces et autres espèces indésirables qui présentent des moyens de régénération au ras du sol ou au-dessous de ce dernier.

Une lutte efficace contre les graminées à rhizomes, *Imperata cylindrica* et *Digitaria abyssinica (Digitaria scalarum)*, avec comme résultat une augmentation de l'accroissement des arbres, a été menée avec l'herbicide dalapon (acide 2,2-dichloropropionique) dans les plantations d'eucalyptus et de conifères en Ouganda (Ball, 1970*a*).

Les bambous posent de sérieux problèmes dans certaines régions, et Kadambi (1958) considère le traitement pour favoriser la régénération du teck comme une lutte constante contre ces plantes ligneuses qui doivent être souvent coupées. Une lutte chimique contre les bambous est difficile, mais de bons résultats ont été obtenus contre une espèce aux Antilles par vaporisation du dalapon, d'acide trichloroacétique ou de chlorate de soude (Kasasian, 1964).

Pour la lutte contre les espèces dicotylédones vivaces et les adventices ligneuses, on peut utiliser soit le 2,4-D, soit un mélange de 2,4-D et de 2,4,5-T (acide 2,4,5-trichlorophénoxyacétique), vaporisé de façon à ne pas toucher le feuillage des arbres. On a signalé à Trinidad (University of West Indies, 1968) des essais réussis avec ce mélange dans des plantations de *Pinus caribaea* âgées de 2 ans. Le teck cependant semble très sensible à ces produits chimiques et leur application doit être limitée à la période de dormance (Murray, 1967). Un guide pratique pour l'utilisation des herbicides contre les espèces indésirables en forêt a été rédigé par Forrest et Richardson (1965).

Plusieurs espèces indésirables très agressives se sont largement répandues après leur introduction en zone tropicale. *Lantana camara*, par exemple, est gênant dans de nombreuses forêts africaines ; cet arbuste a empêché la régénération naturelle après l'ouverture de forêts mélangées, et cela malgré de fréquentes coupes (Ghani, 1958). Des études sur la lutte biologique ont été menées en Afrique comme dans diverses parties du monde, à la suite des résultats spectaculaires obtenus aux îles Hawaii. Les difficultés rencontrées dans ce domaine sont cependant illustrées par les expériences conduites en Afrique du Sud, où un Lépidoptère introduit, *Catabena esula*, a été très affecté par une maladie (Oosthuizen, 1964). *Eupatorium odoratum* (herbe du Siam) a le même type de croissance et constitue un sérieux problème dans les jeunes plantations de palmier à huile, particulièrement au Nigéria, mais cette plante est considérée comme moins gênante dans les plantations forestières. Au Nigéria, dans les plantations de *Gmelina arborea*, elle est vite éliminée par la croissance des arbres (Ivens, 1974).

On peut aussi envisager l'introduction d'une plante de couverture pour éliminer les mauvaises herbes. Plusieurs espèces de légumineuses ont beaucoup servi à cette fin dans des plantations d'arbres tels que le palmier à huile, l'hévéa, etc., mais on ne dispose que de peu d'informations sur les plantations d'arbres forestiers. Les espèces à croissance rapide, *Leucaena leucocephala (Leucaena glauca)* et *Anogeissus acuminata*, ont été semées avec le teck et Letourneux (FAO, 1957) a estimé qu'on pouvait ainsi éliminer *Imperata* et ne pas gêner la croissance des arbres s'ils sont élagués une année après la plantation, En outre, l'enrichissement du sol en azote par *L. leucocephala* a été souligné par Van Alphen de Veer (1958).

En conclusion, la lutte contre les espèces indésirables peut être nécessaire lors de la préparation du terrain pour la plantation d'arbres. Elle est en outre essentielle pendant plusieurs années après la plantation, dans la majorité des stations, pour soulager les jeunes arbres de la concurrence, pour diminuer les risques d'incendie et pour réduire les problèmes posés par les ravageurs et les maladies. Les techniques de lutte manuelles sont très répandues, mais la supériorité de la lutte chimique devient évidente et l'on dispose actuellement de plusieurs herbicides et de types d'appareils pour leur application. Les méthodes de lutte biologique ont donné des résultats prometteurs dans le cas d'un petit nombre d'espèces et l'emploi plus généralisé de plantes légumineuses de couverture dans les plantations forestières présente un intérêt certain.

Espèces d'arbres indésirables

L'empoisonnement des arbres sans valeur commerciale est une opération courante en zone forestière tropicale. Le rôle joué par cette technique dans l'ouverture du couvert et pour faciliter une meilleure croissance des espèces souhaitables est présenté dans *Sylviculiure tropicale* (FAO, 1958). Un compte-rendu détaillé de l'amélioration des conditions de régénération des plantules est donné par Philip (1968) en Ouganda. Pendant longtemps, l'arsénite de sodium était le produit le plus utilisé à cette fin soit en solution aqueuse, soit en pâte appliquée à une annélation circulaire permettant l'accès aux tissus conducteurs. Des recommandations détaillées relatives à ce

traitement sont données dans de nombreux ouvrages de sylviculture générale : celui de Catinot (1965) doit être cité à cet égard pour l'Afrique occidentale. La majorité des espèces sont tuées rapidement. Des essais concernant les espèces les plus résistantes de l'Ouest africain sont décrits par Hombert (1954). L'arsénite de sodium a cependant l'inconvénient d'être très toxique pour l'homme et les animaux, et l'on a de ce fait utilisé des herbicides régulateurs de la croissance et moins dangereux, le 2,4-D et le 2,4,5-T.

Un travail de pionnier dans ce domaine fut entrepris par Dawkins (1953) en Ouganda : en appliquant un mélange d'esters de 2,4-D et de 2,4,5-T dans de l'huile de moteur usagée, dans un anneau autour du tronc, la plupart des arbres d'espèces indésirables étaient tués sans qu'il soit nécessaire de procéder par annélation ou par griffage. Plus tard, on constata que l'huile diesel était un meilleur solvant que l'huile de moteur et que, avec certaines des espèces les plus résistantes, l'action des produits était améliorée par application sur les troncs entamés à la scie (Dawkins, 1954). Outre une toxicité plus faible, le traitement avec un mélange de 2,4-D et de 2,4,5-T a été considéré comme supérieur à celui par l'arsénite de sodium, car il faut moins de main-d'œuvre et les arbres traités mouraient plus lentement et à des vitesses différentes, ce qui permettait une ouverture progressive du couvert. Les détails des techniques utilisées pour appliquer ce traitement à grande échelle en Ouganda ont été donnés par Hughes et Lang Brown (1962).

Des essais ont été plus tard effectués dans différentes parties du monde pour comparer les mérites respectifs de l'arsénite de sodium et du 2,4,5-T (seul ou mélangé au 2,4-D) comme arboricides. Des essais en Malaisie sont décrits par Beveridge (1957) et Wong (1966), en Afrique par Letourneux (1956) et Cebron (1957), et en Amérique du Sud par Boerboom (1964) et King (1965). La lutte contre les figuiers étrangleurs (*Ficus* spp.) avec le 2,4,5-T à Sabah est décrite par Liew et Charington (1972). Malgré la supériorité indiscutable des mélanges de 2,4-D et 2,4,5-T en Ouganda, on préfère l'arsénite de sodium en raison de son prix inférieur dans de nombreux pays où l'emploi des biocides arsenicaux n'a pas encore été interdit et où les arbres plus résistants nécessitant l'annélation circulaire prédominent, comme c'est le cas au Ghana (Amediwole, 1967). En Guyane, l'action plus rapide de l'arsénite de sodium a été considérée comme un avantage (King, 1965). L'arsenic était encore considéré comme le meilleur produit chimique pour l'empoisonnement des arbres en Malaisie, en 1967, mais l'imposition de restrictions dans son usage a provoqué un intérêt accru pour d'autres produits moins toxiques.

Les innovations plus récentes comprennent l'introduction de nouveaux produits chimiques et de nouvelles techniques d'application. Le pichloram (acide 4-amino-3,5,6-trichloropicolinique, commercialisé sous le nom de Tordon; Huraux, 1970) a, comme les 2,4-D et 2,4,5-T, une action de type hormonal. Il est plus efficace dans la mesure où il est mieux transporté et il agit sur un grand nombre de plantes ligneuses. Il est le plus souvent employé sous la forme d'une amine soluble dans l'eau, par injection (à l'aide d'un injecteur spécialement conçu pour les arbres) ou en faisant des incisions à la hache à travers l'écorce et tout autour du tronc et en y disposant de petites quantités de solutions concentrées. La technique de l'injection a l'avantage de n'utiliser que de petites quantités de solution herbicide, de pouvoir être pratiquée plus rapidement que la vaporisation ou le brossage nécessaires avec le 2,4,5-T dans l'huile, et d'éviter le coût de l'huile comme solvant. Des sels aminés hydrosolubles de 2,4-D et 2,4,5-T peuvent être également injectés (Peevy, 1968) et certaines formules de Tordon sont en fait des mélanges de l'un de ces produits chimiques avec le pichloram.

Des composés organiques arsenicaux de faible toxicité pour les mammifères, tels que l'acide cacodylique (acide diméthylarsénique) et le MSMA (méthylarséniate monosodique), ont été mis au point et conviennent pour l'injection. Les détails des techniques recommandées avec les nouveaux produits ont été résumés par Newton (1974). Un certain nombre d'outils d'injection employés en France et aux États-Unis sont décrits par Leroy-Deval (1970) et Ivens (1970) rend compte des essais avec injecteurs faits en Afrique orientale.

On n'a pas accordé assez d'attention à l'utilisation des arbres indésirables à d'autres fins que la production de bois, plutôt que de les tuer simplement. Dans la plupart des forêts tropicales d'Afrique cependant, les espèces non commerciales peuvent servir de bois de feu ou à la confection de charbon de bois, et, en Ouganda, Earl (1969) a mis au point une technique combinant la production de combustible et le reboisement des forêts denses naturelles, qui pourrait être largement diffusée : les arbres indésirables sont transformés en charbon de bois et des espèces désirables, à croissance rapide, sont plantées sur les lieux de fabrication du charbon de bois. Le coût est beaucoup moins élevé que l'utilisation d'arboricides pour tuer les espèces indésirables.

Les produits chimiques sont utilisés dans les plantations surtout dans les travaux d'éclaircie. Dans certains cas, il peut être souhaitable de tuer des arbres infectés afin d'empêcher l'extension d'une maladie (Knutz et Nair, 1967). Les techniques utilisées sont généralement semblables à celles mises en œuvre dans les forêts naturelles. L'éclaircie dans les plantations par des produits chimiques est une opération qui a été très étudiée en Australie, où l'injection de produits à base de pichloram a été jugée particulièrement efficace contre les eucalyptus, aussi bien pour les arbres sur pied (Kimber, 1967) que pour les souches (Jack, 1968). En Afrique du Sud, des produits chimiques ont été essayés dans des plantations d'eucalyptus convertis en plantations de pins et la sensibilité de 45 espèces d'*Eucalyptus* à un mélange de pichloram et de 2,4-D a été enregistrée par Morze (1971). Un taillis indésirable de *Gmelina arborea* a été supprimé avec succès au Malawi par le traitement de la souche et de l'écorce de la base du tronc au 2,4,5-T en solution dans l'huile diesel (Foot, 1967*b*).

Un problème lié à l'emploi des arboricides est le danger que des arbres désirables soient endommagés par l'absorp-

tion radicale de ces produits appliqués aux arbres indésirables voisins; cela est encore plus important dans les plantations à cause de l'espacement régulier des plants. On a observé le phénomène aux États-Unis, mais Kimber (1967), travaillant sur *Eucalyptus marginata*, a trouvé qu'il y avait un transport réduit des produits chimiques des arbres traités aux arbres non traités, bien que l'anastomose des systèmes radicaux fût évidente. D'autres informations sont donc nécessaires sur les dangers des transferts d'herbicides d'une plante à une autre par les racines, mais on a jusqu'ici constaté peu de dommages résultant d'un tel phénomène.

Le défrichement des terres forestières pour la plantation d'arbres est généralement fait par abattage ou déboisement mécanique, suivi de l'écobuage. Lorsqu'il n'y a pas d'inconvénient à conserver des arbres morts, sur pied, on peut alors simplement éliminer le sous-bois, les arbres les plus gros étant tués par des arboricides. Au Ghana, par exemple, l'application à la base du tronc, sur l'écorce, d'un ester de 2,4,5-T en solution dans l'huile diesel s'est révélée une méthode de défrichement nettement moins chère que l'abattage et le brûlis (Liefsting, 1965).

Les avantages relatifs des divers systèmes de défrichement dans des régions de pluviosité différente ont été considérés par Stuart Smith (1967) qui conclut que les arboricides, bien qu'ils soient actuellement employés sur une échelle restreinte, devraient l'être davantage à mesure que les techniques s'améliorent et que le coût de la main-d'œuvre augmente. Les améliorations techniques devraient comprendre les techniques les plus récentes d'introduction des arboricides par injection, qui devront cependant être testées dans les conditions tropicales.

Stuart Smith attire aussi l'attention sur le fait que les espèces indésirables ont plus d'importance lorsqu'il s'agit d'établir des plantations dans les savanes et les prairies que dans les zones forestières. Il y a par conséquent une plus grande nécessité de travailler le sol pendant le défrichement du terrain, en particulier pour lutter contre les graminées à rhizomes, qui sont très compétitives. Un compte rendu des essais avec différents types de matériel de défrichement et de travail du sol dans les savanes du nord du Nigéria a été fait par Allan (1973*a*).

En conclusion, les problèmes techniques concernant l'élimination des espèces indésirables sont analogues dans les forêts naturelles et dans les opérations d'éclaircie conduites dans les plantations. L'empoisonnement des arbres implique un choix entre l'emploi de l'arsénite de sodium, peu coûteux mais très toxique, et celui de produits chimiques plus nouveaux et plus chers tels que le 2,4,5-T, le pichloram, etc., qui sont beaucoup moins toxiques. Les opinions sur l'efficacité comparée des deux types de composés chimiques varient, comme varient les évaluations des risques liés à leur emploi respectif. L'empoisonnement des arbres à l'arsénite de sodium est cependant en régression en raison des restrictions imposées à la vente de ce produit et par suite de la mise au point de techniques moins coûteuses et plus efficaces d'emploi de produits chimiques plus récents. Les mêmes herbicides peuvent être utilisés lorsque le terrain est défriché pour être planté ultérieurement et, bien que les méthodes manuelles ou mécaniques soient encore les plus répandues, les moyens chimiques sont de plus en plus acceptés à mesure qu'augmente le coût de la main-d'œuvre.

Espèces parasites

Les arbres des forêts tropicales sont souvent parasités par des plantes appartenant surtout à la famille des Loranthacées, qui poussent sur le tronc et les branches et causent des dommages d'importance variable.

Des injections de 2,4-D ou du 2,4-DB dans la tige de l'hôte, l'emploi de paraquat ou de diquat se sont révélés favorables en divers endroits.

Entretien des pare-feu

La végétation combustible sur les pare-feu peut être considérée comme une végétation indésirable, les essences désirables étant alors celles qui sont pyrotolérantes. Après le défrichement des pare-feu, l'entretien consiste à empêcher la croissance des plantes qui ultérieurement deviendraient inflammables, notamment les graminées, et cet entretien est normalement réalisé par un travail du sol périodique ou par des coupes. On peut aussi employer des herbicides.

Des produits chimiques rémanents, non sélectifs peuvent être appliqués au sol de façon à empêcher la croissance de toutes les plantes pour une longue période. De nombreux produits efficaces ont été commercialisés pour éliminer les plantes le long des voies ferrées, dans les zones industrielles, etc., dans des conditions mésologiques variées. L'un de ces produits est le bromacil (5-bromo-6-méthyl-3 (1-méthyl-n-propyl) uracile) qui est actif contre un grand nombre d'espèces pour une durée de l'ordre de 12 mois ; lorsqu'il est mélangé avec du paraquat, du 2,4-D, du dalapon ou l'amitrole (3-amino-1,2,4-triazole), il permet d'éliminer la végétation herbacée existante, puis de maintenir le sol nu. Là où une destruction totale de la végétation n'est pas nécessaire, il suffit d'utiliser un herbicide comme le dalapon.

Une autre technique qui a donné de bons résultats consiste à vaporiser le paraquat avant que les feuilles ne meurent naturellement et à brûler la zone du pare-feu alors que la végétation environnante non encore traitée est encore trop verte pour brûler (Connell et Cousins, 1969). De grandes surfaces de pare-feux peuvent être traitées par pulvérisation d'herbicides par voie aérienne en très peu de temps. Le brûlis précoce est une technique qui a été employée avec succès en Ouganda (Ball, 1970*b*), où son coût est moins élevé que le sarclage et presque aussi élevé que le recépage (qui est moins efficace). Pour de larges pare-feux, le coût de l'opération par des produits chimiques peut être réduit par pulvérisation et un brûlis précoce de bandes le long des bordures, et en utilisant ces bandes comme des pare-feux auxiliaires pour mettre à feu la zone principale du pare-feu quand l'herbe se dessèche naturellement.

Conséquences des travaux forestiers sur l'environnement

L'Afrique peut bénéficier des connaissances qui se développent à ce sujet de par le monde. Aussi trouvera-t-on ici des exemples qui dépassent son cadre.

Biocides

La majorité des produits chimiques utilisés dans la lutte contre les espèces indésirables sont relativement peu toxiques pour des mammifères. La méthode la plus répandue pour exprimer la toxicité des biocides consiste à déterminer la dose administrée par voie orale et causant la mort de 50 % des groupes d'animaux de laboratoire (dose léthale par voie orale ou DL 50). Ces doses sont les suivantes pour les principaux herbicides :

Composé	DL 50 (mg/kg poids vif)
Dalapon (acide 2,2-dichloropropionique)	7 600-9 300
Pichloram (acide 4-amino-3,5,6-trichloropicolinique)	8 200
Bromacil (5-bromo-6-méthyl-3-(1-méthyl-n-propyl)uracile)	5 200
Simazine (2-chloro-4,6-biséthylamino-1,3,5-triazine)	5 000
TCA (trichloroacétate de sodium)	3 200-5 000
Atrazine (2-chloro-4-éthylamino-6-isopropyl-amino-1,3,5-triazine)	3 100
MSMA (méthylarséniate de sodium)	700
2,4-D (acide 2,4-dichlorophénoxyacétique)	375- 666
2,4,5-T (acide 2,4,5-trichlorophénoxyacétique)	500
Diquat (9,10-dihydro-8a,10a-diazoniaphénanthrène)	400
Paraquat (1.1'-diméthyl-4,4'-bipyridilium)	150
Arsénite de sodium	10

Comme ces résultats ont été obtenus à partir d'expériences sur les rats et les souris, ils ne peuvent donner qu'une idée approximative des risques de toxicité pour les êtres humains pouvant résulter d'un autre mode d'ingestion que la voie orale. Par exemple, le TCA est irritant pour la peau et il faut donc éviter tout contact avec ce produit. Le paraquat a une toxicité pour l'homme supérieure à celle indiquée dans la liste ci-dessus et de petites doses peuvent être fatales. Le 2,4,5-T doit faire l'objet d'une attention particulière car une impureté, la dioxine (2,3,6,7-tétrachlorodibenzo-paradioxine), est très toxique et peut même avoir des effets tératogènes. L'emploi du 2,4,5-T dans les opérations de défoliation au Viet Nam a été largement commenté et les modalités de ses effets ont fait l'objet d'une publication par l'Académie nationale des sciences des États-Unis (1974). Depuis la découverte de la haute toxicité de la dioxine, les dangers de l'emploi du 2,4,5-T ont été sérieusement réduits par la limitation de la teneur en dioxine, à un niveau inférieur à 0,01 ppm. A l'occasion d'un colloque sur les utilisations forestières du 2,4,5-T en Europe, on a conclu que les règlements de sécurité existant en 1971 étaient satisfaisants (Maier-Bode, 1971). Aux États-Unis, les risques du 2,4,5-T en milieu forestier ont été évalués par Montgomery et Norris (1970) qui ont conclu que ces risques étaient faibles quand le produit chimique était utilisé conformément aux techniques éprouvées. Norris (1971) a réexaminé par la suite les dangers des substances utilisées dans la lutte contre les plantes ligneuses et a estimé qu'aucune n'était susceptible de provoquer des affections aiguës ou chroniques aux organismes non visés (dont les mammifères, les oiseaux et les micro-organismes), si elles étaient convenablement employées.

En prenant les précautions nécessaires, il semble qu'il y ait peu de dangers dans l'emploi des herbicides pour l'homme et les animaux, bien que des précautions spéciales soient indispensables dans le cas de certains composés tels que l'arsénite de sodium et le paraquat. Des mesures de protection sont également nécessaires pour éviter des conséquences néfastes sur les plantes; les cultures peuvent être en effet endommagées par le transfert des produits vaporisés sur les espèces indésirables par les courants aériens; le cotonnier, par exemple, est particulièrement sensible à de faibles quantités de 2,4-D, 2,4,5-T et de pichloram. On doit donc prendre des précautions supplémentaires en appliquant de tels produits au voisinage de cultures sensibles, en particulier lorsqu'on procède à des vaporisations ou des pulvérisations.

Les résidus d'herbicides rémanents peuvent être aussi dangereux pour les plantules d'arbres, les légumineuses fourragères, etc., et l'introduction du pichloram relativement rémanent et mobile a soulevé quelques inquiétudes à propos de la contamination possible de l'eau. Bachelard et Johnson (1969) ont étudié l'influence des résidus du 2,4,5-T et du pichloram sur la croissance des plantules de *Pinus radiata* en Australie; ils ont constaté que les effets du 2,4,5-T n'étaient plus manifestes deux mois après son application au sol, alors qu'avec le pichloram la survie des plantules de pin était réduite jusqu'au sixième mois. Les aspects concernant la pollution de l'eau ont fait l'objet de recherches, aux États-Unis, notamment par Davis *et al.* (1968) qui ont traité au pichloram, à haute dose, un bassin versant et ont pu déceler des résidus dans les eaux d'écoulement pendant seize mois. Cependant Patric (1971), dans le cas des forêts américaines, n'a pu mettre en évidence que l'emploi convenable des herbicides ait pu rendre impropre l'eau d'écoulement des bassins versants et cet auteur a fait des recommandations visant à réduire la pollution éventuelle des eaux. Des expériences ont été également conduites dans les forêts de Diptérocarpacées de Sabah à l'occasion d'opérations de régénération faites à l'aide d'herbicides et plus précisément d'arsénite de sodium. On étudie actuellement l'influence de ces interventions sur les sols et les microclimats, sur la composition floristique de la forêt et le développement des lianes, sur le passage de la forêt secondaire à la forêt climacique et enfin sur la faune. Les premiers résultats indiquent que la destruction du sous-bois par l'arsénite entraîne la dégradation du sol et une forte mortalité des semis de Diptérocarpacées, que la disparition des espèces indésirables n'est pas nécessairement assurée en raison de la dormance

de leurs graines et de l'accroissement de la lumière disponible pour la germination, que l'évolution n'est pas accélérée vers la forêt climacique.

Par ailleurs, les résultats de certains arboricides comme le pichloram, le 2,4-D et le 2,4,5-T, ont pu être observés à grande échelle (21 336 km²) au Viet Nam. Ce sont les plantations et les mangroves qui ont le plus souffert. Dans la région de Gia-Dinh, les palétuviers (*Rhizophora*), qui occupaient 51 % de la superficie de la mangrove, n'en occupent plus que 15 %. Par ailleurs, la mangrove, où le paludisme avait disparu, est maintenant infestée par *Plasmodium vivax* et *Plasmodium falciparum* et les populations de rats se sont multipliées; la régénération est très lente et la période de reconstitution est estimée à plus d'un siècle (National Academy of Sciences, 1974). En forêt naturelle, les phénomènes sont différents : l'ouverture des strates supérieures par la défoliation rend la forêt sensible aux feux qui empêchent la régénération, détruisent les semis et favorisent l'extension des bambous. Des plantations de teck ont été particulièrement affectées par les défoliants.

Les risques d'une toxicité directe pour l'homme des herbicides sont donc faibles, en dehors du cas de l'arsénite de sodium (dont la nature toxique est bien comprise) et du paraquat (dont l'ingestion par voie orale sous forme concentrée a causé la mort). Des concentrations dangereuses de dioxine, soupçonnée d'être tératogène, ont été trouvées dans certaines livraisons de 2,4,5-T, mais les teneurs désormais permises sont extrêmement faibles et les règlements de sécurité relatifs à l'emploi du 2,4,5-T en Europe et aux États-Unis sont considérés comme satisfaisants. Les risques pour les organismes non visés sont considérés comme faibles dans les régions tempérées, sauf dans le cas des cultures susceptibles d'être endommagées par le déplacement des produits pulvérisés. Peu d'expériences de cette nature ont été faites dans les écosystèmes tropicaux, mais aussi longtemps que des doses et des méthodes d'application analogues seront employées, les risques encourus ne devraient pas être plus grands. Le pichloram est plus rémanent que les autres herbicides considérés et des résidus en ont été décelés dans les eaux d'écoulement longtemps après son application à haute dose dans un bassin versant.

Enfin il convient d'évoquer l'effet des pesticides qui pourraient être utilisés dans la lutte contre la trypanosomiase animale en Afrique puisqu'un programme à long terme a été recommandé à la FAO par la Conférence mondiale de l'alimentation, réunie à Rome en 1974. Si la maladie apparaît plus fréquemment dans les savanes qui ont remplacé les forêts humides ou dans les forêts dégradées par l'agriculture itinérante, cela ne signifie pas que la maladie n'apparaît jamais dans la forêt tropicale humide (FAO, 1974; voir aussi le chapitre 17). L'ouverture de la forêt pour l'exploitation forestière ou pour l'établissement de plantations et de pâturages pourrait favoriser les contacts entre la mouche tsé-tsé vivant en forêt et l'homme et le bétail ou conduire à la colonisation de ces surfaces par des espèces de savane. Il est difficile de prévoir dans quelle mesure les insecticides seront utilisés en forêt pour lutter contre la mouche tsé-tsé. On peut penser que les effets non désirables observés dans la campagne anti-tsé-tsé dans les savanes seront les mêmes, c'est-à-dire essentiellement la destruction des insectes non visés et des petits mammifères, des oiseaux et des reptiles. Cela devrait permettre la mise au point de méthodes pour évaluer les effets en forêt. Les recherches sur les effets des pesticides pourraient porter sur l'importance des espèces parasites et leur abondance relative, sur les altérations possibles du métabolisme, de la reproduction, du comportement, etc., des organismes visés ou non visés; sur la rémanence, la dégradation et l'accumulation des pesticides dans les différentes composantes de l'environnement. Des techniques existent pour ces recherches et il convient de les mettre en œuvre pour disposer des données nécessaires avant l'emploi des pesticides.

Exploitation et routes forestières

Dans certaines régions, notamment sur les pentes, on a constaté des phénomènes d'érosion à la suite des travaux d'exploitation forestière et de la construction de routes. Cette question a retenu l'attention du Comité de la mise en valeur des forêts dans les tropiques de la FAO qui, lors de sa troisième session (1974), a constaté que l'emploi sans précautions de la mécanisation et des nouveaux équipements lourds ainsi que la construction des routes forestières en terrain escarpé pouvaient causer des dommages à l'environnement et particulièrement à la stabilité des sols.

En plus de l'action de dénudation du sol (jusqu'à 60 % enlevés dans certaines parties de la Tawau Hills Forest Reserve, Sabah), il est reconnu que des dommages importants résultant de l'exploitation et du transport sont causés aux arbres restant en place. On continue de discuter pour savoir quelle est la proportion du houppier qui peut être enlevée ou d'écorce qui peut être arrachée, pour que l'arbre devienne inutilisable lors d'un prochain passage; c'est là un thème de recherche à long terme; les mesures prises pour protéger les arbres restant en place sont raisonnables, mais elles ne peuvent pas être appliquées au Sabah en raison du manque de personnel. Étant donné que la régénération naturelle d'essences désirables est abondante au Sabah, la mesure la plus logique serait actuellement d'abaisser la limite d'abattage, mais elle doit être cependant assez élevée pour permettre que la dispersion de graines fertiles d'espèces désirables puisse atteindre toutes les parties de la forêt. Le rendement moyen serait ainsi considérablement augmenté, alors que la demande en grumes de petites dimensions existe, et l'on pourrait alors moins pratiquer l'empoisonnement pour ouvrir le couvert; on ne réduirait pas cependant les dégâts causés au sol. Ceux-ci ont été étudiés à Sarawak et au Sabah. L'urgence des mesures nécessaires pour lutter contre ces dommages et qui sont quelquefois appliquées en Amérique du Nord est évidente dans le cas des forêts tropicales humides. Cette application relève d'une décision politique, par exemple l'inclusion des mesures nécessaires dans les contrats à long terme ou les concessions forestières.

Aux Philippines, on a constaté que la construction des routes forestières après la saison des pluies provoquait des pertes en sol lors de l'ouverture de la forme. Les

dépôts mis sur les bas-côtés ou laissés comme remblais s'érodent à la saison des pluies suivante. L'érosion est particulièrement grave pour les routes à forte pente et dont la surface n'a pas été traitée. Pour les routes temporaires, des tranchées d'évacuation des eaux doivent être établies à certains intervalles pour éviter une érosion profonde. A Sri Lanka, en zone tropicale humide, l'exploitation par jardinage tous les vingt ans est faite à la hache ou à la scie à chaîne et le débardage est effectué par tracteur. La question s'est posée de savoir si, dans les terrains ondulés, le débardage par éléphants ne serait pas plus économique et moins nuisible au milieu que le débardage par tracteur. L'inconvénient du drainage des grumes au sol a conduit à considérer d'autres modes de débardage notamment par hélicoptère ou par câble. Dans la plupart des cas, sauf pour quelques grumes de grande valeur, le débardage par hélicoptère est à exclure; on peut faire appel dans les terrains escarpés sensibles à l'érosion au débardage par câble. Pour ce type de débardage, il faut surtout tenir compte du coût du matériel et des qualifications techniques pour la main-d'œuvre.

Les mesures visant à réduire les dégâts causés aux sols comprennent :

L'interdiction de toutes les opérations d'abattage sur les fortes pentes, la pente limite étant fonction du type de sol et de l'abondance de la régénération naturelle;

La mise en place de buses bien adaptées à la base de chaque digue ou butte de terre;

L'interdiction d'employer des troncs creux comme buses sur les routes principales;

La limitation de la longueur maximale du débardage;

L'obligation d'une densité routière minimale, avec des normes de construction et d'entretien des routes;

La formation pour améliorer l'emploi des tracteurs et pour faire un usage plus grand des treuils;

L'obligation d'équiper tous les tracteurs de débardage avec des arches intégrales;

L'utilisation de tracteurs équipés de préférence avec des pneumatiques;

La destruction des buttes de terre après exploitation, pour rétablir l'écoulement naturel des eaux.

Des solutions techniques sont maintenant disponibles et devraient pouvoir être transférées et appliquées aux forêts tropicales humides. La technologie nord-américaine, par exemple, n'est pas exempte d'inconvénients pour l'environnement (notamment en ce qui concerne l'érosion) et exige généralement des investissements importants de capitaux. Par ailleurs, le matériel européen plus léger ne convient pas en raison de la dimension et du poids des arbres et des grumes. Il reste donc beaucoup à faire pour adapter les techniques. Les problèmes ne se posent pas de la même façon dans toutes les régions. En Asie, notamment à Sri Lanka, en Indonésie, aux Philippines et en Thaïlande, où de vastes concessions sont en cours et où les sols sont plus sensibles à l'érosion qu'en Afrique ou en Amérique latine, l'organisation des travaux forestiers doit se faire dans le cadre de l'aménagement des bassins versants, en laissant en réserve les parties sensibles et en adaptant les dispositifs appropriés à celles qui peuvent supporter l'exploitation forestière.

En plus des conséquences directes de la construction des routes forestières, l'impact général sur l'environnement du développement d'un réseau de communications doit être souligné. L'amélioration de ce réseau est indispensable à une mise en valeur réussie de l'agriculture, de l'industrie, du tourisme et de la forêt. La plupart des forêts tropicales manquent de routes et d'autres moyens de transport. Les États et les organisations internationales d'assistance ont accordé une attention particulière à la construction de routes dans ces régions; parmi les meilleurs exemples, on peut citer la Carretera Marginal, en construction à l'est des Andes, de la Bolivie au Venezuela, et la route transamazonienne, construite à travers le bassin de l'Amazone. En 1960, l'achèvement de la grande route de 2 000 km Belém-Brasilia a souligné l'importance pour le Brésil d'utiliser les routes pour faciliter la colonisation de l'intérieur du pays. Le Brésil consacre d'ailleurs de gros efforts à la construction d'un vaste réseau routier qui découpera tout le bassin de l'Amazone et qui modifiera profondément ce qui est encore le plus grand massif forestier tropical du monde. Si l'on ne veut pas que les ressources naturelles considérables de cette région soient décimées, un effort sans précédent pour étudier l'écologie de la région doit être entrepris, et des schémas d'utilisation optimale des ressources mis au point, avant que de rapides changements de l'environnement n'éliminent les choix encore possibles.

Les recherches sur les conséquences des grands réseaux de communications récents sont encore rares. Une étude a été faite par McNeal (*in* Farvar et Milton, 1972) qui décrit deux projets de colonisation rail-route associés en Amazonie brésilienne. Les deux projets ont eu pour conséquence l'élimination de la forêt, la dégradation du sol, la baisse des rendements dans les exploitations agricoles des colons et la formation éventuelle d'une végétation buissonneuse. Dans les zones où les sols sont meilleurs, le remplacement de la forêt par une agriculture stable est possible. Cependant, dans la plupart des cas, les nouveaux réseaux de transport en zone tropicale se sont accompagnés d'une colonisation spontanée et non planifiée, de la destruction de la forêt, d'une érosion et d'un ruissellement accéléré, d'une dégradation de la structure des sols et d'une diminution de leur fertilité, et de la perte des produits de la forêt et de la faune.

Il est important que les conséquences d'ordre écologique des projets de construction de routes soient soigneusement étudiées avant d'entreprendre d'autres opérations (de préférence au stade des études de factibilité). Jusqu'ici, il n'existe guère de tentatives d'insertion d'études de nature écologique sur les conséquences du développement des réseaux routiers en zone forestière tropicale.

Lacs artificiels

Si l'on a souvent étudié l'influence sur le milieu des lacs artificiels ou des réseaux d'irrigation dans les zones tropicales, notamment en épidémiologie (voir chapitre 17), leur influence sur la forêt a été moins bien étudiée. Cette

question peut toutefois devenir importante étant donné les besoins d'énergie et les perspectives de construction de barrages plus nombreux (III[e] Congrès international sur les lacs artificiels, États-Unis, 1971).

Une étude a été publiée en 1969 par le PNUD et la FAO sur les problèmes de la planification et du développement des lacs artificiels; elle prévoit notamment l'étude des vecteurs de différentes maladies, l'influence sur la faune sauvage, les établissements humains, etc. La gestion des forêts (dans la mesure où elle a une influence sur l'érosion, la sédimentation et les réserves en eaux souterraines) est quelquefois envisagée, mais l'influence du plan d'eau lui-même sur la forêt est rarement évoquée. Une étude faite récemment par Leentvaar (1974) sur un lac artificiel créé au Suriname contient des observations intéressantes : la stagnation de l'eau a eu rapidement pour conséquence un développement vigoureux des jacinthes d'eau qui recouvrirent 41 200 ha deux ans après la construction du barrage; cette plante fut éliminée par épandage de 2,4-D; on constate une évolution du lac vers l'oligotrophie, à cause de l'absence de pollution, de l'évacuation continue de l'eau et de son remplacement par des rivières oligotrophes; l'action du vent dans la région du lac a augmenté.

Dans les projets de développement des bassins fluviaux et des plans d'eau, il est essentiel d'inclure des recherches et des enquêtes sur le rôle des forêts à tous les niveaux de la planification et de l'exécution. Une protection satisfaisante de la végétation naturelle des bassins versants où l'on doit construire le lac est capitale pour prévenir l'érosion, l'envasement du réservoir et les inondations, qui concourent tous à la réduction de la durée de vie économique du barrage (Milton, 1975). Une autre lacune concerne les études et enquêtes d'ordre biologique et écologique en vue de pouvoir déterminer la valeur scientifique, éducative et touristique des stations recouvertes par les plans d'eau et des bassins versants, si on les vouait à des réserves naturelles ou des parcs nationaux. De telles études sont importantes pour connaître avec exactitude les coûts et profits de tout projet de mise en valeur. Elles sont non moins importantes pour la formulation d'autres options rationnelles et écologiquement valables pour la mise en valeur des bassins fluviaux.

Effluents des industries de pâte et de papier

Comme les plantations offrent des ressources importantes de bois à pâte et que les perspectives de traiter des feuillus mélangés pour la pâte sont bonnes (voir chapitre 21), il convient de rappeler les dangers pour l'environnement des usines de pâte et de papier. Sous l'égide du Comité consultatif des pâtes et papiers de la FAO, des experts ont procédé à des études sur le traitement des effluents, sur les aspects économiques de la lutte contre la pollution et enfin sur les perspectives de la protection de l'environnement. Des documents soumis à cette réunion, il faut retenir que le coût de la lutte contre la pollution dépend essentiellement du degré de purification désiré, des techniques employées, de la dimension des installations et enfin de la capacité du milieu ambiant à absorber les nuisances. Lors de sa dernière session (mai 1974), ce comité a constaté que les augmentations de capacité de production prévues pour faire face aux besoins croissants étaient insuffisantes en raison de l'augmentation du coût de certains facteurs de production et notamment du prix élevé de la purification requise par les gouvernements. Les règlements concernant les effets sur l'environnement des industries de pâte et de papier sont fondés sur différents principes allant de la détermination, dans chaque cas, de la capacité d'absorption du milieu ambiant à des normes uniformes ou à des taxes qui sont fonction de la quantité de polluant émis.

Industries, mines et établissements humains

L'impact des industries et des établissements humains sur les terres forestières est à la fois direct, s'il s'agit des opérations de défrichement pour fournir l'espace nécessaire pour les nouveaux villages, villes et cités, et indirect, s'il s'agit des besoins croissants en denrées alimentaires, en bois, en énergie et en d'autres ressources. Un besoin parallèle est celui de bois de feu et de charbon de bois pour le chauffage et la cuisson des aliments, qui est très important dans de nombreux pays tropicaux et subtropicaux.

L'impact des activités minières est confiné aux zones riches en minerais et en combustibles fossiles telles que les zones pétrolifères de l'est de la Colombie et de l'Équateur, les gisements de cuivre des Andes et de l'Afrique centrale, les mines d'argent du centre du Mexique, les gisements de fer du Brésil et de bauxite des Guyanes. Dans certains cas, comme dans celui des mines d'argent, les effets sur la forêt concernent des surfaces bien plus grandes que celles affectées directement par l'exploitation minière proprement dite; les forêts ont en effet souvent été dévastées sur de grandes superficies pour fournir le bois de mine et le charbon de bois nécessaire à la réduction des minerais.

Bien qu'il existe quelques recherches sur les conséquences des activités industrielles et minières et des établissements humains sur les forêts tropicales et subtropicales, un programme mondial, bien intégré, de recherches est nécessaire pour examiner toutes les conséquences d'ordre écologique et les besoins concernant ces ressources. Les recherches dans ce domaine devraient surtout concerner l'évolution des besoins consécutifs à une urbanisation rapide et les conséquences prévisibles sur l'offre locale. Le rôle des plantations forestières à forte productivité qui pourraient satisfaire les besoins croissants en bois et en combustible et à alléger la pression exercée sur les forêts naturelles marginales mérite aussi d'être étudié.

De même, des recherches internationales sont nécessaires pour connaître les surfaces forestières directement menacées par l'extension des établissements humains, les activités industrielles et minières. Des études doivent être faites pour déterminer parmi ces forêts celles qui sont capitales pour les activités récréatives, la recherche, la conservation des ressources génétiques, la protection des bassins versants, ou constituent des écosystèmes particulièrement fragiles. Les renseignements fournis par ces recherches sont en effet cruciaux pour décider des stations forestières à protéger dans les régions de forte croissance

démographique, et il est indispensable de proposer aux planificateurs d'autres modes ou types de croissance à un stade suffisamment précoce pour pouvoir être pris en considération.

Les recherches nécessaires et les priorités

Limites biologiques de la transformation des écosystèmes forestiers tropicaux

La priorité pourrait être donnée aux recherches :

Sur les paramètres atmosphériques et sur leur influence sur la manipulation du couvert végétal;

Sur la variabilité génétique des espèces et sur sa quantification;

Sur la concurrence ou les relations interspécifiques et sur le rôle des télémédiateurs chimiques;

Sur l'analyse de systèmes et l'emploi de modèles pour suivre l'effet des manipulations proposées. Il convient toutefois de souligner qu'étant donné la complexité des écosystèmes forestiers tropicaux, une telle entreprise n'est pas simple et ne doit pas masquer les incertitudes. S'il faut en effet tenir compte de la plupart des facteurs connus, il faut alors passer en revue toutes les solutions possibles pour dégager la meilleure; on se heurte rapidement à ce que Dumas (communication personnelle) a appelé « le mur du combinatoire ». En fait on est rapidement limité dans le nombre des hypothèses à prendre en considération si l'on veut rester dans des limites raisonnables du temps de calcul de l'ordinateur, et l'incertitude persiste.

Les divers types d'utilisation

Les problèmes sont les suivants :

Impact des différents systèmes sylvicoles sur la structure du sol, la rétention des éléments nutritifs, le ruissellement, le microclimat et les possibilités ultérieures d'utilisation des terres;

Relations entre la mise en valeur intensive des ressources et l'incidence des maladies, des ravageurs et des autres parasites;

Conséquences à long terme des divers types d'utilisation agricole et forestière, en particulier la coupe rase ou partielle, l'agriculture itinérante et la conversion en plantations d'arbres exotiques;

Amélioration des essences par sélection et croisement; introduction et évaluation d'espèces améliorées; physiologie de la reproduction et des graines;

Mise au point et adaptation de techniques efficaces d'abattage et de transport répondant aux besoins particuliers des forêts tropicales et de la main-d'œuvre locale;

Restauration et régénération des sols forestiers endommagés par l'exploitation et les autres activités de mise en valeur;

Rapports entre la productivité biologique, la variété des rendements et les différents types d'aménagement intensif et d'investissement;

Mise au point de modèles prévisionnels pour les principaux types d'utilisation de la forêt et d'agencement des des terres.

Sylviculture

Il convient de rappeler le protocole déjà mentionné pour associer opérations d'abattage et enrichissement, car il a le mérite d'effectuer des recherches dans le cadre d'opérations de terrain.

Les études doivent porter d'abord sur la façon dont l'homme peut influencer la remontée biologique. Si celle-ci peut être accélérée, par exemple, par l'introduction d'organismes clés dans la série, par l'addition d'éléments nutritifs, ou par toute autre opération, il serait possible de réduire les conséquences négatives des modifications de l'habitat et de restaurer les paysages qui ont subi des contraintes excessives. De telles études doivent être intégrées à d'autres sur la stimulation de la régénération naturelle, sur les dégâts d'exploitation, sur les échantillonnages d'aménagement et les niveaux de matériel et sur pied, les systèmes d'abattage monocycliques ou polycycliques, la multiplication végétative, etc.

Des études doivent porter sur la germination et sur les besoins en lumière de ce processus ainsi que sur la croissance précoce des espèces les plus importantes, aussi bien désirables qu'indésirables; sur le matériel sur pied optimal pour une croissance maximale des différentes espèces à différents stades de développement; sur les facteurs influant sur la production maximale; sur l'établissement d'arboretums et de parcelles d'essais pour déterminer les espèces ayant les plus grandes possibilités pour les plantations.

Il faut également souligner l'importance des recherches sur la propagation végétative qui permettraient de développer le traitement en taillis ou même en taillis sous futaie. Il en a été question à propos du systèmes taungya mais il faut insister sur l'importance des études fondamentales sur les méristèmes apicaux.

Il semble que dans le domaine de la sylviculture il y ait une duplication excessive des recherches; mais la manipulation du peuplement devant être conforme aux principes écologiques, il importe de tenir compte des conditions particulières des stations, ce qui justifie cette répétition. On pourrait toutefois au niveau régional développer les mécanismes de coopération et d'échange d'information entre les zones écologiquement voisines.

Plantations

Destruction de la forêt

Toute recherche visant à une utilisation plus complète de la forêt aura des retombées sur les plantations de conversion : commercialisation d'un plus grand nombre d'essences ; utilisation du bois pour la production d'énergie, de bois de trituration et de pâte à papier.

Identification de types de forêts en fonction des difficultés d'élimination. Répartition du matériel forestier par catégories de diamètre; possibilités d'utilisation de photographies aériennes ; étude plus poussée des

coûts d'élimination en fonction des structures; corrélations structure/coût; essais de destruction très longtemps à l'avance; évolution.

Recherches sur l'écologie, la biologie et la physiologie des principales espèces, par exemple :

- Recherche des meilleures espèces;
- Recherches de base sur le tempérament des essences utilisées (en particulier comportement vis-à-vis de l'éclairement, de certains types de sol, du recrû, de la concurrence);
- Rythmes naturels de croissance et de reproduction sexuée; aptitude à la multiplication végétative (greffage, bouturage).

Amélioration génétique

Il s'agit de produire un matériel de plantation aux hautes performances, se dégageant rapidement de la concurrence, dont l'homogénéité facilite l'utilisation et l'entretien. En même temps, il s'agit d'assurer une source certaine, locale et concentrée de ce matériel végétal. Par exemple :

- Recherche, récolte, conservation de provenances;
- Études comparatives de provenances, sélection sur la rapidité de croissance, la qualité, la résistance aux ravageurs;
- Sélection individuelle, tests de descendances;
- Sélection, conservation, isolement de clones;
- Isolement et multiplication d'hybrides, exploitation de l'hétérosis;
- Vergers.

Recherches sylvicoles

- Étude des meilleurs types de plants (pourcentage de reprise, rapidité de reprise, résistance à la concurrence);
- Poursuite de l'observation de diverses superficies traitées en conversion; mise au point d'autres techniques; recherche de sites particulièrement favorables;
- Études sur la densité de mise en place (nombre, écartement), en fonction des risques que présentent les chutes de bois mort et, éventuellement, sur les règles d'éclaircie;
- Intérêt économique de la fertilisation;
- Évolution des recrûs forestiers, sur divers types de destruction de forêt et en fonction du type et de la structure de la forêt préexistante; répercussion sur les difficultés d'entretien;
- Possibilité d'établir des peuplements à partir de boutures.

Recherches sur les ravageurs et les maladies

- Importance relative des attaques en plantations de conversion (par rapport aux autres types de plantation);
- Création de peuplements mélangés en liaison avec l'intensité des attaques des insectes perçeurs de bourgeons.

Recherches d'ordre économique

- Coûts pour chacune des phases de la conversion; possibilités de réduction;
- Éléments du coût d'une campagne de plantation dans divers cas;
- Rentabilité intégrant tous les facteurs.

Aménagement de la faune sauvage

Il est urgent d'effectuer des recherches sur l'évolution des populations animales dans les écosystèmes forestiers tropicaux, et en particulier sur les gros mammifères qui représentent des ressources alimentaires précieuses et contribuent au développement des zones touristiques. Un programme de prélèvement de ressources animales n'a des chances d'être couronné de succès que s'il est fondé sur une connaissance satisfaisante des charges utiles des divers milieux, des densités et des structures des populations des espèces concernées ainsi que de leur modification par : *a*) l'exploitation en vue de la production de bois; *b*) l'aménagement en vue de la production d'animaux sauvages; *c*) les changements du couvert forestier; *d*) les plantations; *e*) l'agriculture itinérante; *f*) les introductions d'essences forestières et d'animaux exotiques; *g*) l'emploi des biocides.

Systèmes agri-sylvicoles

Le Comité de la mise en valeur des forêts dans les tropiques de la FAO, devant l'impossibilité de procéder à une étude exhaustive en raison des moyens limités, a encouragé les études de cas, dans le cadre des projets de terrain (FAO/PNUD), notamment en Guinée et au Togo, en Afrique. Cette méthode avait l'avantage d'étudier le problème dans le cadre réel d'opérations de terrain. L'agriculture itinérante ne peut en effet faire l'objet de recherches sans tenir compte d'un cadre économico-social donné, d'objectifs et de moyens bien définis.

Les recherches continuent non seulement pour rationaliser l'agriculture itinérante ou pour maintenir les terres des tropiques humides partiellement sous forêts en pratiquant des cultures d'arbres ou, quand l'élevage est possible, en les transformant en prairies artificielles, mais aussi pour établir une agriculture sédentaire. Indépendamment des études agroclimatologiques (notamment pour le développement de la culture du riz dans le Sud-Est asiatique) qui permettraient d'orienter le choix des variétés et des modes de culture, d'autres études sont en cours et les possibilités de cultures dans les basses terres tropicales humides ont été résumées par Greenland (1975) : « Les systèmes agricoles possibles pour les petits exploitants que ces travaux suggèrent comprennent l'absence de labour et le mulching des résidus de récolte; des cultures mélangées de variétés à haut rendement, résistantes aux ravageurs et aux maladies; l'apport d'engrais pour remplacer les éléments nutritifs exportés; l'introduction de légumineuses avec des souches très efficaces de *Rhizobium* pour fournir l'azote au sol et aux autres cultures; et la réduction de l'acidité des sols au moyen de cendres et d'un mulch d'espèces à racines profondes ou encore de chaulage et d'apport d'oligo-éléments, quand la chaux est facilement disponible. Les éléments d'un tel système agricole n'ont

pas encore été intégrés et testés ensemble, mais ce n'est heureusement pas un préalable essentiel à leur mise en application. A mesure que des graines améliorées à haut rendement, du matériel résistant aux ravageurs et aux maladies sont disponibles, que des engrais sont apportés, que des légumineuses inoculées par des souches bactériennes fixatrices d'azote très efficaces sont plus largement diffusées et utilisées, les rendements augmenteront, et le raccourcissement des périodes de jachère ainsi que l'allongement des périodes de culture dans les systèmes d'agriculture itinérante auront des effets de moins en moins graves. L'évolution vers une agriculture sédentaire et continue se fera naturellement. »

Ces recherches, en particulier sur un plan régional, comprennent l'étude des systèmes intégrés d'utilisation des terres, des effets sur le sol de certaines plantes utilisées dans les jachères, des effets sur l'environnement des divers types d'agriculture itinérante et des facteurs démographiques, sociaux et économiques relatifs aux systèmes d'utilisation des terres.

Le système taungya mérite une attention particulière, car il peut être utilisé soit pour résoudre un problème alimentaire local, soit pour créer la base d'une industrie forestière.

Dans le premier cas, on a encore beaucoup à apprendre sur la restauration de la fertilité des sols (particulièrement dans le cas de courtes rotations), sur les pertes en éléments nutritifs au cours de la culture et sur les réactions des sols ferrallitiques aux diverses intensités d'utilisation et aux différentes techniques d'aménagement. Si l'on envisage d'adopter un programme agrisylvicole soutenu pour ces sols ferrallitiques en Afrique occidentale, on doit se poser un certain nombre de questions et leur trouver des réponses. Ces questions sont relatives aux problèmes suivants :

Influence des diverses essences forestières et des cultures sur les propriétés physico-chimiques des sols;

Tendances de la fertilité et de la productivité de ces sols sous des systèmes combinés de cultures d'arbres et de plantes herbacées, et de types d'exploitation (espacement, durée des cultures);

Quantité et vitesse de décomposition de la matière organique (et des éléments nutritifs qu'elle renferme) ajoutée pendant la rotation, ainsi que la nature du rétablissement de la structure originelle du sol et de ses caractéristiques à la fin d'une rotation de cinq à dix ans d'une espèce productrice de pâte de bois;

Effets de la récolte de bois et de produits agricoles sur les éléments nutritifs;

Effets de l'adoption du régime du taillis au lieu du régime de la futaie sur la production de bois et de produits agricoles, et l'exportation des éléments nutritifs;

Effets des engrais sur la productivité des cultures d'arbres et de plantes vivrières, sur le recyclage de la litière et sur l'utilisation continue de la station pour la production retirée de ces cultures ou d'une combinaison quelconque de celles-ci.

S'il s'agit au contraire de production industrielle de bois, certaines recherches spécifiques devront être développées. L'étude de l'autécologie des essences locales grégaires devra être complétée. Des essais de sélection et de bouturage, sans méconnaître les dangers d'une grande homogénéité génétique, devront être poursuivis comme le fait déjà le Centre technique forestier tropical au Congo. La mécanisation de certains travaux, notamment en savanes guinéennes, devra être étudiée de même que le traitement particulier de certains sols à cuirasses.

Les problèmes de concurrence sont doubles. Ils concernent d'abord les éléments initiaux du recrû naturel et les plantes adventices socialisées par l'uniformisation des conditions mésologiques, domaine qui peut relever de la mécanisation ou qui pourrait bénéficier des connaissances acquises en matière d'herbicides et d'arboricides. Les principaux groupes végétaux concurrentiels préoccupants en Afrique sont les Mimosacées (*Mimosa asperata* notamment), des Scitaminées (*Aframomum, Palisota, Clinogyne* spp., etc.) et des graminées cespiteuses et rhizomateuses en savane.

Ils concernent ensuite la compétition au sein des peuplements de remplacement, qui soulève des problèmes de densité de ces peuplements et d'intensité d'éclaircie des sous-étages ainsi que de productivité. Les dangers d'incendie et l'uniformité des produits, la productivité globale, nécessitent des solutions adaptées.

Mais c'est surtout dans le domaine des travaux préparatoires à l'établissement des plans d'aménagement que les efforts initiaux devraient être consacrés à une revue et à une mise à jour des couvertures aériennes des zones favorables au point de vue des transports, quant à l'état actuel de la couverture végétale; à la connaissance de la distribution des grands groupes de sols et de leur degré d'utilisation ou de dégradation, ainsi qu'à une mise à jour des caractères démographiques de ces zones.

Lutte contre l'enherbement et l'embroussaillement

Les recherches effectuées au cours des vingt dernières années ont eu pour conséquence une bien meilleure connaissance des espèces indésirables et des techniques de lutte contre celles-ci. L'application effective de ces connaissances a varié d'une région à l'autre; cependant une expérience suffisante est à présent acquise pour orienter les recherches nécessaires. Dans de nombreux cas, des efforts de recherche relativement peu importants peuvent être suffisants pour adapter les techniques existantes aux nécessités locales.

Les recherches sont les plus avancées en Australie et aux États-Unis, où l'on a adopté des techniques de lutte modernes. Des informations nombreuses, notamment sur l'élimination des arbres indésirables dans les forêts naturelles, sont disponibles en Afrique orientale et en Afrique occidentale. Dans ces régions, il est nécessaire de trouver des solutions à des problèmes importants, mais la poursuite et le développement des programmes existants devraient fournir l'information requise en un temps relativement court. Dans plusieurs autres régions tropicales d'Afrique, cependant, y compris le bassin du Zaïre, les progrès ont été moindres et il est urgent de mettre en œuvre des programmes complets de recherches.

Quelques-uns de ces besoins en matière de recherche sont mentionnés ci-dessous et on leur a conféré des degrés de priorité selon le système suivant :

Priorité A. Recherches dont le rapport profit/coût est élevé, qui se rapportent aux problèmes essentiels et qui doivent fournir des informations pratiques dans un délai relativement bref;

Priorité B. Recherches concernant des problèmes plus restreints ou à long terme;

Priorité C. Recherches ayant quelques chances de déboucher sur des résultats pratiques.

Dans les pépinières des forêts tropicales, une lutte plus efficace et plus économique contre les espèces indésirables est possible grâce aux herbicides. Pour les planches de semis de conifères et pour les lignes de repiquage, il doit être relativement facile d'adapter les techniques déjà mises au point dans les zones tempérées (priorité A). Pour les feuillus tropicaux, des travaux plus étendus sont nécessaires. Des herbicides semblables à ceux utilisés pour les conifères donneront probablement de bons résultats pour certaines espèces, comme c'est le cas des triazines pour les arbres à grosses graines (priorité B). Pour les eucalyptus, cependant, un type différent de sélectivité est nécessaire et il faudrait faire des essais préliminaires sur une grande variété de composés (priorité A). L'utilisation possible de charbon de bois activé pour protéger quelques-unes des espèces les plus sensibles contre les effets des herbicides persistant dans le sol vaut bien d'effectuer des recherches plus poussées (priorité C).

Lors de l'établissement de plantations forestières, des traitements d'entretien sont nécessaires pendant des périodes de durée variable pour soulager les jeunes arbres des effets concurrentiels de la végétation indésirable environnante. La lutte chimique peut être plus rapide et moins coûteuse que les opérations manuelles. Des recherches sont nécessaires pour mettre au point des traitements sélectifs, efficaces et sûrs, lorsqu'ils sont appliqués à la fois aux arbres et aux espèces indésirables, ou bien, si la sélectivité est insuffisante, découvrir des traitements susceptibles d'épargner les arbres plantés (priorité A). Dans le reboisement des savanes, l'élimination des graminées vivaces indésirables est conduite lors de la préparation du terrain avant la plantation; la lutte peut être menée en cultivant quand les conditions s'y prêtent, mais des recherches supplémentaires sont nécessaires pour trouver des herbicides capables de réduire l'importance de la culture nécessaire et de permettre une lutte plus efficace à meilleur prix (priorité A). La possibilité d'utiliser des légumineuses arborées à croissance rapide et facilement manipulables pour inhiber la croissance des espèces indésirables et augmenter la teneur du sol en azote mériterait d'être plus étudiée (priorité C).

On n'a pas accordé grande attention au semis direct; l'élimination de la croissance en pépinière pourrait entraîner une économie considérable, mais les problèmes de la lutte contre les espèces indésirables ont jusqu'ici rendu cette méthode impraticable. Des traitements avec des herbicides appropriés permettraient de surmonter cette difficulté et des recherches sont nécessaires surtout pour les espèces d'arbres à croissance rapide (priorité B).

En raison de la divergence d'opinion relative à la sécurité d'emploi de l'arsénite de sodium, il est nécessaire de procéder à un réexamen des risques de toxicité du traitement par ce produit dans les pays où celui-ci est encore utilisé (priorité A). Des composés moins toxiques tels que le 2,4-D, le 2,4,5-T, le pichloram, etc., peuvent remplacer l'arsénite, mais des recherches supplémentaires sont nécessaires pour déterminer les sensibilités relatives d'un grand nombre d'espèces tropicales aux différents produits, de façon à les employer au mieux. Il est très souhaitable de tester les méthodes modernes d'injection, car il s'agit probablement de la technique la plus économique (priorité A). Des recherches plus détaillées sont nécessaires sur les dommages causés aux arbres à la suite de l'absorption par les racines des herbicides répandus sur les espèces (priorité B).

Les espèces de *Loranthus*, *Amyema* et *Phtirusa* causent des pertes notables de bois ; les méthodes de lutte par herbicides qui ont donné de bons résultats en Inde, en Australie et aux Antilles, devraient être essayées en Afrique (priorité B).

On manque d'informations de nature écologique sur la concurrence entre les arbres et les espèces indésirables. Certaines graminées vivaces sont des concurrents sérieux et figurent ainsi parmi les espèces indésirables les plus gênantes. On possède toutefois peu d'informations sur les inconvénients relatifs d'autres associations d'espèces indésirables ainsi que sur les situations qui permettraient l'établissement de plantations sans avoir recours à des mesures de lutte coûteuses. Les bénéfices qui pourraient résulter de mesures de lutte plus adaptées à des situations particulières seraient assez considérables (priorité B).

L'utilisation croissante des herbicides en foresterie doit s'accompagner de recherches plus intensives sur leurs effets secondaires. On a maintenant la preuve que les risques sont faibles pour les organismes non visés. Des recherches suivies sont cependant nécessaires pour prévenir la pollution des eaux et des sols par les résidus de biocides rémanents. On ne sait pas grand-chose sur les effets des herbicides sur les micro-organismes du sol et il est souhaitable de recueillir des informations sur cette question (priorité B).

Conséquences des travaux forestiers sur l'environnement

Le Comité de la mise en valeur des forêts dans les tropiques de la FAO a recommandé, lors de sa troisième session (mai 1974), que la FAO continue de donner des orientations pratiques pour les opérations forestières, y compris celles relatives aux forêts marécageuses. Il a aussi recommandé des études supplémentaires sur les systèmes de transport à longue distance. Ce comité a en effet reconnu le rôle primordial des routes forestières non seulement dans le transport des bois, mais aussi dans l'aménagement forestier et les autres modes d'utilisation des terres. Il a exprimé son inquiétude quant aux perturbations du sol résultant

de la construction des routes et il a été recommandé de traiter à fond les techniques de protection des sols dans le manuel de la FAO sur les routes forestières. Le comité a également souligné que le transport par câble devait être considéré comme une solution de rechange par rapport au transport routier dans le cas des fortes pentes sujettes à l'érosion.

Les solutions aux atteintes à l'environnement provoquées par les industries de pâte et papier varient d'un pays à l'autre; de nombreux pays continuent de promulguer une législation adéquate et de mettre au point des techniques de lutte, alors que d'autres en sont seulement à la prise en considération de ces problèmes. Les techniques de lutte contre cette forme de pollution comprennent l'amélioration de l'efficacité du lavage, la fermeture des systèmes de tamisage, la réduction de la consommation de l'eau de l'usine de blanchiment, l'entraînement des produits de condensation, l'installation d'équipements pour réduire les émissions atmosphériques et des stations de traitement externe; mais aussi l'emploi de techniques n'ayant pas encore fait leurs preuves sur le plan commercial, en particulier les nouveaux procédés de rapage et de blanchiment, des équipements entièrement nouveaux et des procédés de traitement complètement différents. Plusieurs usines de pâte au sulfate fonctionnent avec des circuits d'eau presque entièrement fermés pour le lavage et le tamisage, et la technique du blanchiment approche du moment où l'on pourra recycler l'effluent. Alors que la recherche et le développement en matière de lutte contre la pollution sont surtout réalisés par les entreprises industrielles, il est nécessaire de procéder à un échange de données entre les pays; cela aura pour effet de réduire la duplication des efforts, avec pour conséquence une certaine inefficacité au niveau de l'application.

Bibliographie

Limites biologiques de la transformation des écosystèmes forestiers tropicaux

AAMISEPP, A.; OSVALD, H. Influence of higher plants upon each other-allelopathy. *Nova Acta Regiae Societatis Scientiarum Upsaliensis*, ser. IV, vol. 18, no. 2, 1961, p. 1–19.

AUBERT, M. Télémédiateurs chimiques et équilibre biologique océanique. Théorie générale. *Rev. Intern. Océanogr. Méd.*, 21, 1971, p. 5–16.

BARRETT, G. W.; VAN DYNE, G. M.; ODUM, E. P. Stress ecology. *Bio-Science*, vol. 26, no. 3, 1976, p. 192–194.

BETHEL, J. S. Problems in relating economic to biological production. In: *Records of Proceedings 12th Pacific Science Congress* (Canberra), vol. 1 (Abstracts of papers), 1971, p. 110.

BONNER, J. The role of toxic substances in the interactions of higher plants. *Bot. Rev.*, 16, 1950, p. 51–65.

BÖRNER, H. Liberation of organic substances from higher plants and their role in the soil sickness problem. *Bot. Rev.*, 26, 1960, p. 393–424.

CATINOT, R. Le présent et l'avenir des forêts tropicales humides. *Bois et Forêts des Tropiques*, n° 154, 1974, p. 3–26.

CONNELL, J. H. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: *Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Numbers Popul.* (Oosterbeek, 1970), p. 298–312.

DOBBEN, W. H. van; LOWE-MCCONNELL, R. H. (eds.). *Unifying concepts in ecology*. Report of the plenary sessions of the first international congress of ecology (The Hague, September 8–14, 1974). The Hague, W. Junk B. V. Publishers; Wageningen, Centre for agricultural publishing and documentation, 1975, 302 p.
Chapters on 'Flow of energy and matter between trophic levels'; 'Comparative productivity in ecosystems'; 'Diversity, stability and maturity in natural ecosystems'; 'Diversity, stability and maturity in ecosystems influenced by human activities'; 'Strategies for management of natural and man-made ecosystems'.

DUBOS, R. Humanizing the earth. *Science*, vol. 179, no. 4075, 1975, p. 769–772.

FAO. *Rapport de la Conférence FAO sur l'établissement de programmes coopératifs de recherche agronomique entre pays ayant des conditions écologiques semblables en Afrique. Zone guinéenne* (Ibadan, 1971). Rome, 1972, 313 p.

——. Management properties of ferralsols (by A. Van Wambecke). *Soils Bulletin*, 23, 1974, 129 p.

GARB, S. Differential growth inhibitors produced by plants. *Bot. Rev.*, 27, 1961, p. 422–443.

GOLLEY, F. B. Structural and functional properties as they influence ecosystem stability. In: *Proceedings of the 1st International Congress of Ecology* (The Hague, September 1974), p. 97–102. Wageningen, Centre for agricultural publishing and documentation, 1974, 414 p.

GOODALL, D. W. *Predicting the results of human intervention in the moist tropics*. FAO, 1975, 6 p. multigr.

HARTSHORN, G. S.; ORIANS, G. H. *Diversity, stability and maturity in tropical forest ecosystems*. FAO, 1975, 26 p. multigr.

JACOBS, J. Diversity, stability and maturity in ecosystems influenced by human activities. In: *Proceedings of the 1st International Congress of Ecology* (The Hague, September 1974), p. 94–95. Wageningen, Centre for agricultural publishing and documentation, 1974, 414 p.

JEFFERS, J. N. R. Future prospects of systems analysis in ecology. In: *Proceedings of the 1st International Congress of Ecology* (The Hague, September 1974), p. 255–259. Wageningen, Centre for agricultural publishing and documentation, 1974, 414 p.

LABORIT, H. *Biologie et structure*. Paris, Gallimard, 1968, 187 p.

MAY, R. M. *Diversity, stability and maturity in natural ecosystems, with particular reference to the tropical moist forests*. FAO, 1975, 9 p. multigr.

MULLER, C. H. The role of chemical inhibition (allelopathy) in vegetational composition. *Bull. Torrey Bot. Club*, 93, 1966, p. 332–351.

——. Allelopathy as a factor in ecological process. *Vegetation*, 18, 1969, p. 348–357.

ODUM, E. P. The strategy of ecosystem development. *Science*, 164, 1969, p. 262–270.

PRESTON, F. W. Diversity and stability in the biological world. In: *Diversity and stability in ecological systems*, p. 1–12. Upton, N.Y., Brookhaven National Laboratory, Biol. Dept., Brookhaven Symposia in Biology (May 26–28, 1969), no. 22.

ROVIRA, A. D. Plant root exudates. *Bot. Rev.*, 35, 1969, p. 35–57.

SINGH, K. D. Spatial variation patterns in the tropical rain forest. *Unasylva* (FAO), vol. 26, no. 106, p. 18–23.

SYNNOTT, T. J. *The impact, short and long-term, of silvicultural, logging and other operations on tropical moist forest.* FAO, 1975, 18 p. multigr.

Unesco. *Use and conservation of the biosphere.* Paris, Unesco, 1970, 272 p. *Utilisation et conservation de la biosphère.* Paris, Unesco, 1970, 305 p.

——. *Expert panel on the rôle of systems analysis and modelling approaches in the Programme on Man and the Biosphere (MAB).* MAB report series no. 2. Paris, Unesco, 1972, 50 p. *Groupe d'experts sur le rôle de l'analyse des systèmes et des modèles dans le Programme sur l'Homme et la Biosphère (MAB).* Série des rapports MAB n° 2. Paris, Unesco, 1972, 60 p.

United Nations. *Proceedings of the United Nations Scientific Conference on the Conservation and Utilization of Resources* (17 August–6 September 1949, Lake Success, New York). New York, United Nations, Dept. of Economic Affairs, 8 vol., 1950.

WHITTAKER, R. H.; FEENY, P. P. Allelochemics: chemical interactions between species. *Science*, 171, 1971, p. 757–770.

WOODS, F. W. Biological antagonisms due to phytotoxic root exudates. *Bot. Rev.*, 26, 1960, p. 546–549.

Sylviculture. Plantations d'enrichissement. Exploitation forestière

ANON. *Checklist of literature on ecological aspects of silviculture.* Bogor, Indonesia, BIOTROP, 1974, 76 p.

AUBRÉVILLE, A. La forêt coloniale: les forêts de l'Afrique occidentale française. *Ann. Acad. Sci. Colon.* (Paris), 9, 1938, p. 1–245.

BAIDOE, J. F. The management of the natural forests of Ghana. In: *7th World Forestry Congress* (Buenos Aires, Argentina), 1972, 7 CFM/C:1/4 E, 10 p.

BAUR, G. N. *The ecological basis of rain forest management.* Forestry Commission of New South Wales, Australia, 1961–62, 499 p. Rome, FAO, André Meyer Fellowship Programme Report, 1962, 499 p.

BRITWUM, S. P. K. *Natural and artificial regeneration practices in the high forest of Ghana.* Rome, FAO, 1975, 8 p. multigr.

CATINOT, R. Sylviculture tropicale en forêt dense africaine. *Bois et Forêts des Tropiques*, n°s 100, 101, 102, 103, 104, 1965, p. 5–18, 3–16, 3–16, 3–16, 17–30.

——. (en collaboration avec LEPITRE, C.; CAILLIEZ, F.). Note condensée sur un protocole d'aménagement expérimental en forêt dense tropicale africaine. In: *Rapport 2e session Comité de la mise en valeur des forêts dans les tropiques*, p. 30–41. Rome, FAO, 1969.

——. Les éclaircies dans les peuplements artificiels de forêt dense africaine. Principes de base et application aux peuplements artificiels d'okoumé. *Bois et Forêts des Tropiques*, n° 126, 1969, p. 15–38.

——. Le présent et l'avenir des forêts tropicales humides. *Bois et Forêts des Tropiques*, n° 154, 1974, p. 3–26.

DAWKINS, H. C. *Felling damage.* Technical Note, Forest Department (Entebbe, Uganda), no. 6/58, 1958a, 2 p.

——. *The management of natural tropical high forest with special reference to Uganda.* Oxford, Commonwealth Forestry Institute, no. 34, 1958b, 155 p.

——. Crown diameters: their relation to bole diameters in tropical forest trees. *Commonwealth Forestry Review* (London), vol. 42, no. 4, 1963, p. 318–333.

DONIS, C. La forêt dense congolaise et sa sylviculture. *Bulletin agricole du Congo belge* (Bruxelles), n° 2, 1956, p. 47.

DUVIGNEAUD, P. (ed.). *Productivity of forest ecosystems. Productivité des écosystèmes forestiers.* Paris, Unesco, 1971, 707 p.

FAO. *Tropical silviculture*, vol. I, II, III. Rome, 1957, 1958, 190, 415, 101 p.

——. *Exploitation and transport of logs in dense tropical forests.* Forest Development, no. 18. *Exploitation et transport des grumes en forêt dense tropicale.* Mise en valeur des forêts, n° 18. Rome, 1974, 100 p.

——. *Logging and log transport in man-made forests in developing countries.* Rome, FAO/SWE/TF 116, 1974, 134 p.

IUFRO. *Preliminary report of ad hoc Committee on tropical forestry research.* June 18, 1975, 9 p.

KIO, P. R. O. What future for natural regeneration of tropical high forest? An appraisal with examples from Nigeria and Uganda. In: *Proceedings 6th annual Conference of the Forestry Association of Nigeria*, 1975.

KOCHUMMEN, K. M. Natural plant succession after farming in Sungei Keoh. *Malayan Forester*, vol. 29, no. 3, 1966, p. 170–181.

LAMB, A. F. A. Artificial regeneration within the humid lowland tropical forest. *Commonwealth Forestry Review*, vol. 48, no. 1, 1969, p. 41–53.

LIEW, T. C. An analysis on staff, cost and labour in protective tree marking and climber cutting prior to logging. In: *Laporan 1971 Penyelidek Hutan, Negeri Sabah* (Sandakan, Sabah), 1973, p. 68–77.

LOWE, R. G. Research reports and lecture notes on the Tropical Shelterwood System. Ibadan, Nigeria, Federal Department of Forest Research, 1964–66, non publié, multigr.

——. *Some effects of stand density on the growth of individual trees of several plantation species in Nigeria.* University of Ibadan, Nigeria, Faculty of Agriculture, Forestry and Veterinary Science, Ph. D. thesis, 1971, 249 p.

——. *Nigerian experience with natural regeneration in tropical moist forest.* Rome, FAO, 1975, 14 p. multigr.

LUNDGREN, B. *Ecological comparison between softwood monoculture and natural forests in East Africa.* Stockholm, Royal College of Forestry, 1974, 33 p. multigr.

MERVART, J. Growth and mortality rates in the natural high forest of western Nigeria. *Nigeria Forestry Information Bulletin* (Ibadan), new series, 22, 1972, 28 p.

MOORE, D. *Enrichment of the species composition in relation to management of the tropical moist forest.* Rome, FAO, 1975, 8 p. multigr.

PALMER, J. R. Towards more reasonable objectives in tropical high forest management for timber production. *Commonwealth Forestry Review* (London), vol. 54, no. 3–4, 1975, p. 273–289.

——; DAWKINS, H. C. *Silvicultural research programme 1971–75.* Kuching, Sarawak, Silvicultural research section, Forest Research Branch, Forest Department, 1971.

REDHEAD, J. F. An analysis of logging damage in lowland rain forest, western Nigeria. *Nigeria Forestry Information Bulletin* (Ibadan), new series, 10, 1960, p. 5–16.

ROLLET, B. *L'architecture des forêts denses humides sempervirentes de plaine.* Nogent-sur-Marne, France, Centre technique forestier tropical, 1974, 298 p.

SARGENT, K. J. *An analysis of problems affecting the development of forestry and forest industries in West Malaysia.* Technical Report, UNDP/FAO project FO:SF/MAL 16. Rome, FAO, no. 1, 1970, 229 p.

TOMLINSON, P. B.; GILL, A. M. Growth habits of tropical trees: some guiding principles. In: Meggers, B. J.; Ayensu, E. S.; Duckworth, W. D. (eds.). *Tropical forest ecosystems ni Africa and South America: a comparative review*, p. 129–143. Washington, D.C., Smithsonian Institution, 1973, 350 p.

TROUP, R. S. Silvicultural systems. In: *Oxford manuals of forestry.* Oxford, Clarendon Press, 1928, 199 p.

WADSWORTH, F. H. Tropical forest regeneration practices. In: *Duke University tropical forestry Symposium.* Durham, North Carolina, Duke University, School of Forestry, April 1965, 29 p.

WYATT-SMITH, J. Survival of seedlings of meranti sarang punai (*Shorea parvifolia Dyer*) and kempas (*Koompassia malaccensis* Benth.) in belukar. *Malayan Forester*, vol. 12, no. 3, 1949a, p. 144–148.

——. Natural plant succession. *Malayan Forester*, vol. 12, no. 3, 1949b, p. 148–152.

WYATT-SMITH, J. Survival of isolated seedbearers. *Malayan Forester*, vol. 17, no. 1, 1954, p. 30–32.

——. Changes in composition in early natural plant succession. *Malayan Forester*, vol. 18, no. 1, 1955, p. 44–49.

——. Seedling/sapling survival of *Shorea leprosula*, *Shorea parvifolia* and *Koompassia malaccensis*. *Malayan Forester*, vol. 21, no. 3, 1958, p. 185–193.

——. *Manual of Malayan silviculture for inland forests.* Kuala Lumpur, Malayan Forest Record, no. 23, 1963, 400 p.

Aménagement de la faune sauvage

ASIBEY, E. O. A. Wildlife as a source of protein in Africa south of the Sahara. In: *Report of the fourth session of the working party on wildlife management of the African Forestry Commission* (Nairobi, 1–3 February 1972). Rome, FAO, 1972.

CAUGHLEY, C. Sustained-yield harvesting. In: *Report of the fourth session of the working party on wildlife management of the African Forestry Commission* (Nairobi, 1–3 February 1972). Rome, FAO, 1972.

CHARTER, J. R. The economic value of wildlife in Nigeria. In: *Forestry Association of Nigeria, First Annual Conference* (Ibadan), 1970, p. 1–12.

CHOUDHURY, S. R. Forestry and wildlife conservation in the tropics. *Indian Forester*, vol. 101, no. 1, 1975, p. 45–46.

DARLING, F. F. *Wildlife in an African territory.* London, Oxford University Press, 1960, 166 p.

DASMANN, R. F. Biomass, yield and economic value of wild and domestic ungulates. In: *International Union of Game Biologists*, p. 227–235, 1965.

DEN HARTOG, A. P.; de VOS, A. The use of rodents as food in tropical Africa. *FAO Nutrition Newsletter*, vol. 11, no. 2, 1973, p. 1–14.

DE VOS, A.; JONES, T. *Proceedings Symposium on land use and wildlife management* (Nairobi, 1967). Special issue of the *East African Agriculture and Forestry J.*, 33, 1968, 297 p.

——; KAITTANY, K. M. *Selected bibliography on the economic uses of wildlife and wildlife products in Africa.* 1972, 10 p.

FAO. Le rôle de la faune sauvage et des parcs nationaux dans la foresterie tropicale. In: *Comité de la mise en valeur des forêts dans les tropiques. Rapport de la 2e session*, p. 96–105. Rome, FAO, octobre 1969.

RINEY, T. The international importance of African wildlife. *Unasylva* (FAO), vol. 15, no. 2, 1961, p. 75–80.

——. The economic use of wildlife in terms of its productivity and its development as an agricultural activity. In: *First FAO Regional Meeting on Animal Production and Health* (Addis Ababa), 1964, 3 p.

——. *Conservation and management of African wildlife.* UNDP Technical Assistance Report. Rome, FAO, 1967, 35 p.

——; HILL, P. *Conservation and management of African wildlife. English-speaking country reports (Botswana, Ethiopia, Kenya, Malawi, Nigeria, Sierra Leone, Somali Republic).* UNDP Technical Assistance Report. Rome, FAO, 1967, 145 p.

——; ——. *Conservation et aménagement de la faune et de son habitat en Afrique. Rapports sur les pays francophones (Burundi, Cameroun, Congo, Dahomey, Haute-Volta, Mali, République Centrafricaine, Sénégal, Tchad).* UNDP Technical Assistance Report. Rome, FAO, 1967, 135 p.

SPILLET, J. J. Economic aspects of wildlife conservation; values of consumptive and non-consumptive uses of wildlife. In: *IUCN 11th Technical Meeting* (New Delhi), p. 121–129, 1970.

TALBOT, L. M. Wild animals as source of food. In: *Proceedings 6th International Congress Nutrition* (Edinburgh), p. 243–251, 1964.

—— *et al. The meat production potential of wild animals in Africa.* Edinburgh, Commonwealth Bureau of Animal Breeding and Genetics, 16, 1965, v+42 p.

Parcours en forêt

BARR, N. C. Nutrition of grazing animals. *Tropical Grasslands*, vol. 5, no. 1, 1971, p. 50–53.

BRUCE, R. C. Effect of *Centrosema pubescens* Benth. on soil fertility in the humid tropics. *Queensland Journal of Agricultural and Animal Science*, 22, 1965, p. 221–226.

EVANS, T. R. Species for coastal pastures—their strengths and weaknesses. *Tropical Grasslands*, vol. 5, no. 1, 1971, p. 45–50.

FERNANDEZ, D. E. F. Effect of pasture on the yield of coconut. Annual Report of the Coconut Research Institute of Ceylon 1967. *Ceylon Coconut Quarterly*, vol. 19, no. 1–2, 1968, p. 54–56.

FREMOND, Y.; BRUMIN, C. Cocotier et couverture du sol. *Oléagineux*, vol. 21, n° 6, 1966, p. 361–364.

GROF, B. Establishment of legumes in the humid tropics of northeastern Australia. In: *Proceedings of the 9th International Grassland Congress*, vol. II, 1965, p. 1137–1142.

KRISHNA MARAR, M. M. Intercultivation in coconut gardens—its importance. *Indian Coconut Journal*, vol. 4, no. 4, 1953, p. 131–137.

——. Trial of intercultivation practices in coconut gardens. *Indian Coconut Journal*, vol. 14, no. 3, 1961, p. 87–99.

MCCARTHY, W. D.; NUTHALL, P. L.; HIGHAM, C.; FERGUSON, D. Economic evaluation of land use alternatives for the Southern Wallum region, Queensland. *Tropical Grasslands*, vol. 4, no. 3, 1970, p. 195–212.

RODRIGO, E. Fodder grass experiment (Lunuwila). In: *Annual Report Coconut Research Scheme*, 1943, p. 11.

ROMBAUT, D. *Élevage bovin sous palmiers.* Rome, FAO, 1972.

——. Étude sur l'élevage bovin dans les palmeraies de Côte-d'Ivoire. *Oléagineux*, vol. 29, n° 3, 1974, p. 121–125.

SILVA, M. A. T. de. Cover crops under coconuts. *Ceylon Coconut Planters' Review*, vol. 11, no. 1–2, 1961, p. 17–22.

TEITZEL, J. K. Pastures for the wet tropical coast. *Queensland Agricultural Journal*, vol. 95, 1969, p. 304–314, 380–388, 464–471, 532–537.

WHITEMAN, P. C. ; HUMPHREYS, L. R. ; MONTEITH, N. H. (eds.). *A course manual in tropical pasture science.* Brisbane, Watson Ferguson, 1974.

Plantations forestières

AUBRÉVILLE, A. Érosion sous forêts et érosion en pays déforesté dans la zone tropicale humide. *Bois et Forêts des Tropiques* (Nogent-sur-Marne), n° 68, 1959, p. 3-14.

BAILLIE, I. C. *An occurrence of charcoal in soil under primary forest.* Kuching, Sarawak, Forest Department, unpublished report, 1971, 10 p.

BENEDICT, W. V. *Protecting plantations of long-fibre tree species from loss by insects and diseases.* Technical Report, UNDP/SP project MAL/12. Rome, FAO, no. 4, 1971, 24 p.

BENNETT, R. M. *A forest plantation scheme for the New Hebrides.* Port Vila, Department of Agriculture, 1974, 16 p.

BOYCE, J. S. *Forest plantation protection against diseases and insect pests.* Rome, FAO, 1954, 41 p.

BROWNE, F. G. Storm forest in Kelantan. *Malayan Forester* (Kuala Lumpur), vol. 12, no. 1, 1949, p. 28-33.

——. *Pests and diseases of forest plantations: an annotated list of the principal species occurring in the British Commonwealth.* Oxford, Clarendon Press, 1968, 11+1 330 p.

BURLEY, J.; KEMP, R. H. Centralised planning and international cooperation in the introduction and improvement of tropical tree species. In: *Second General Congress of the Society for the Advancement of breeding researches in Asia and Oceania* (New Delhi), 1972, 11 p.

——; NICKLES, D. G. (eds.). *Proceedings of a IUFRO meeting on tropical provenance and progeny research and international cooperation* (Nairobi, Kenya, 1973). Oxford, Commonwealth Forestry Institute, 1973, 597 p.

CATINOT, R. Plantation intensive des essences forestières sous les Tropiques humides. Environnement et principaux problèmes régionaux de recherches. In: *Rapport de la Conférence FAO sur l'établissement de programmes coopératifs de recherche agronomique entre pays ayant des conditions écologiques semblables en Afrique. Zone guinéenne* (Ibadan, 1971), p. 271-276. Rome, FAO, 1972, 313 p.

CHARTER, J. R.; KEAY, R. W. J. Assessment of the Olokemeji forest control experiment 28 years after institution. *Nigeria Forestry Information Bulletin* (Ibadan), new series, no. 3, 1960.

CHERRETT, J. M. Baits for the control of leaf-cutter ants. I. Formulation. *Tropical Agriculture* (Trinidad), vol. 46, no. 2, 1969, p. 81-90. II. Toxicity evaluations of Mirex 450, Aldrin and Dieldrin to *Acromyrex octospinosus. Tropical Agriculture* (Trinidad), vol. 46, no. 3, 1969, p. 211-219. III. Waterproofing for general broadcasting. *Tropical Agriculture* (Trinidad), vol. 46, no. 3, 1969, p. 221-231.

DUGAIN, F.; FAUCK, R. Erosion and run-off measurements in middle Guinea. Relations with certain cultivations. In: *3rd Inter-African Soils Conference* (Dalaba), 1959.

FAO. *Catalogues de graines forestières.* Rome, FAO, 1956, 1961, 1975, 178, 523, 283 p.

——. *Tree seed notes.* 2. *Humid tropics.* Rome, FAO, 1955, p. 187-354.

——. *Tree planting practices in tropical Africa.* Rome, FAO, 1956, 302 p.

——. *Tree planting practices in tropical Asia.* Rome, FAO, 1957, 172 p.

——. *Prácticas de plantación forestal en América latina.* Roma, FAO, 1960, 499 p.

——. World Symposium on man made forest. *Unasylva*, vol. 21, no. 3-4, 1967, p. 1-116.

——. Second world consultation on forest tree breeding (Washington, 1969). *Unasylva*, vol. 24 (2-3), no. 97-98, 1970, p. 1-132.

——. *A manual on establishment techniques in man-made forests.* FO:MISC/73/3. Rome, FAO, February 1973, 108 p.

——. *Report of the 3rd session of the FAO Panel of experts on forest gene resources.* Rome, FAO, May 1974.

——. *Forest genetic resources. Information no. 4.* Rome, FAO, Forestry occasional paper 1975/1, 68 p.

FOURY, P. Comparaison des méthodes d'enrichissement utilisées en forêt dense équatoriale. *Bois et Forêts des Tropiques* (Nogent-sur-Marne), n° 47, 1956, p. 15-25.

GANE, M. Hurricane risk assessment in Fiji. *Commonwealth Forestry Review* (London), vol. 49, no. 3, 1970, p. 253-256.

GROULEZ, J. *Les plantations de conversion dans les forêts tropicales humides.* Rome, FAO (Comité de la mise en valeur des forêts dans les tropiques, 4e session, novembre 1976), FO:FDT/76/7(b), 1976, 31 p.

HOPKINS, B. Observations on savanna burning in the Olokemeji Forest Reserve, Nigeria. *J. Appl. Ecol.* (Oxford), vol. 2, no. 2, 1965, p. 367-381.

IUFRO. *Preliminary report of ad hoc Committee on tropical forestry research.* June 1975, 9 p.

JACOBS, M. R. *Research needs in silviculture and forest management.* Technical report, UNDP/SF project BRA/45. Rome, FAO, no. 1, 1972, 85 p.

JOHNSON, N. E. *Biological opportunities and risks associated with fast growing plantations in the tropics.* Rome, FAO, 1975, 16 p. multigr.

JOHNSTONE, R. C. B. Elephant protection problems in Budongo tropical high forest. In: *9th Commonwealth Forestry Conference* (New Delhi), 1968.

KEMP, R. H. *The control of root feeding nursery pests, with special reference to termites (especially those attacking Eucalyptus spp. in North Nigeria).* Imperial Forestry Institute (Oxford), unpublished thesis, 1956, 39 p.

KING, H. C. Notes on three cyclones in Mauritius in 1945: their effect on exotic plantations, indigenous forest and on some timber buildings. *Empire Forestry Review* (London), vol. 24, no. 2, 1945, p. 192-195.

LAMB, A. F. A. *Impressions of Nigerian forestry after an absence of twenty-three years.* Oxford, Commonwealth Forestry Institute, 1967, 42 p. multigr.

——. *Fast growing timber trees of the lowland tropics. No. 2. Cedrela odorata.* Oxford, Commonwealth Forestry Institute, 1968, 46 p.

——. Artificial regeneration within the humid lowland tropical forest. *Commonwealth Forestry Review* (London), vol. 48, no. 1, 1969, p. 41-53.

——. Tropical pulp and timber plantations, a brief account of forest plantations in the tropics. In: *Proceedings 7th World Forestry Congress* (Buenos Aires), 1972, p. 14.

LAWS; PARKER; JOHNSTONE, R. C. B. *Elephants and their habitats: the ecology of elephants in North Bunyoro, Uganda.* London, Oxford University Press, 1975, 376 p.

LOWE, R. G. Control of termite attack on *Eucalyptus citriodora* Hook. *Empire Forestry Review* (London), vol. 40, no. 1, 1961, p. 73-78.

MONNIER, M. F. Eucalyptus et termites. In: *CCTA Conference* (Pointe Noire), 1958.

PARRY, M. S. Control of termites in *Eucalyptus* plantations. *Empire Forestry Review* (London), vol. 38, no. 3, 1959, p. 287-292.

PHILIP, M. S. *Working plan for Budongo Central Forest Reserve (including Budongo, Siba and Kitigo forests), third revision, for the period 1 July 1964 to 30 June 1974.* Entebbe, Uganda, Forest Department, 1965, 130 p.

REDHEAD, J. F. *Taungya* planting. *Nigeria Forestry Information Bulletin* (Ibadan), new series, no. 5, 1960, p. 13–16.

WADSWORTH, F. H.; ENGLERTH, G. H. Effects of the 1956 hurricane on forests in Puerto Rico. *Caribbean Forester* (Puerto Rico), vol. 20, no. 1–2, 1959, p. 38–51.

WHITMORE, J. L. Myths a bout the establishment of Cedrela. In : *Proceedings of the first symposium on integrated control of Hypsipyla* (IICA-CATIE, Turrialba, Costa Rica), 1973.

WHITMORE, T. C. *Change with time and the role of cyclones in tropical rain forest on Kolombangara, Solomon Islands.* Oxford, Commonwealth Forestry Institute, paper no. 46, 1974, 92 p.

WOOD, P. J. Problèmes de développement forestier dans la zone guinéenne. In: *Rapport de la Conférence FAO sur l'établissement de programmes coopératifs de recherche agronomique entre pays ayant des conditions écologiques semblables en Afrique. Zone guinéenne* (Ibadan, 1971), p. 277–283. Rome, FAO, 1972, 313 p.

——. The evaluation of fast growing species in the tropics. In: *10th Commonwealth Forestry Conference*, 1974, p. 24.

WYATT-SMITH, J. Storm forest in Kelantan. *Malayan Forester*, vol. 17, no. 1, 1954, p. 5–11.

Cultures itinérantes et autres systèmes agri-sylvicoles

AHN, P. M. Some observations on basic and applied research in shifting cultivation. In: *Report on the FAO/SIDA/ARCN Regional seminar on shifting cultivation and soil conservation in Africa* (Ibadan, Nigeria), p. 54–61. Rome, FAO, 1974.

ALLAN, W. *The African husbandman.* Edinburgh, Oliver and Boyd, 1965, 505 p.

ANAKWENZE, F. N.; ETTAH, A. F. The role of forestry in food production in Nigeria. In: *Proceedings 5th annual Conference of the Forestry Association of Nigeria* (Jos), 1974.

BARNETT, A. P.; CARREKAR, J. R.; ABRIENA, F.; JACKSON, W. A.; DOOLEY, A. E.; HOLLADAY, J. H. Soil and nutrient losses in run-off with selected cropping treatments on tropical soils. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 64, 1972, p. 391–394.

BARTLETT, H. R. *Fire in relation to primitive agriculture and grazing in the tropics. Annotated bibliography.* Ann Arbor, University of Michigan, vol. I, 1955, 568 p.

——. *Fire in relation to primitive agriculture and grazing in the tropics. Annotated bibliography.* Ann Arbor, University of Michigan, vol. II, 1957, 873 p.

——. *Fire in relation to primitive agriculture and grazing in the tropics. Annotated bibliography.* Ann Arbor, University of Michigan, vol. III, 1961, 216 p.

BATCHELDER, R. B.; HIRT, H. F. *Fire in tropical forests and grasslands.* United States Army Natick Lab. Techn. Rep., 1966, 380 p.

BAZILEVIČ, N. I.; RODIN, L. E. The biological cycle of nitrogen and ash elements in plant communities of the tropical and subtropical zones. *Forestry Abstr.*, vol. 27, no. 3, 1966, p. 357–368.

BRADFIELD, R. *Intensive multiple cropping.* Los Baños, International Rice Research Institute, 1969, multigr.

BRAUN, H. Shifting cultivation in Africa. In: *Report on the FAO/SIDA/ARCN Regional seminar on shifting cultivation and soil conservation in Africa* (Ibadan, Nigeria), p. 28–29. Rome, FAO, 1974.

BRINKMANN, W. L. F.; VIEIRA, A. N. The effect of burning on germination of seeds at different soil depths, of different tropical tree species. *Turrialba*, 21, 1971, p. 77–82.

——; NASCIMENTO, J. C. de. The effect of slash-and-burn agriculture on plant nutrients in the Tertiary region of Central Amazonia. *Turrialba*, vol. 23, no. 2, 1973, p. 248–290.

BRÜNIG, E. F. Taungya versus shifting cultivation. In: *Proceedings of International Seminar on Employment and transfer of technology in forestry*, p. 197–223. Berlin, 1974.

BUDOWSKI, G. Tropical savannas, a sequence of forest felling and repeated burnings. *Turrialba*, 6, 1956, p. 23–33.

BUDOWSKI, G. Forest successions in tropical lowlands. *Turrialba*, 13, 1961, p. 42–44.

CLARKE, W. C. Maintenance of agriculture and human habitats within the tropical forest ecosystem. *Human Ecology*, vol. 4, no. 3, 1976, p. 247–259.

CONKLIN, H. C. *Hanunóo agricult ure: a report on an integral system of shifting cultivation in the Philippines.* Rome, FAO Forestry Development Paper no. 12, 1957, 209 p. Reedition, Northford, Connecticut, Elliot's Books, 1975.

COULTER, J. K. Soil management systems. In: Drosdoff, M. (ed.). *Soils of the humid tropics*, p. 189–197. Washington, D.C., National Academy of Sciences, 1972, 219 p.

CUNNINGHAM, R. K. The effect of clearing a tropical forest soil. *J. Soil Sci.*, 14, 1963, p. 334–345.

DAUBENMIRE, R. Some ecological consequences of converting forest to savanna in northwestern Costa Rica. *Trop. Ecol.*, 13, 1972, p. 31–51.

DENEVAN, W. M. *The causes and consequences of tropical shifting cultivation.* Rome, FAO, 1975, 10 p. multigr.

DOMMERGUES, Y. Les cycles biogéochimiques des éléments minéraux dans les formations tropicales. *Bois et Forêts des Tropiques*, 87, 1963, p. 9–25.

DONIS, C. *Agriculture itinérante et techniques sylvo-agricoles.* Rome, FAO, 1975, 7 p. multigr.

DOUGLAS, J. S.; HART, J. R. A. de. *Forest farming.* London, Watkins, 1976, 197 p.

DUCKHAM, A. N.; MASEFIELD, G. B., assisted by WILLEY, R. W. and DOWN, K. *Farming systems of the world.* London, Chatto and Windus, 1971, 542 p.

ENABOR, E. E.; ADEYOJU, S. K. *An appraisal of departmental taungya as practised in the South-Eastern State of Nigeria.* Department of Forestry, Misc. Report no. 3, 1975, 80 p.

EYRE, S. R. *Vegetation and soils; a world picture*, 2nd edition. London, Arnold, 1968.

FAO. Shifting cultivation. *Tropical Agriculture* (Trinidad), 34, 1957, p. 159–164.

——. Management properties of ferralsols (by A. Van Wambecke). *Soils Bulletin* no. 23. Rome, FAO, 1974, 129 p.

——. Shifting cultivation and soil conservation in Africa. *Soils Bulletin* no. 24. Rome, FAO, 1974, 248 p.

FAO/SIDA. *Shifting cultivation and soil conservation in Africa. Summaries and Recommendations* (Seminar held at University of Ibadan, Nigeria). Rome, FAO, 1974.

FASSBENDER, H. W. Aspectos eco-pedológicos de la transformación de un ecosistema forestal a un ecosistema agrícola. *Sociedad Venezolana de la Ciencia del Suelo*, Publicación no. 10, 1974, p. 25–43.

FITTKAU, E. J.; KLINGE, H. On biomass and trophic structure of the Central Amazonian rain forest ecosystem. *Biotropica*, vol. 5, no. 1, 1973, p. 2–14.

GÓMEZ-POMPA, A.; VÁZQUEZ-YANES, C.; GUEVARA, S. The tropical rain forest: a non-renewable resource. *Science*, 177, 1972, p. 762–765.

GOUROU, P. The quality of land use of tropical cultivators. In: Thomas, W. L. (ed.). *Man's role in changing the face of the earth*. Chicago, University of Chicago Press, 1956, 1 193 p.

GREENLAND, D. J. The maintenance of shifting cultivation versus the development of continuous management systems. In: *IITA Conference* (Ibadan, November 1970), 11 p.

——. Evolution and development of different types of shifting cultivation. In: *FAO/SIDA/ARCN Regional seminar on shifting cultivation and soil conservation in Africa* (Ibadan, Nigeria). Rome, FAO, 1974.

——. Intensification of agricultural systems with special reference to the role of potassium fertilizers. In: *10th Colloquium, International Potash Institute* (Budapest), 1974.

——. Bringing the green revolution to the shifting cultivator. *Science*, vol. 190, no. 4217, 1975, p. 841–844.

——; KOWAL, J. M. L. Nutrient content of a moist tropical forest of Ghana. *Plant and Soil*, 12, 1960, p. 154–174.

GRINNELL, H. R. *Agri-silviculture: a suggested research programme for West and Central Africa*. Report to International Development Research Centre (IDRC, Ottawa), 1975, 44 p. multigr.

IUCN. *The ecology of man in the tropical environment*. Morges, Switzerland, Publication no. 4, 1964, 355 p.

JANZEN, D. H. Tropical agroecosystems. *Science*, 182, 1973, p. 1212–1219.

JONES, W. O. Manioc; an example of innovation in African economies. *Economic development and cultural change*, vol. 5, no. 2, 1957, p. 97–117.

JORDAN, C. F.; KLINE, J. R. Mineral cycling: some basic concepts and their application in a tropical rain forest. *Annual Rev. Ecol. Syst.*, 3, 1972, p. 33–49.

JURION, F.; HENRY, J. *De l'agriculture itinérante à l'agriculture intensifiée*. Bruxelles, INEAC, 1967, 498 p.

——; ——. *Can primitive farming be modernised?* ONRD/INEAC, hors série, 1969, 457 p.

KELLOGG, C. E. Shifting cultivation. *Soil Sci.*, 95, 1963, p. 221–230.

——; ORVEDAL, A. C. Potentially arable soils of the world and critical measures for their use. *Adv. Agron.*, 21, 1969, p. 109–170.

KING, K. F. S. *Agri-silviculture (the taungya system)*. Bulletin no. 1, Department of Forestry, University of Ibadan, 1968, 109 p.

KLINGE, H.; RODRIGUES, W. A. Biomass estimation in a Central Amazonian rain forest. *Acta Cientifica Venezolana*, 24, 1973, p. 225–237.

KLINGE, H.; RODRIGUES, W. A.; BRÜNIG, E. F.; FITTKAU, E. J. Biomass and structure in a Central Amazonian rain forest. In: Golley, F. B.; Medina, E. (eds.). *Tropical ecological systems: trends in terrestrial and aquatic research*, p. 115–122. Berlin, New York, Springer Verlag, Ecological Studies no. 11, 1975, 398 p.

KNOWLES, R. L. Farming with forestry: multiple land use. *Farm Forestry*, 14, 1972, p. 61–70.

KUECHLER, A. W.; MONTOYA-MAQUIN, J. M. The Unesco classification of vegetation: some tests in the tropics. *Turrialba*, 21, 1971, p. 98–109.

LAL, R. No-tillage, soil properties and maize yields. *Plant and Soil*, 40, 1974, p. 129–143, p. 321–331, p. 589–606.

——. Soil erosion and shifting cultivation. In: *FAO/SIDA/ARCN Regional seminar on shifting cultivation and soil conservation in Africa* (Ibadan, Nigeria). Rome, FAO, 1974.

LAUDELOUT, H. *Dynamics of tropical soils in relation to their fallowing techniques*. Rome, FAO, 1961, 111 p.

LOWE, R. G. *Farm forestry in Nigeria*. Rome, FAO, 1975, 12 p. multigr.

LOWENSTEIN, F. W. Some consideration of biological adaptations of aboriginal man to the tropical rain forests. In: Meggers, B. J. *et al.* (eds.). *Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review*, p. 293–310. Washington, D.C., Smithsonian Institution, 1973, 350 p.

LUGO, A. Tropical ecosystem structure and function. In: Farnworth, E. G.; Golley, F. B. (eds.). *Fragile ecosystems*, p. 67–111. Berlin, New York, Springer Verlag, 1974, 258 p.

MCCLOUD, D. E. (ed.). *A new look at energy resources*. American Society of Agronomy (Madison), Special Publication no. 22, 1974, 50 p.

MCGINNIS, J. T.; GOLLEY, F. B.; CLEMENTS, R. G.; CHILD, G. I.; DUEVER, M. J. Elemental and hydrological budgets of the Panamanian tropical moist forest. *Bio-Science*, 19, 1969, p. 697–700.

MEGGERS, B. J. *et al.* (eds.). *Tropical forest ecosystems in Africa and South America : a comparative review*, p. 321-334. Washington, D. C., Smithsonian Institution, 1973, 350 p.

MERZ, K. *Environmental deterioration in the area of the deciduous moist forest of Ghana caused by utilization*. Rome, FAO, 1975, 4 p. multigr.

MIRACLE, M. P. The Congo basin as habitat for man. In: Meggers, B. J. *et al.* (eds.). *Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review*, p. 335–344. Washington, D.C., Smithsonian Institution, 1973, 350 p.

MORGAN, W. B. Farming practice, settlement pattern, and population density in southeastern Nigeria. *Geog. J.*, 121, 1955, p. 320–333.

NWOBOSHI, L. C. *The soil productivity aspects of agri-silviculture in the West African tropical moist forest zone*. Rome, FAO, 1975, 19 p. multigr.

NYE, P. H. Organic matter and nutrient cycles under moist tropical forest. *Plant and Soil*, 13, 1961, p. 333–346.

——; GREENLAND, D. J. *The soil under shifting cultivation*. Technical Comm. no. 51. Harpenden, Commonwealth Bureau of Soils, 1960, 156 p.

——. Changes in the soil after clearing tropical forest. *Plant and Soil*, 21, 1964, p. 101–112.

OKAFOR, J. C. Interim report on breeding of some Nigerian food trees. In: *Proceedings 2nd annual Conference of the Forestry Association of Nigeria* (Zaria), 1971.

——; OHOLO, H. C. Potentialities of some indigenous forest trees of Nigeria. In: *Proceedings 5th annual Conference of the Forestry Association of Nigeria* (Jos), 1974, 13 p.

PHILLIPS, J. F. V. *Agriculture and ecology in Africa*. Faber, 1959.

PIMENTEL, D.; HURD, L. E.; BELLOTTI, A. C.; FORSTER, J. M.; OKA, I. N.; SHOLES, O. D.; WHITMAN, R. J. Food production and the energy crisis. *Science*, 182, 1973, p. 443–449.

PROTHERO, R. M. *People and land in Africa south of the Sahara*. Oxford Univ. Press, 1972, 341 p.

ROCHE, L. *The practice of agri-silviculture in the tropics with specific reference to Nigeria*. Shifting cultivation and soil conservation in Africa. Rome, FAO, Soils Bulletin no. 24, 1973, 248 p.

ROCKWOOD, W. G.; LAL, R. Mulch tillage; a technique for soil and water conservation in the tropics. *Span*, 17, 1974, p. 77–79.

RUSSELL, W. M. S. The slash-and-burn technique. In: Gould, R. (ed.). *Man and man's ways*, p. 86–101. New York, National History Magazine, Harper and Row, 1973.

RUTHENBERG, H. *Farming systems in the tropics*. Oxford, Clarendon Press, 1971, 313 p.

——. Agricultural aspects of shifting cultivation. *FAO Soils Bulletin*, 24, 1974, p. 99–111.

SANCHEZ, P. A. (ed.). *A review of soils research in tropical Latin America*. Raleigh, North Carolina State University, 1972, 263 p.

SANCHEZ, P. A. (ed.). Soil management under shifting cultivation. In : Sanchez, P. A. (ed.). *A review of soils research in tropical Latin America*, p. 62-92. Raleigh, North Carolina State University, 1972, 263 p.

SCHLIPPE, P. de. *Shifting cultivation in Africa: the Zande system of agriculture*. London, Routledge and Kegan Paul, 1956, 304 p.

SCHULTZ, T. W. *Transforming traditional agriculture*. New Haven, Conn., Yale University Press, 1964, 212 p.

SHANTZ, M. L.; MARBUT, C. F. The vegetation and soils of Africa. *Amer. Geog. Soc.* (New York), 1923, 263 p.

SPENCER, J. E. *Shifting cultivation in southeastern Asia*. University of California (Berkeley), publications in geography, 19. University of California Press, 1966, 247 p.

STARK, N. Mycorrhizae and nutrient cycling in the tropics. In: *Proc. first North American conference on mycorrhizae*, p. 228–229. Washington, Misc. Publ. 1189 USDA-Forest Service, 1969.

STARK. N. Nutrient cycling. I. Nutrient distribution in some Amazonian soils. *Tropical Ecol.*, vol. 12, no. 1, 1971, p. 24–50.

——. Nutrient cycling. II. Nutrient distribution in Amazonian vegetation. *Tropical Ecol.*, vol. 12, no. 2, 1971, p. 177–201.

The Institute of Ecology. *Man in the living environment*. Madison, University of Wisconsin Press, 1972, 267 p.

Unesco. *International classification and mapping of vegetation. Classification internationale et cartographie de la végétation. Clasificación internacional y cartografía de la vegetación*. Paris, Unesco, 1973, 93 p.

Van der WEERT. Influence of mechanical clearing on soil conditions and the resulting effects on root growth. *Tropical Agric.* (Trinidad), vol. 51, no. 2, 1974, p. 325–333.

VINE, H. Experiments on the maintenance of soil fertility at Ibadan, Nigeria, 1922–1951. *Emp. J. Expt. Agric.*, 21, 1953, p. 65–68.

——. Developments in the study of soils and shifting agriculture in tropical Africa. In: Moss, R. P. (ed.). *The soil resources of tropical Africa*, p. 89–119. Cambridge, The University Press, 1968.

WATTERS, R. F. *Shifting cultivation in Latin America*. FAO Forestry development paper no. 17. Rome, FAO, 1971, 305 p.

WEBSTER, C. C.; WILSON, P. N. *Agriculture in the tropics*. London, Longmans, Green and Co., 1966.

WILKINSON, G. E.; AINA, P. O. Infiltration of water into two Nigerian soils under secondary forest and subsequent arable cropping. *Geoderma* (Amsterdam), 15, 1976, p. 51–59.

Lutte contre l'enherbement et l'embroussaillement

ALLAN, T. G. *Land clearing and preparation trials using Caterpillar, Fleco and Rome equipment*. Res. pap. (Savanna ser.) Fed. Dept. For. Res. Nigeria, no. 17, 1973a, 22 p.

——. *Mechanized cultivation trials for forestry plantations in the savanna region of Nigeria*. Res. pap. (Savanna ser.) Fed. Dept. For. Res. Nigeria, no. 18, 1973b, 22 p.

*ALPHEN DE VEER, E. J. van. Teak cultivation in Java. In: *Tropical silviculture*, vol. II (FAO Forestry and Forest Products Studies no. 13), 1958, p. 216–232.

AMEDIWOLE, E. K. Experiments on tree poisoning in Bobiri Research Centre using sodium arsenite and other arboricides. *Newsletter For. Prod. Res. Inst. Ghana*, no. 2, 1967, p. 8–10.

ANKAH, E. C.; AMAYAW, M. A. The effect of cultivation on the survival and growth of *Eucalyptus tereticornis* Sm. *Tech. Newsletter For. Prod. Res. Inst. Ghana*, no. 5, 1971, p. 6–14.

*ANNECKE, D. P.; KAMY, M.; BURGER, W. A. Improved biological control of the prickly pear *Opuntia megacantha* Salm-Dyck in South Africa through the use of an insecticide. *Phytophylactica*, 1, 1969, p. 9–13.

AUDUS, L. J. (ed.). *Herbicides. Physiology, biochemistry, ecology*. London, New York, Academic Press, 1976, vol. 1, 636 p.; vol. 2, 475 p.

BAILEY, D. R. Control of *Acacia flavescens* with herbicides. *Aust. J. Exp. Agric. Anim. Husb.*, 12, 1972, p. 441-446.

*BALL, J. B. Developments in herbicide research in Uganda forestry. In: *Proc. 4th E. Afr. Herbicide Conf.* (Arusha), p. 213–220, 1970a.

——. Early burning with paraquat. In: *Proc. 4th E. Afr. Herbicide Conf.* (Arusha), p. 228–232, 1970b.

BARNES, R. D. The use of methyl bromide soil sterilization and a coarse sand mulch in raising pines and eucalypts in the nursery. *Rhodesia Sci. News* (Salisbury), 3, 1969, p. 99–101.

*BARRONS, K. C. Some ecological benefits of woody plant control with herbicides. *Science*, 165, 1969, p. 465–468.

*BAUR, G. N. Economics of weeds in forestry. *Proc. Weed Soc. N.S.W.*, 1, pap. 6, 1967, 3 p.

BEVERIDGE, A. E. Arboricide trials in lowland dipterocarp rain forest of Malaya. *Malayan Forester*, 20, 1957, p. 211–225.

BOERBOOM, J. H. A. *The natural regeneration of the mesophytic forest of Surinam after exploitation*. Part I. Wageningen, Landbouwhogeschool, 1964, 56 p.

BOVEY, R. W.; MILLER, F. R.; DIAZ-COLON, J. Growth of crops in soil after herbicidal treatments for brush control in the tropics. *Agron. J.*, 60, 1968, p. 678–679.

*——; HAAS, R. H.; MEYER, R. E. Daily and seasonal response of huisache and Macartney rose to herbicides. *Weed Sci.*, 20, 1972, p. 577–580.

BRYANT, C. L. The effect of weed control on the growth of young teak in Tanzania. *Silv. Res. Note Silv. Sect. For. Div. Lushoto*, 8, 1968, 2 p.

*CATINOT, R. Sylviculture tropicale en forêt dense africaine. *Bois et Forêts des Tropiques*, n°s 100, 101, 102, 103, 104, 1965, p. 5–18, 3–16, 3–16, 3–16, 17–30.

CEBRON, P. Les essais d'empoisonnement avec phyto-hormones en forêt de teck. Application des résultats aux travaux d'enrichissement en forêt dense. *Bois et Forêts des Tropiques*, 52, 1957, p. 9–15.

*CONNELL, C. A.; COUSINS, D. A. Practical developments in the use of chemicals for forest fire control. *Forestry*, 42, 1969, p. 119–132.

DA SILVA, S. A. F. Contribution to the study of capim-coloniao (*Panicum maximum* var. *maximum*). 2. Its spread and control. *Vellozia*, 7, 1969, p. 3–25.

*DAUBENMIRE, R. The ecology of fire in grasslands. *Advanced Ecol. Res.*, 5, 1968, p. 209–266.

DAVIS, E. A.; INGEBO, P. A.; PASE, C. P. *Effect of a watershed treatment with picloram on water quality*. U.S. For. Serv. Res. Note RM 100, 1968, 4 p.

DAWKINS, H. C. Trials of non-toxic arboricides in tropical forest. *Empire For. Rev.*, 32, 1953, p. 253–256.

——. Contact arboricides for rapid tree-weeding in tropical forest. In: *Proc. 4th World For. Cong.*, Sect. 5, 1954.

* Référence importante.

DELWAULLE, J. C. The increasing unproductiveness of Africa south of the Sahara. *Bois et Forêts des Tropiques*, no. 149, 1973, p. 3–20.

*DONALD, D. G. M. Cleaning operations in South African forestry. *For. in S. Africa*, 12, 1971, p. 55–65.

*DOUGALL, H. W.; BOGDAN, A. V. Browse plants of Kenya with special reference to those occurring in South Baringo. *E. Afr. Agric. J.*, 23, 1958, p. 236–245.

DYSON, W. G. Possibilities for the use of soil-applied herbicides in forest management in East Africa. In: *3rd E. Afr. Conf. on soil-acting herbicides*, 1964, 9 p.

*EARL, D. E. Latest techniques in the treatment of natural high forest in South Mengo district. In: *9th Commonwealth For. Conf.* (New Delhi), 1968, 26 p.

EGBERINK, J. *Study of Lantana spp. and their control; chemical control of Lantana camara, 1964–1967. Final Report.* Agric. Res. (Pretoria), part 1, 1970, p. 184–185.

ENDEAN, F.; JONES, B. E. Clean cultivation and the establishment of *Pinus kesiya* in Zambia. *E. Afr. Agric. For. J.*, 38, 1972, p. 120–129.

*ENNIS, W. B. Economic aspects of crop losses caused by weeds. In: *FAO Symp. on crop losses* (Rome), 1967, p. 127–145.

*EVERIST, S. L. *Use of fodder trees and shrubs.* Indooroopilly (Queensland), Dept. Primary Ind., 1969.

FABRE, J. P.; BRUNCK, F. Pre-emergence herbicide test on an Ivory Coast species used in afforestation: framiré—*Terminalia ivorensis. Bois et Forêts des Tropiques*, 136, 1971, p. 35–41.

FAO. *Tree planting practices in tropical Africa* (prepared by PARRY, M. S.). FAO Forestry Div. paper no. 8. Rome, FAO, 1956.

——. *Tree planting practices in tropical Asia* (prepared by LETOURNEUX, C.). FAO Forestry Div. paper no. 11. Rome, FAO, 1957.

*——. *Tropical silviculture*, vol. I (prepared by HAIG, I. T.; HUBERMAN, M. A.; U Aung Din). FAO Forestry and Forest Products Studies no. 13. Rome, FAO, 1958.

——. Land and Water Development Division. *Lectures presented at the FAO/SIDA Regional seminar on shifting cultivation and soil conservation in Africa* (Ibadan, Nigeria, 2–21 July 1973). Rome, FAO, 1974.

FITZGERALD, C. H.; MCCOMB, W. H. Damage to pine released from hardwood competition by 2,4-D. *J. Forestry*, 68, 1970, p. 164–165.

FOOT, D. L. *Mkwerenyani (Newtonia buchananii) regeneration trials R 102, R 104/7.* Silv. Res. Rec. Silv. Res. Sta. (Dedza, Malawi), no. 2, 1967a, 2 p.

——. *Arboricide treatment for unwanted coppice of Gmelina arborea: M 360.* Silv. Res. Rec. Silv. Res. Sta. (Dedza, Malawi), no. 4, 1967b, 2 p.

FORREST, W. G.; RICHARDSON, R. R. *Chemical control of forest weeds.* Res. Note For. Comm. N.S.W., no. 16, 1965, 22 p.

*FRYER, J. D.; MAKEPEACE, R. J. *Weed control handbook.* Vol. 2, 7th ed. Oxford, Blackwell, 1972.

GEORGE, K. Selective control of *Loranthus* on teak. *Curr. Sci.*, 35, 1966, p. 444.

*GHANI, Q. Heterogeneous types of tropical forests—Chittagong forests. In: *Tropical silviculture*, vol. II, p. 24–35. Rome, FAO, 1958, 415 p.

HARLEY, K. L. S. Biological control of *Lantana*. *P.A.N.S.*, 17, 1971, p. 433–437.

HOMBERT, J. Empoisonnement des arbres à l'aide de l'arsénite de soude. *Bull. Inf. INEAC*, 3, 1954, p. 245–260.

HUGHES, J. F.; LANG BROWN, J. R. The planning and organization of current silvicultural treatments in the central forest reserves of S. Mengo District, Buganda Province. In: *8th Brit. Commonwealth For. Conf.*, 1962.

HURAUX, M. J. Brush control with picloram in forestry and along rights-of-way. In: *Summs. Paps. 7th Int. Cong. Pl. Prot.* (Paris), 1970, p. 327–329.

IVENS, G. W. *Results of bush control experiments. 5. Application of chemicals by means of tree-injectors.* Report to Range Management Div., Min. Agric. and Animal Husbandry, Nairobi, April 1970 (non publié).

——. *Results of bush control experiments. 8. Effects of grass competition on regrowth of Acacia species.* Report to Range Management Div., Min. Agric. and Animal Husbandry, Nairobi, July 1970 (non publié).

*——. Seasonal differences in kill of two Kenya bush species after foliar herbicide treatment. *Weed Res.*, 11, 1971, p. 150–158.

JACK, J. B. Herbicides and woody growth control in Victorian state forests. In: *Proc. 1st Victorian Weeds Conf.*, 1968, p. 4–12.

*JOHNSON, R. W. *Ecology and control of brigalow (Acacia harpophylla) in Queensland.* Brisbane, Queensland, Dept. Primary Ind., 1964, 92 p.

*KADAMBI, K. Methods of increasing growth and obtaining regeneration of tropical forests. In: *Tropical silviculture*, vol. II, p. 67–78. Rome, FAO, 1958, 415 p.

KASASIAN, L. Bamboo (*Bambusa vulgaris*)—a progress report on its control by herbicides. *P.A.N.S.* (C), 10, 1964, p. 14–15.

*——. Chemical weed control in seedling *Pinus caribaea* var. *hondurensis*. *Commonw. For. Rev.*, 44, 1965, p. 139–142.

*——. *Weed control in the tropics.* London, Leonard Hill, 1971, 307 p.

KIMBER, P. C. Thinning jarrah with hormone herbicides. *Aust. For.*, 31, 1967, p. 128–136.

KING, K. F. S. The use of arboricides in the management of tropical high forest. *Turrialba*, 15, 1965, p. 35–39.

KNUFFEL, W. E. *Eucalyptus grandis* seed germination in soil sterilized with methyl bromide gas. *S. Afr. For. J.*, 62, 1967, p. 33–35.

KNUTZ, J. E.; NAIR, V. M. G. Control of forest tree diseases with herbicides. In: *Proc. N. Cent. Weed Control Conf.*, 1967, p. 31.

*LEROY-DEVAL, J. Putting new chemical weapons to use in tropical forestry. *Bois et Forêts des Tropiques*, no. 132, 1970, p. 22–29.

LETOURNEUX, C. Les dégagements par annélation et empoisonnement. *Bois et Forêts des Tropiques*, no. 46, 1956, p. 3–10.

LIEFSTINGH, C. Chemical clearing, a possibility. *Ghana Farmer*, 9, 1965, p. 8–14.

LIEW, T. C.; CHARINGTON, M. S. Chemical control of giant stranglers. *Malayan Forester*, 35, 1972, p. 13–16.

LITTLE, E. C. S. The control of bush by application of concentrated herbicide to stumps. In: *1st FAO Int. Conf. Weed Control* (Davis, California), 1970, 12 p.

*MAIER-BODE, H. The question of 2,4,5-T. *Anz. Schädlingsk.* 45, 1971, p. 2–6.

MCKELL, C. M.; BLAISDELL, J. P.; GODIN, J. R. (eds.). *Wildland shrubs—their biology and utilization.* International Symposium (Utah State Univ., Logan, Utah, July 1971). USDA For. Serv. General Tech. Rep. INT-1, 1972, 494 p.

MONTGOMERY, M. L.; NORRIS, L. A. *A preliminary evaluation of the hazards of 2,4,5-T in the forest environment.* U.S. For. Serv. Res. Note Pacific N. West For. Range Exp. Sta., PNW-116, 1970, 9 p.

MOORE, R. M.; WALKER, J. *Eucalyptus populnea* shrub woodlands. Control of regenerating trees and shrubs. *Aust. J. Exp. Agric. Anim. Husb.*, 12, 1972, p. 437–440.

MORZE, J. Chemical control of *Eucalyptus* species. *For. S. Africa*, 12, 1971, p. 49–53.

MURRAY, C. H. Arboricides and clonal teak. *Commonw. For. Rev.*, 46, 1967, p. 133–137.

*NORRIS, L. A. Chemical brush control: assessing the hazard. *J. For.*, 69, 1971, p. 715–720.

OAKES, A. J. Herbicide control of *Acacia. Turrialba*, 20, 1970a, p. 213–216.

——. Herbicidal control of *Croton. Turrialba*, 20, 1970b, p. 299–301.

*PEEVY, F. A. Controlling upland southern hardwoods by injecting undiluted 2,4-D amine. *J. Forestry*, 66, 1968, p. 483–487.

*PHILIP, M. S. The dynamics of seedling populations in a moist semi-deciduous tropical forest in Uganda. I. Interim report on research plot 441 Uganda Forest Department—survival of seedlings following destruction of the canopy with arboricide. In: *9th Commonw. For. Conf.* (New Delhi), 1968, 31 p.

*PHILLIPS, J. F. V. Fire as master and servant: its influence in the bioclimatic regions of trans-Sahara Africa. In: *Proc. Tall Timbers Fire Ecol. Conf.*, no. 4, 1965, p. 7–109.

*ROSE INNES, R. Fire in West African vegetation. In: *Proc. Ann. Tall Timbers Fire Ecol. Conf.*, 11, 1972, p. 147–173.

*STRANG, R. M. Bush encroachment and veld management in south-central Africa: the need for a reappraisal. *Biol. Conservation*, 5, 1973, p. 96–104.

*STUART SMITH, A. M. Practice and research in establishment techniques. In: *FAO World Symp. on man-made forests and their industrial importance* (Canberra), 1, 1967, p. 265–287.

——; BALL, J. B. Recent work on arboricides in Uganda forestry. In: *Proc. 4th E. Afr. Herbicide Conf.*, 1970, p. 221–227.

TAKLE, G. G.; MUJUMDAR, R. B. Increasing growth and natural regeneration of teak. In: *Tropical silviculture*, vol. II, p. 237–256. Rome, FAO, 1958, 415 p.

*VEIGA, R. A. de. Effects of soil sterilizing chemicals on the germination and seedling development of *Eucalyptus saligna* and on weed control. *Rev. Agric. Piracicaba*, 43, 1968, p. 141–148.

WANG, T. K.; KUO, P. C. *The effects of herbicides on the control of arrow bamboo sites.* Tech. Bull. Dept. For., Nat. Taiwan Univ., no. 104, 1971, 22 p.

WARD, H. K.; CLEGHORN, W. B. The effects of ringbarking trees in *Brachystegia* woodland on the yield of veld grasses. *Rhod. Agric. J.*, 61, 1964, p. 98–107.

*——; ——. The effects of grazing practices on tree regrowth after clearing indigenous woodland. *Rhod. J. Agric. Res.*, 8, 1970, p. 57–65.

*WILDE, S. A.; SHAW, B. H.; FEDKENHEUER, A. W. Weeds as a factor depressing forest growth. *Weed Res.*, 8, 1968, p. 196–204.

WONG, Y. K. Poison-girdling under the Malayan uniform system. *Malayan Forester*, 29, 1966, p. 69–77.

*WYATT-SMITH, J. *Manual of Malayan silviculture for inland forests.* Malayan For. Rec., no. 23, 1963, 400 p.

Conséquences des travaux forestiers sur l'environnement

Biocides

BACHELARD, E. P.; JOHNSON, M. E. A study of the persistance of herbicides in soil. *Aust. For.*, 33, 1969, p. 19–24.

DAVIS, E. A.; INGEBO, D. A.; PASE, C. P. *Effect of watershed treatment with picloram on water quality.* U.S. Forest Service, Note RM 100, 1968, 4 p.

DAWKINS, H. C. Trials of non toxic arboricides in tropical forest. *Empire For. Rev.*, 32, 1953, p. 253–256.

FAO. *Programme de lutte contre la trypanosomiase animale africaine.* Rome, FAO, 1974, 20 p.

MONTGOMERY, M. L.; NORRIS, L. A. *A preliminary evaluation of the hazards of 2,4,5-T in the forest environment.* U.S. Forest Service Res. Note, Pac. S.W. For. Range Exp. Sta., PSW 116, 1970, 9 p.

MORTON, H. L.; COMBS, J. A. Influence of surfactants on phytotoxicity of a picloram—2,4,5-T spray on three woody plants. *Abstr. Meet. Weed Sci. Soc. Amer.*, 65, 1969.

National Academy of Sciences. *The effects of herbicides in South Vietnam. Part A. Summary and conclusion.* Washington, National Academy of Sciences Committee on the effects of herbicides in Vietnam, 1974, 398 p.

ORIANS, G. H.; PFEIFFER, E. W. Ecological effects of the war in Vietnam. *Science*, 168, May 1970, p. 544–554.

RIORDAN, K. *African forests in relation to the tsetse fly problem, utilization by man and the effects of pesticides.* Rome, FAO, 1975, 13 p. multigr.

Exploitations et routes forestières

FAO. *Exploitation and transport of logs in dense tropical forests.* Forest Development, no. 18. *Exploitation et transport des grumes en forêt dense tropicale.* Mise en valeur des forêts, n° 18. Rome, 1974, 100 p.

——. *Logging and log transport in man made forests in developing countries.* Rome, FAO/SWE/TF 116, 1974, 134 p.

FAO/UNDP. *Demonstration and training in forest range and watershed management. The Philippines.* Logging and transport Technical Report no. 5, FO:SF/PHI 16. Rome, 1971, 123 p.

FONTAINE, R. G. *Les conséquences sur l'environnement des pratiques forestières en forêts tropicales humides.* Rome, FAO (Comité de la mise en valeur des forêts dans les tropiques, 4e session, novembre 1976), FO:FDT/76/8(b), 1976, 22 p.

GOODLAND, R. J. A.; IRWIN, H. S. *Amazon jungle: green hell to red desert? An ecological discussion of the environmental impact of the highway construction programme in the Amazon Basin.* The Cary Arboretum of the New York Botanical Garden, 1975, 205 p. multigr.
A selva amazônica: do inferno verde ao deserto vermelho? Tradução de Regina Regis Junqueira; revisão técnica, prefacio e notas de Mário Guimarães Ferri. São Paulo, Ed. Itatiaia, Ed. da Universidade de São Paulo, 1975, 156 p.

POORE, D. *Valeur des écosystèmes de la forêt tropicale et conséquences de leur destruction sur le milieu.* Rome, FAO (Comité de la mise en valeur des forêts dans les tropiques, 4e session, novembre 1976), FO:FDT/76/8(a), 1976, 33 p.

Lacs artificiels

FAO/UNDP. *Man-made lakes. Planning and development.* Rome, 1969, 71 p.

FREEMAN, P. H. *The environmental impact of tropical dams: guidelines for impact assessment based upon a case study of Volta lake.* Washington, D.C., Smithsonian Institution, 1975.

LEENTVAAR, P. Inundation of a tropical forest in Surinam. In: *Proceedings of the 1st International Congress of Ecology* (The Hague, September 1974), p. 348–354. Wageningen, Centre for agricultural publishing and documentation, 1974, 414 p.

MILTON, J. P. The ecological effects of major engineering projects. In: *The use of ecological guidelines for development in the American humid tropics* (Proceedings of international meeting, 20–22 February 1974, Caracas), p. 207–222. Morges, IUCN Publications, new series no. 31, 1975, 249 p.

Effluents des industries de pâte et de papier

EASTON, J. C.; MCFARLANE, M. M. *Economics of pulp and paper pollution abatement.* Rome, FAO, FO:Misc./79/9, April 1973, 34 p.

EKONO. *Study of pulp and paper industry's effluent treatment.* Helsinki, May 1973, 34 p.

FAO. *Guide for planning pulp and paper enterprises.* Rome, FAO, Forestry and Forest products Studies no. 18, 1973, 362 p.

OECD. *Pollution by the pulp and paper industry: present situation and trends.* Paris, 1973, 129 p.

SIKES, J. E. G. A clean piece of paper. Du papier « propre ». *Unasylva* (FAO), vol. 27, no. 109, 1975, p. 11–16.

——. *A perspective on the environmental protection situation in the pulp and paper industry.* UNEP Industry Sector Seminars, Pulp and paper meeting (Paris, March 1975), 14 p.

21 Conservation et développement

Introduction

Aménagement du territoire et utilisation des terres
- Orientations écologiques pour le développement
- Stratification écologique pour la planification de l'utilisation des terres
  - Variations et relations écologiques
  - Stratification, évaluation et prévision
  - Contribution de la stratification
- Conclusions

Conservation
- Conservation des milieux
  - Valeurs et objectifs
  - Situation actuelle
  - Besoins de recherche et de formation
- Conservation des ressources génétiques
  - Les données biologiques
  - Conservation *in situ*
  - Conservation *ex situ*

Développement et aménagement forestier
- Introduction
- Quelques problèmes humains et institutionnels
  - Emploi et conditions de travail
  - Problèmes institutionnels
- Économie des produits forestiers
  - Tendances et perspectives pour les bois feuillus tropicaux
  - Usages des bois feuillus tropicaux
    - Utilisations primaires
    - Utilisations finales
    - Promotion des essences moins connues
    - Nouvelles utilisations des bois feuillus tropicaux
    - Panneaux dérivés du bois
    - Pâtes et papiers
- Développement et aménagement forestier
  - Planification du développement forestier
    - Dossiers d'impact sur l'environnement
    - Méthodologie de la planification et de la prévision des besoins
    - Rôle des forêts pour les collectivités rurales
  - Aménagement forestier
    - Introduction
    - Objectifs de l'aménagement et choix des méthodes de régénération
      - Production de bois
      - Conservation des sols et des eaux
      - Objectifs sociaux
    - Contraintes de l'aménagement
      - Disponibilité et vocation des terres
      - Potentialités forestières
      - Ressources financières
      - Ressources humaines et techniques
    - Implications économiques
    - Contrats d'exploitation forestière
    - Établissement de plans d'aménagement ou de gestion
- Conclusions

Bibliographie

Introduction

Les activités humaines dans les forêts tropicales et subtropicales d'Afrique étaient jusqu'à une époque récente pratiquement limitées à l'agriculture itinérante, à une exploitation forestière à petite échelle, à la chasse et à la pêche, à la cueillette de plantes sauvages et à une extraction minière restreinte. Dans la plupart des régions, les populations humaines étaient relativement faibles et il n'y avait pas d'agglomérations importantes ; en raison d'une faible densité et de la mobilité des populations, les hommes pouvaient se déplacer en forêt en fonction des possibilités offertes et des contraintes du milieu forestier. Nombreuses sont les zones forestières tropicales et subtropicales d'Afrique qui subissent actuellement la pression croissante des populations désireuses d'exploiter plus intensivement les ressources naturelles.

Les tentatives de défrichement et d'utilisation de ces terres ont posé des problèmes, alors que par ailleurs peu de travaux ont été effectués pour mieux explorer l'importance de la conservation et de la protection des forêts naturelles dans le cadre de la planification du développement. Un résultat remarquable a été toutefois obtenu si l'on considère la création de parcs et de réserves associés, mais cette délimitation a rarement été réalisée dans le contexte d'un aménagement rationnel du territoire, sur les plans local, national ou régional.

Il convient de préciser dans quel sens seront employés les mots conservation et développement. Pour beaucoup, et avec raison, conservation signifie l'utilisation rationnelle des ressources, c'est-à-dire sur des principes écologiques, et elle comprend la mise en valeur agricole, forestière ou pastorale. Dans ce chapitre, protection et conservation désigneront le maintien des écosystèmes forestiers tropicaux en l'état, sans transformation ou avec de légères manipulations alors qu'on réservera le terme de développement (ou mise en valeur) à toutes les opérations visant à organiser la production à partir de la forêt de biens et services, à la transformer en écosystèmes simplifiés ou à l'utiliser à des fins multiples en se fondant sur un ensemble de considérations écologiques, économiques et sociales.

Étant donné les menaces qui pèsent actuellement, en Afrique comme ailleurs, sur les forêts tropicales et notamment les forêts tropicales humides, il paraît nécessaire de dégager les grandes lignes de l'aménagement du territoire et de l'utilisation des terres en région tropicale, en tenant compte des différentes possibilités et contraintes (chapitre 20), de la densité et de la nature des populations résidentes ainsi que des perspectives du marché. Ces questions ont fait l'objet de nombreuses réunions internationales et de recommandations sur les données à rassembler et les méthodes à suivre. On résumera quelques travaux récents. Il importe tout d'abord de prendre des mesures immédiates de conservation de certains massifs uniques ou représentatifs, aussi bien pour conserver un patrimoine génétique menacé d'extinction que pour procéder à certaines observations et recherches indispensables. Une telle politique qui concerne essentiellement la mise en place d'un réseau de parcs et réserves, la promulgation de quelques lois et règlements de protection de l'environnement, et la promotion de l'éducation dans ces domaines et de l'information du public, sera d'abord présentée. L'aménagement de ces parcs ou la nature des interventions qui peuvent y être conduites sont des questions délicates sur lesquelles les avis sont partagés. Certains voudraient des systèmes biologiquement contrôlés sans interventions extérieures alors que d'autres admettent une certaine intervention de l'homme. Enfin le problème des zones tampons doit être examiné.

Certains massifs forestiers devront être défrichés pour être mis en culture ou réservés à l'élevage ou encore pour donner l'espace nécessaire à certaines infrastructures (routes, terrains d'aviation, etc.). D'autres resteront en l'état et devront être exploités en conséquence.

Pour orienter l'organisation de la production des biens et services à partir des forêts, il convient d'examiner d'abord la situation et les tendances du marché des produits forestiers, puis les problèmes d'emploi et des conditions du travail en forêt, et enfin quelques aspects institutionnels, notamment le problème des concessions qui est étudié dans de nombreux pays.

Compte tenu de la richesse des forêts tropicales et de la crise des matières premières et de l'énergie, une attention toute particulière doit être accordée aux produits forestiers et notamment au bois, source d'énergie et matière première. Il importe de dégager les perspectives de l'offre et de la demande de ce matériau et les marchés potentiels, de faire le bilan des recherches et d'examiner les possibilités offertes par de nouvelles techniques.

D'autres éléments à prendre en considération sont l'emploi, les conditions de vie et de travail, et les contraintes imposées par les travaux forestiers. Ces derniers ont été reconnus par les experts de l'Organisation internationale du travail (OIT) comme des plus pénibles; il importe de voir si ce travail n'a pas des limites particulières en région tropicale et dans quelle mesure la mécanisation peut diminuer les contraintes sans en créer d'autres (sans avoir aussi des conséquences regrettables à long terme sur l'environnement). Par ailleurs, il s'agira de tenir compte de la participation des populations locales au développement des zones forestières, ou de celle de populations immigrées ou récemment fixées, avec les conflits possibles entre les deux groupes (voir chapitre 19). Ces aspects humains sont liés à certaines questions institutionnelles. Après avoir mentionné les problèmes relatifs à l'administration et à l'éducation, on traitera du problème des concessions, c'est-à-dire les contrats à long terme que les gouvernements sont conduits à conclure avec de grandes compagnies pour l'utilisation de leurs ressources forestières.

En se fondant sur des principes écologiques, économiques et sociaux, et dans le cadre général d'un aménagement global du territoire et d'une meilleure distribution des terres entre l'agriculture, l'élevage et la foresterie, on envisagera la mise en valeur et l'aménagement des forêts tropicales humides. L'aménagement forestier au niveau des entreprises doit aussi bien refléter la politique forestière nationale que s'insérer dans une politique rationnelle d'utilisation des terres au niveau provincial et local.

Aménagement du territoire et utilisation des terres

Depuis 1945, l'organisation de l'espace au niveau national et régional a retenu l'attention des gouvernements et a favorisé la mise au point de techniques de planification. Dans le secteur agricole, le concept de l'utilisation rationnelle des terres, c'est-à-dire d'une répartition équilibrée entre l'agriculture, la foresterie et l'élevage, a rapidement évolué vers un aménagement rural intégré, où les biens et services des différents sous-secteurs se combinent pour obtenir un résultat optimal. Au niveau local, cet aménagement de l'espace concerne, par exemple, l'aménagement intégré des bassins versants, l'aménagement de ressources spécifiques (aménagement forestier, pastoral ou agricole) et l'organisation des collectivités locales, selon la priorité donnée respectivement aux facteurs physiques, économiques ou sociaux. Il existe peu de doctrines propres aux régions tropicales et on a assisté le plus souvent à un transfert de méthodes et de concepts élaborés dans les pays industrialisés.

Sur un plan théorique, il n'y a pas de difficultés concernant la méthodologie à appliquer. Il suffirait d'identifier les terroirs et leurs potentialités biologiques, d'établir les coûts de production de certaines denrées et de localiser les centres de consommation permettant de calculer les coûts de transport, pour bâtir le modèle qui optimise le rendement du système. C'est un exercice coûteux qui a été tenté dans certains pays.

Par ailleurs, cet exercice considère comme acquis les structures agraires, les dimensions des exploitations, les disponibilités en capitaux et main-d'œuvre ainsi que les techniques, toutes choses qui doivent être souvent remises en cause dans les pays en développement. Certains ont même souligné les conséquences fâcheuses d'un tel modèle sur certains systèmes traditionnels qui traduisent une expérience accumulée irremplaçable basée sur des observations et des ajustements successifs pendant plusieurs générations. Cet exercice théorique ne tient pas compte souvent des zones difficiles (montagnes, zones arides, etc.), bien que dans la pratique, on ait proposé de délimiter les zones à protéger à partir de critères de pente d'érodibilité ou de faible productivité ; ces zones joueraient alors un rôle tampon entre les écosystèmes plus productifs, plus manipulés, mais moins stables.

Qu'il s'agisse d'intensifier la production dans certaines zones ou de mettre en valeur des zones vierges ou légèrement manipulées par des populations locales peu denses, la décision finale de l'utilisation des terres sera un choix politique, même si l'on tient compte pour cela des contraintes et des possibilités de nature écologique, économique et sociale.

Orientations écologiques pour le développement

Un essai d'analyse des relations entre la conservation et le développement (Dasmann, Milton et Freeman, 1973) montre que les planificateurs du développement doivent inclure des critères, des principes et des orientations écologiques dans toutes les phases du développement économique régional, si l'on désire parvenir au bien-être à long terme des populations humaines de la région. Là où des terres naturelles non mises en valeur existent, Dasmann *et al.* considèrent que six options s'offrent aux planificateurs du développement :

1. La zone peut être laissée à l'état naturel et réservée à des études scientifiques, à l'éducation, à la protection des bassins versants et en vue de contribuer à la conservation des paysages;
2. La zone peut être transformée en parc national ou en réserve, le paysage naturel demeurant en grande partie intact et servant alors de cadre aux activités récréatives et touristiques;
3. La zone peut devenir un lieu de cueillette (faune et flore sauvages), mais elle reste dans l'ensemble à l'état naturel pour conserver les paysages et servir à certaines activités de recherche et d'éducation, aux activités récréatives et touristiques de façon limitée, tout en fournissant certaines quantités de produits naturels;
4. La zone peut faire l'objet d'une récolte plus intensive des produits naturels, comme dans la production forestière, l'élevage ou l'exploitation de la faune sauvage; dans ce cas, sa valeur comme zone intacte pour les études scientifiques diminue, mais elle ne manque pas d'intérêt pour d'autres utilisations scientifiques ou éducatives; son rôle dans le développement des activités touristiques et récréatives diminue, de même que dans la protection des paysages et des bassins versants, quoiqu'on puisse le maintenir encore à un niveau élevé;
5. Les écosystèmes naturels ayant été supprimés en partie, la zone peut être exploitée de façon intensive : culture de plantes arborées, cultures vivrières ou pâturages;
6. Les écosystèmes naturels ayant été presque complètement détruits, la zone peut être utilisée pour l'installation d'établissements urbains, industriels ou de réseaux de communication.

Si l'on en reste aux trois premières options, le choix reste possible pour s'orienter vers les autres formes d'utilisation des terres. Si la quatrième option est retenue, les chances de rendre le terrain à l'une des trois premières catégories d'utilisation sont réduites, mais elles ne sont pas totalement éliminées. Si on retient par contre les deux dernières options, il n'est guère possible de revenir vers les autres dans un délai raisonnable. Un choix rationnel et équilibré parmi les diverses options qui s'offrent doit être fondé sur des considérations écologiques, économiques et d'une autre nature. Dans la plupart des nations africaines en développement, de nombreuses options pour la conservation et le développement restent possibles. Il est toujours plus facile de prendre en considération les exigences de la conservation avant qu'un développement intensif ne soit entrepris ; il est bien moins coûteux de protéger l'environnement que de le restaurer, car certaines atteintes sont irréparables.

Dans les zones forestières tropicales et subtropicales, des recherches écologiques et une planification bien conduites fourniront en grande partie les bases rationnelles

pour décider des choix parmi les six options précédemment mentionnées. Les rôles de protection et de conservation des nombreuses zones forestières naturelles seront menacés si ces études écologiques et cette planification ne sont pas bien intégrées à la planification économique globale. Il existe cependant encore des problèmes pour intégrer planification écologique et planification économique. Des projets de recherche et de démonstration sont encore nécessaires pour surmonter les différences dans l'échelle des temps et avoir une démarche plus qualitative que quantitative dans la planification. C'est ainsi, par exemple, que l'économiste n'est généralement intéressé que par les ressources quantifiables en unités monétaires. L'écologiste, au contraire, s'intéresse à la nature et aux rapports entre toutes les ressources concernées par le développement, qu'ils s'expriment quantitativement par des prix, qu'ils soient non quantifiables (comme c'est le cas de ressources disponibles de façon relativement non restrictive comme l'air et l'eau) ou quantifiables par des moyens non monétaires (comme la mesure du flux d'énergie, les cycles biogéochimiques ou l'incidence de maladies au sein des populations humaines). De même, l'économiste aura tendance à mesurer les possibilités des ressources naturelles en termes de disponibilité immédiate, à court terme ou au plus bas prix pour satisfaire des besoins connus et à court terme. L'écologiste, au contraire, s'attache à concilier les intérêts à long et à court terme et il n'est pas prêt à satisfaire des demandes immédiates si cela peut entraîner une dégradation irréversible des ressources. En définitive, l'écologiste se préoccupe de dégager une production stable, à long terme, à rendement soutenu, des ressources, avec une gamme optimale des formes d'utilisation, fondées sur un aménagement rationnel.

Parmi les aspects écologiques fondamentaux concernant l'aménagement des forêts tropicales et subtropicales, on peut citer : premièrement, l'étude détaillée des cycles biogéochimiques, des flux d'énergie, des chaînes trophiques, des cycles hydrologiques et des relations entre les êtres vivants au sein de l'écosystème; deuxièmement, l'examen et la définition des fonctions régulatrices à l'intérieur de l'écosystème, telles que la succession, les relations prédateur-proie et le rôle des facteurs biotiques dans le maintien du bilan nutritif et énergétique; troisièmement, l'étude et l'essai, dans des zones de démonstration, des différents modèles d'utilisation probable et envisagée des ressources de l'écosystème, une attention particulière étant accordée aux atteintes à l'environnement et aux effets irréversibles; et quatrièmement, la mise au point d'une démarche rationnelle sur le plan écologique en vue d'aborder l'exploitation agricole, pastorale, forestière et des eaux, en se basant sur les résultats de la recherche. Voir Bene *et al.* (1977).

Une excellente synthèse des principes écologiques pour une planification de l'utilisation des terres dans les zones forestières tropicales et subtropicales a été faite par Miller (1972) : « Premièrement, on proposait que les zones proches des seuils écologiques d'irréversibilité, ou s'en approchant, c'est-à-dire celles qui se caractérisaient par une érosion accélérée, des glissements de terrain et des mouvements importants de terre, un écoulement des eaux incontrôlable, des activités volcaniques et sismiques, une latérisation rapide, etc., devaient être indiquées sur les cartes de planification comme des *zones critiques*. Ces zones ne doivent pas être mises en valeur tant que les problèmes n'ont pas été étudiés, les risques évalués et des solutions apportées. Deuxièmement, les sites remarquables (forêts, faune, paysages, sites ayant une valeur archéologique, naturelle ou culturelle) doivent être classés comme *zones exceptionnelles*, jusqu'à ce qu'une évaluation détaillée puisse fixer les objectifs appropriés et les systèmes d'aménagement à mettre en œuvre. Troisièmement, un couvert végétal permanent doit être maintenu sur les pentes, les bassins versants, dans les régions marécageuses et les basses terres, sur les berges des cours d'eau et sur les sols très vulnérables à l'érosion. Dans ces régions, des *zones étendues à utilisations multiples* doivent être créées pour maintenir le couvert végétal et fournir, dans un cadre qui ne soit pas rigide, une grande variété de biens et de services comme les bois d'œuvre, l'eau, des minerais, des produits de la faune sauvage, de la chasse et de la pêche, les activités touristiques et industrielles ainsi que d'autres utilisations compatibles avec les objectifs. Quatrièmement, les zones qui sont éloignées des marchés, qui ne présentent pas de caractéristiques particulières ou exceptionnelles, mais qui semblent disposer de ressources de valeur pour l'avenir, doivent être désignées comme des *zones à conserver* ou des réserves du domaine public. Par la suite, quand une exploitation plus intensive des ressources est justifiée, ces zones pourront être alors affectées à des utilisations permanentes selon des objectifs bien déterminés. Enfin, seules les zones présentant des aptitudes marquées pour l'agriculture, l'élevage et la production de plantes textiles seront désignées comme des *zones de mise en valeur agricole*. Dans ces zones, les risques d'inondation, d'érosion et d'épuisement des sols, les inconvénients des successions végétales, des dégâts causés par les animaux et par d'autres organismes peuvent être réduits et combattus. »

Quel que soit le but de l'aménagement, la priorité doit être de maintenir la stabilité et la productivité de l'écosystème. Dans le cas contraire, il en résulte une détérioration sérieuse et irréversible. Celle-ci écartera alors toutes les options de production, qu'il s'agisse de maintenir la zone dans son cadre actuel d'aménagement ou de s'orienter vers d'autres formes d'utilisation satisfaisantes.

Stratification écologique pour la planification de l'utilisation des terres

Outre ces orientations générales, il serait peut-être souhaitable d'employer des méthodes plus analytiques et plus détaillées qui aboutiraient à une stratification écologique et permettraient de décider de l'utilisation de chaque terroir, c'est-à-dire des différents sites et milieux, en fonction de leurs possibilités et de leurs limites.

Variations et relations écologiques

Greig-Smith (1974), dans une étude sur l'application des méthodes numériques à la classification des forêts tropicales, indique que « les recherches encore peu nombreuses dans lesquelles on a utilisé ces méthodes ont démontré non

seulement qu'il y avait une variation ordonnée dans la composition de la forêt dense, mais que cette variation pouvait être reliée à des différences mésologiques ».

Holdridge (1967) a rattaché les variations à grande échelle du milieu à ce qu'il appelle de grandes biozones (*life zones*), en utilisant trois paramètres : température moyenne annuelle, précipitations moyennes annuelles et évapotranspiration potentielle. Mais, en zone tropicale, la relation entre le climat actuel et le sol est souvent vague, et la température et la pluviosité annuelles seules sont insuffisantes pour caractériser la biozone de manière satisfaisante du point de vue écologique. Il faudrait prendre directement en considération, même à ce niveau élevé de classification, au moins la répartition saisonnière des pluies, le rayonnement et les disponibilités en eau.

D'après Ashton et Brünig (1975), alors que dans la forêt tropicale humide les variations sont continues suivant des gradients hypothétiques des facteurs déterminants du milieu, hors forêt la variation est souvent discontinue. Il se produit des changements plus ou moins brutaux au niveau de limites bien définies dans les conditions de milieu, tels que des changements édaphiques et topographiques, ou dans les effets des activités des êtres vivants, dans les effets du climat actuel ou passé. Les réactions de la végétation aux fluctuations périodiques des facteurs mésologiques, tels que la pluviosité, la périodicité et l'intensité des tornades, seront généralement fonction :

De la fréquence et de la durée des fluctuations, par rapport à la durée de vie de l'organisme ou de la communauté;

De la répartition dans le temps des divers niveaux de chaque facteur écologique dans l'échelle de fluctuation, notamment fréquence et régularité, et par conséquent degré de probabilité;

Des effets des différents niveaux sur l'aptitude de l'espèce à survivre et à surmonter la concurrence;

De l'effet de l'adaptation d'une espèce à un niveau donné sur son comportement à un autre niveau.

Stratification, évaluation et prévision

Le choix du site par l'agriculteur itinérant est, dans la forêt primaire, guidé pour une grande part par la luxuriance et la hauteur de la végétation, la préférence allant généralement à la forêt dense ombrophile. Dans certains cas, la présence de certaines espèces d'arbres, de palmiers ou de plantes herbacées est prise comme indicateur de l'aptitude du sol pour certaines cultures mais cependant l'évaluation directe des propriétés édaphiques est l'exception.

Cette attitude est rationnelle et se justifie par le fait que la première récolte bénéficie du stock d'éléments nutritifs de la forêt primaire; les années suivantes, il leur est toujours possible de changer d'emplacement. La détermination et la classification des stations présentent des exigences plus grandes s'il s'agit d'obtenir un rendement soutenu en régime intensif.

La classification et la cartographie des sols, du couvert végétal et des stations doivent être alors coordonnées et orientées vers l'utilisation des terres. Les unités de classification doivent correspondre aux potentialités naturelles des sols aussi bien qu'aux possibilités d'amélioration et à leurs limites (fertilisation, amélioration biologique et technique). Des contradictions se présentent et il est difficile de les éviter. L'intérêt informatif d'une carte du tapis végétal réside principalement dans l'inventaire du capital en bois, mais elle fournit très peu de renseignements sur les possibilités des stations. La classification établie à partir de photographies aériennes peut être plus fine, pour tenir compte des conditions d'humidité et de la vigueur du matériel sur pied, si des films infrarouges, fausses couleurs, sont utilisés. La vulnérabilité à l'érosion et d'autres caractéristiques écologiques de la forêt dans de grands massifs pourraient être efficacement déterminées grâce à des images prises de satellite et à des photographies aériennes classiques à petite et grande échelles (voir chapitre 1).

Plusieurs auteurs ont alors étudié la contribution à la complexité et aux variations de l'état du couvert forestier des conditions climatiques locales, des variations des facteurs climatiques (d'une saison à l'autre et d'une année à l'autre), des conditions physiographiques et édaphiques, y compris la capacité de rétention en eau.

En matière de classification des écosystèmes forestiers, les recherches progressent dans deux directions. La première a trait au choix plus objectif de critères quantitatifs ou qualitatifs, les plus propres à établir une classification analytique détaillée ou, au contraire, plus synthétique. L'autre se préoccupe de déterminer la signification écologique d'un système de classification et de ses catégories. La complexité et la diversité de la forêt tropicale humide font que ces deux voies représentent une tâche extrêmement ardue.

Pour établir une classification locale, on peut utiliser avec profit les corrélations suivantes entre les types de forêts et les facteurs du milieu :

Dans une même formation géologique, il existe une forte corrélation entre le type de forêt et la physiographie;

La richesse du sol en éléments nutritifs, et notamment la teneur en phosphore assimilable, est le facteur déterminant le plus important quant à la composition de la forêt et, dans une certaine mesure, sa structure;

Les propriétés physiques du sol et le drainage sont les principaux facteurs déterminants de la physionomie de la forêt (architecture, propriétés aérodynamiques et optiques de la surface du couvert, hauteur).

L'utilité de toute classification écologique de la végétation et des stations dépend finalement de son aptitude à fournir les informations nécessaires en vue d'un objectif spécifique déterminé, de sorte que la valeur d'un critère de classification (tel que, par exemple, la teneur du sol en phosphore assimilable, ou un élément structural ou floristique de la végétation) dépend de son importance devant le but recherché par la classification, qui est d'améliorer la prévision des conséquences de telle ou telle option dans l'aménagement des terres.

Contribution de la stratification

Une des principales limitations est la faible proportion des forêts tropicales humides couverte jusqu'à présent par des prospections orientées vers les besoins de la mise en valeur, et le caractère souvent très extensif des relevés.

La limitation la plus sérieuse est l'insuffisance des connaissances sur l'écologie des divers écosystèmes, primaires ou modifiés, de la forêt tropicale humide. On n'a que peu de données sur la structure et le fonctionnement des forêts naturelles, presque rien sur les forêts modifiées, les systèmes agricoles ou agri-sylvicoles et leur évolution à long terme avec différents systèmes d'exploitation et dans différentes conditions mésologiques et stationnelles.

On dispose cependant de connaissances suffisantes pour identifier des sols de mêmes caractéristiques générales, ce qui conduit à uniformiser les programmes de mise en valeur et les pratiques d'application. L'analyse chimique permet de dresser des plans de fertilisation efficaces. La combinaison des données concernant les éléments nutritifs dans le sol et les arbres, les caractéristiques physiques du sol et la croissance des diverses essences fournit les informations nécessaires pour délimiter et cartographier les sols en fonction de leur productivité Mais les informations sur les taux de productivité de différents génotypes végétaux en rapport avec les divers types de sols sont encore insuffisantes, et il faudra d'autres recherches avant de pouvoir dresser des cartes d'aptitude des terres satisfaisantes. L'expérience pratique dans beaucoup de pays a montré que l'affectation soigneuse et prudente de types de sols convenablement définis permet au moins de réduire les risques, mais en pratique l'affectation des terres continue à se faire d'une manière opportuniste plutôt que rationnelle, par blocs de terrain plutôt que par types de sols.

Les plantations d'essences à croissance rapide, presque invariablement, ne répondent pas aux espérances et n'atteignent pas leurs objectifs sur des sols trop pauvres pour une agriculture de subsistance. Les plantations à courte révolution d'essences de lumière à croissance rapide, telles que *Gmelina*, *Tectona*, *Eucalyptus*, *Anthocephalus* spp., peuvent sur des sols sableux légers se montrer incapables de maintenir la fertilité de la station, à moins qu'on ne favorise l'installation d'un sous-étage approprié. Cela s'applique aussi à d'autres espèces telles que *Aucoumea klaineana* et *Nauclea diderrichii*. Un autre risque avec ces essences de lumière à croissance rapide est qu'elles ont souvent une diversité biochimique moins grande et une faible teneur en toxines. Elles sont par suite plus sensibles aux attaques des insectes et des champignons, et cela s'ajoute aux effets défavorables d'un mauvais choix du site de plantation.

On ne connaît encore que peu de choses sur les propriétés et les utilisations possibles des essences indigènes et l'on manque d'expérience sur les conséquences de la conversion des forêts naturelles en plantations forestières mélangées ou en cultures. Beaucoup de ces essences ont une valeur douteuse et leurs propriétés écologiques ne sont que vaguement connues. Ce manque d'informations de base rend presque impossible l'établissement d'une classification des sols et des milieux qui ait quelque signification vis-à-vis des objectifs économiques, socio-économiques et sociaux.

Les projets doivent définir clairement le type d'intervention humaine de sorte que les prévisions puissent être exprimées sans ambiguïté et interprétées correctement par ceux auxquels elles s'adressent. Si le déboisement est envisagé et qu'il s'agit d'un abattage manuel laissant les souches en place, alors que l'exécutant utilise un bélier mécanique, le résultat peut être désastreux. Si les prévisions sont basées sur le climat d'une seule année ou d'une saison moyenne, et que l'exécutant suppose qu'elles s'appliquent à une série d'années, dont les unes peuvent être humides et les autres sèches, il peut en résulter des erreurs fâcheuses.

Les exemples de changements écologiques défavorables résultant de l'adoption de nouvelles techniques ou de nouvelles plantes cultivées ne sont pas seulement récents. L'introduction d'outils pour le travail du sol, comme la houe à la place du bâton plantoir, a entraîné une perturbation plus grande du sol et par suite une érosion accrue, particulièrement sur les pentes. Avant de décider de l'aptitude d'un sol et d'une station à certains types de cultures, il faut considérer les effets probables sur le milieu.

Une autre limitation réside dans le manque d'intégration des aspects écologiques et économiques.

Conclusions

L'aménagement des terres pour la production vivrière et de matières premières peut être conduit de façon soutenue dans les régions tropicales humides de basse altitude, si seulement quatre conditions sont remplies :

Un couvert végétal doit être maintenu pour protéger efficacement le sol contre l'érosion;

Le cycle des éléments nutritifs doit être maintenu et demeurer équilibré;

Les besoins en éléments nutritifs des plantes cultivées doivent être ajustés en fonction des apports par l'intermédiaire de la pluie, des poussières, de la fixation et de la dégradation des roches mères;

La diversité de la physionomie, des niveaux trophiques, des formes de vie, de la composition spécifique et de la répartition par âge doit être maintenue à un niveau tel que les activités des ravageurs et les autres risques ne représentent pas un danger sérieux sur le plan écologique et économique.

La végétation des forêts tropicales humides de basse altitude est relativement bien connue de façon générale. Dans des stations choisies, des études approfondies de la végétation forestière ont été effectuées et ont fourni des renseignements utiles sur la structure, la biomasse, l'accumulation des éléments nutritifs et les cycles biogéochimiques. Cependant on sait peu de choses sur les relations entre la structure et le fonctionnement de ces écosystèmes et leur environnement, les variations de ces rapports ainsi que sur leurs réactions aux manipulations involontaires ou planifiées de l'homme.

Les connaissances actuelles permettent une stratification de la forêt d'une certaine manière en unités hétéro-

gènes et inégales, le plus souvent à un assez haut niveau de la hiérarchie des écosystèmes. Pour la planification détaillée des projets, on a besoin de renseignements, à une échelle plus détaillée, sur la nature et l'importance des variations structurelles et fonctionnelles à l'intérieur de types étroitement définis de forêt tropicale humide, naturelle ou modifiée, et entre ces types. La stratification, la prévision et la planification sont encore très intuitives et subjectives. L'incertitude de la réussite, résultant de la méconnaissance des réactions largement imprévisibles de l'écosystème forestier tropical aux interventions de l'homme, rend très risqué tout projet de développement à long terme de mise en valeur des terres. Pour réduire ce risque à un niveau acceptable, une connaissance plus complète de l'écologie de la forêt tropicale humide est nécessaire.

En conclusion, il semble qu'on dispose actuellement d'orientations générales permettant aux preneurs de décisions de formuler une stratégie pour la conservation et le développement, ainsi que de méthodes plus élaborées pour définir les utilisations les plus rationnelles des stations, sous réserve que les données nécessaires existent. Il reste cependant à préciser une méthodologie plus simple, à limiter le rassemblement des données indispensables et à poursuivre certaines recherches. On peut songer d'abord à des méthodes pratiques impliquant peut-être un groupement des terroirs homologues et le choix d'indicateurs bien représentatifs des conditions écologiques, économiques et sociales.

Conservation

Conservation des milieux

Valeurs et objectifs

Les valeurs et objectifs des écosystèmes naturels protégés sont les suivants :

La préservation de grandes zones naturelles formant relativement un tout, dans chacun des principaux biomes du monde, pour sauvegarder le déroulement de l'évolution;

La protection de zones représentatives pour préserver la grande diversité (biologique et géologique) de la biosphère et ses ressources génétiques;

La poursuite des fonctions régulatrices normales de la biosphère, sans interruption irréversible;

La disponibilité d'écosystèmes naturels représentatifs et exemplaires où des recherches sur l'environnement, fondamentales et appliquées, des activités éducatives peuvent être poursuivies, où des études de référence et de surveillance pourront être entreprises et dont on pourra dégager et appliquer une planification et un aménagement des ressources en terres et en eau, conformément aux principes écologiques;

La protection des bassins versants, en particulier contre l'érosion et l'envasement à l'aval; cette protection aura l'avantage de maintenir des normes de grande qualité pour les eaux et d'empêcher les graves inondations;

La protection et la conservation de la faune sauvage et de l'ichtyofaune;

La protection et la conservation des plantes, dont la valeur est grande pour les activités récréatives, la production de bois, les ressources génétiques pour l'amélioration des espèces cultivées, la fourniture de plantes médicinales, le maintien du climat et la régulation de l'écosystème;

La mise à disposition d'un large éventail de zones non manipulées à des fins esthétiques et récréatives et en vue du développement d'une économie touristique locale autocentrée.

De tels valeurs et objectifs constituent un autre thème de recherche important. Par exemple, le rôle des forêts naturelles pour le ravitaillement en protéines a été mentionné comme un objectif possible pour une production à rendement soutenu (voir chapitre 20), mais quelques études seulement ont été faites sur un tel rôle économique et nutritionnel. Or à moins d'être étudié, un tel rôle économique pourrait être facilement omis dans le cadre du développement économique, et même par les planificateurs des parcs et réserves.

L'utilisation intensive des ressources des écosystèmes tropicaux et subtropicaux par les populations locales doit être fortement soulignée. Nombreuses sont ces populations qui ne font pas partie des systèmes économiques nationaux ou internationaux, et la valeur des produits de la forêt est souvent laissée en dehors des analyses socio-économiques globales. La forêt pourtant fournit du gibier, elle renferme des rivières non polluées pour la pêche, des sols fertiles pour l'essartage, une grande variété de plantes vivrières, et des plantes médicinales, des matériaux de construction et bien d'autres ressources qui ne font pas partie d'économies de marché plus vastes.

Cette haute productivité dans l'utilisation des ressources des forêts tropicales par les populations locales s'explique par une évolution, durant des siècles d'expérimentation agricole, d'un aménagement diversifié des ressources et à rendement soutenu. Quand cette expérience disparaît, ces populations qui se suffisaient à elles-mêmes subissent une désintégration culturelle à la suite de la perte de leurs ressources forestières fondamentales. Au lieu de laisser détruire ces riches ressources et ces valeurs au profit des objectifs limités et à court terme des compagnies d'exploitation forestière, il serait préférable d'étudier, de mettre au point et de diffuser les modèles d'utilisation des ressources des populations locales.

Le rôle des forêts dans la stabilisation du microclimat, la régulation des populations de ravageurs ainsi que les autres rôles régulateurs dans l'écosystème représentent des thèmes majeurs de recherche (voir chapitre 2). Le rôle capital de la pluviisylve dans le maintien des cycles biogéochimiques et des concentrations en éléments nutritifs dans le sol est bien connu, mais des études détaillées n'ont pas encore été entreprises sur le fonctionnement exact de ce processus au sein d'un éventail représentatif d'écosystèmes (voir chapitres 2 et 13). De même, on sait peu de choses sur le rôle régulateur de ces forêts dans le bilan hydrique et dans la lutte contre l'érosion des sols, les inondations et l'envasement à l'aval

(voir chapitre 12). On devrait pouvoir exprimer en termes économiques un tel rôle.

Le rôle des forêts tropicales et subtropicales pour les activités scientifiques et éducatives a été longtemps débattu, mais ce n'est que récemment que des programmes de recherche importants, tels que le PBI et le MAB, ont commencé à explorer les possibilités de ces milieux comme laboratoires vivants et centres d'éducation. Enfin, le rôle sur les plans économique, social et psychologique pour ce qui est des activités récréatives et touristiques, constitue un riche domaine de recherche. En effet, les forêts naturelles et les caractères faunistiques, géologiques et archéologiques qui leur sont associés, jouent un rôle important dans le développement des économies locales grâce au tourisme national et international et en offrant des zones essentielles pour les activités récréatives. Et, pour terminer, il convient de souligner le rôle social des aires protégées comme un remède aux contraintes intenses de la vie urbaine et de la pollution d'origine industrielle des cités modernes ; d'où la valeur des parcs et réserves. Bien qu'il soit difficile de l'exprimer quantitativement, la contribution des espaces naturels à la santé et au bien-être psychique de l'homme est évidente. La signification sociale et économique de ces tendances est un domaine important de recherche, si l'on souhaite mieux comprendre les valeurs et objectifs de la protection.

En résumé, on sait que les forêts naturelles protégées facilitent la conservation du patrimoine génétique, assurent la préservation d'écosystèmes représentatifs pour la recherche, le maintien du bilan hydrique et de la stabilité des sols, offrent des possibilités aux activités récréatives et touristiques et sauvegardent les paysages. Mais il faudra encore faire beaucoup de recherche fondamentale et appliquée avant de pouvoir évaluer la signification réelle de chacun de ces rôles.

Situation actuelle

La situation actuelle des parcs et réserves dans le monde a fait l'objet d'un examen détaillé dans une étude d'importance capitale et au cours de deux grandes conférences. La I^re^ Conférence mondiale sur les parcs nationaux, réunie à Seattle, Washington, en 1962, a marqué un tournant dans l'intérêt général pour la protection, l'établissement et la gestion rationnelle des parcs nationaux (Adams, 1962). La II^e^ Conférence mondiale sur les parcs nationaux eut lieu en 1972 dans les parcs de Yellowstone et de Grand Teton (Elliot, 1974). Plus de 80 pays participèrent à un examen critique des quelque 1 200 parcs ou réserves existant en 1972. La conférence reconnut que certains problèmes parmi les plus sérieux relatifs au développement des parcs en zone tropicale étaient dus au manque de moyens, de matériel, à la pénurie de personnel et au défaut de soutien de la part de l'opinion publique. Elle a aussi noté que 47 parcs nationaux et réserves seulement étaient alors mentionnés dans la liste des Nations Unies en zone tropicale humide, ce qui traduisait « une sérieuse sous-représentation par rapport aux savanes et aux prairies ». La troisième action importante en faveur des parcs au niveau mondial est l'élaboration de la *Liste des Nations Unies des parcs nationaux et réserves équivalentes*, dont la dernière édition a été publiée par la Commission des parcs nationaux de l'UICN en 1973 (IUCN, 1971). Un résumé excellent destiné au grand public a été fait par Curry-Lindahl et Harroy dans leur ouvrage *Les parcs nationaux du monde* (1972). La liste concerne 140 pays et décrit 1 204 zones. Elle comprend des définitions précises des parcs nationaux et réserves ainsi que les critères détaillés devant présider à leur choix. Pour chaque parc ou réserve, un excellent résumé est donné de l'état de la protection, de sa surface, de son personnel, de son budget, de la date de création et de son histoire juridique, des facilités offertes au tourisme, de l'historique des recherches ainsi que des conditions écologiques et biologiques. En outre, les aspects institutionnels et les caractéristiques générales de la politique de conservation propres à chaque pays sont traités dans l'introduction de la section consacrée à chaque pays.

Les premiers parcs nationaux et réserves créés dans les zones tropicales et subtropicales ont été, en Afrique du Sud, la Réserve de faune Kruger, maintenant Parc national (créé en 1898) et le Parc national du Natal (1916) ; au Zaïre, le Parc national de la Virunga (ex Albert ; 1925). Dans son enquête sur les parcs dans les zones tropicales humides, Richards (1974) indique qu'en 1972, 47 pays ont créé des parcs nationaux ou réserves équivalentes dans les tropiques humides, dont 27 en Afrique tropicale. Il a souligné alors que le but principal de tels parcs devait être de protéger des écosystèmes représentatifs, mais que des informations suffisantes faisaient encore défaut pour estimer de façon précise la surface protégée. Il considérait que l'objectif de protéger des échantillons représentatifs des principaux écosystèmes tropicaux était loin d'être atteint. La liste des Nations Unies indique qu'un niveau de protection élevé a déjà été atteint dans le cas des prairies et des savanes (notamment en Afrique), mais que les pluviisylves de basse altitude étaient sérieusement sous-représentées. Cette différence est due essentiellement à la priorité donnée à la protection des grands mammifères des savanes africaines et asiatiques.

La priorité donnée à la protection des espèces plutôt qu'aux écosystèmes tout entiers, a soulevé d'autres problèmes. Les habitats de certaines espèces ne comprennent souvent qu'un aspect partiel de l'écosystème régional. Donc lorsque les parcs ont été conçus pour satisfaire aux exigences de la protection des habitats de quelques espèces seulement, ou de certains aspects du paysage, comme une chute d'eau, par exemple, d'autres possibilités importantes pour la protection de l'écosystème tout entier ont été généralement négligées. D'autres réserves, trop petites ou trop spécialisées pour figurer dans la liste des Nations Unies, souvent associées à des universités et à des institutions de recherche, jouent un rôle important dans la Protection des écosystèmes forestiers.

Les forêts nationales réservées sont des zones partiellement protégées. Elles sont généralement aménagées pour associer plusieurs objectifs : production de bois, protection des bassins versants, activités récréatives, recherches, etc. Comme leur objectif principal est surtout une production économique, leur contribution réelle à la

protection de la nature a souvent été sous-estimée. Or de telles réserves comprennent des parcelles spécialement protégées ou consacrées à la recherche et à l'éducation.

L'éventail des zones forestières naturelles bénéficiant d'une certaine protection va des zones ayant fait l'objet d'études intensives, généralement proches des principaux centres habités et d'accès assez facile, à celles qui sont éloignées et peu étudiées.

Une liste partielle des principaux parcs nationaux en Afrique francophone et à Madagascar est la suivante (1974) :

Bénin : 2 parcs nationaux de 750 000 ha ;

Cameroun : 3 parcs nationaux de 600 000 ha ;

Congo : 1 parc national de 110 000 ha ;

Côte-d'Ivoire : 2 parcs nationaux de 900 000 ha et 2 autres en cours d'établissement ;

Gabon : 2 parcs nationaux ou réserves naturelles de 340 000 ha ;

Madagascar : 13 réserves naturelles ou parcs nationaux de 600 000 ha ;

République Centrafricaine : 4 parcs nationaux de 1 420 000 ha ;

Zaïre : 3 parcs nationaux de 2 300 000 ha.

Il existe, en outre, dans ces pays un domaine forestier classé, où les services forestiers peuvent intervenir par réglementation pour assurer la meilleure production ou la meilleure protection. La constitution de ce domaine forestier permanent a été entreprise depuis plusieurs décennies et plusieurs démarches ont pu être suivies, soit un classement intensif avec rétrocession légale ou de fait de certaines superficies aux populations pour les mises en culture, soit un classement proportionné aux besoins des populations (mais souvent les prévisions ont été dépassées). Ce travail fut important en Afrique occidentale surtout après 1945 et vers 1955 le domaine forestier classé était estimé à 11 828 000 ha environ, dans les pays suivants :

	Superficie du territoire non désertique (ha)	Superficie des forêts classées (ha)	Taux de classement (%)
Bénin	11 200 000	1 658 327	15
Côte-d'Ivoire	34 197 600	3 864 111	12,5
Guinée	25 100 000	779 000	2,9
Haute-Volta	27 210 000	1 378 868	4,8
Mauritanie	20 000 000	133 204	0,64
Niger	40 000 000	479 245	1,2
Sénégal	20 192 500	2 387 497	11,6
Soudan	52 100 000	1 147 970	2,23
	230 000 000	11 828 522	4,7

Une législation ou une réglementation appropriée a été mise en place, destinée à maintenir l'état boisé et souvent inspirée des codes forestiers européens. Cette législation pour être efficace doit être adaptée à la situation et aux besoins des pays ; elle doit être admise par les populations (action éducative) et résolument appliquée.

Une autre initiative importante est la *Convention de l'Unesco concernant la protection du patrimoine mondial culturel et naturel.* Celle-ci était destinée à faire connaître la nécessité d'une aide internationale aux parcs nationaux, aux sites culturels ou historiques, et aux autres lieux d'un intérêt mondial indiscutable. C'est ainsi qu'on a proposé d'inclure dans ce cadre et pour le monde tropical les plaines du Serengeti en République Unie de Tanzanie et le Parc national de la Virunga au Zaïre (Elliot, 1974).

En novembre 1971, le Conseil international de coordination du Programme sur l'homme et la biosphère (MAB) a lancé le Projet n° 8 : Conservation des zones naturelles et des ressources génétiques qu'elles contiennent. Deux rapports (Unesco, 1973, 1974) résument les motivations et les moyens de protection de zones naturelles bien choisies, représentatives des principaux écosystèmes du monde. Le rapport de 1974 décrit les objectifs du réseau envisagé des réserves de la biosphère, définit les critères de choix de ces réserves et propose des orientations pour leur création et leur aménagement (voir aussi di Castri et Loope, 1976). Ces objectifs sont :

« Préserver, pour pouvoir en tirer profit dans l'immédiat et à l'avenir, la diversité et l'intégrité des communautés biotiques végétales et animales au sein d'écosystèmes naturels, et pour sauvegarder la diversité génétique des espèces qui conditionne la poursuite de leur évolution ;

» Ménager des aires réservées à des recherches en matière d'écologie et d'environnement, et, notamment, pour étudier des situations de référence, dans ces réserves ou à leur voisinage immédiat ;

» Offrir des possibilités en matière d'éducation et de formation. »

Ces réserves peuvent être souvent établies de façon coordonnée avec les parcs nationaux et réserves équivalentes, existants ou en projet, mais elles seront choisies en fonction de critères tels qu'elles correspondent aux trois catégories suivantes : régions naturelles représentatives de biomes ; écosystèmes exceptionnels d'intérêt particulier ; et paysages modifiés par l'homme. Chaque réserve devra comprendre des *zones centrales* et des *zones tampon*, les activités humaines d'exploitation étant limitées aux zones tampon. Le principe directeur des utilisations multiples sera leur compatibilité avec l'objectif primordial de conservation.

En raison des conséquences importantes des actions de mise en valeur dans de nombreuses forêts tropicales et subtropicales (Unesco, 1973, 1974), il est évident qu'il faut attacher une importance toute particulière à l'établissement de parcs nationaux, de réserves et de réserves de la biosphère dans les écosystèmes représentatifs et exceptionnels. La manipulation rapide et souvent destructrice de ces zones forestières, résultant des opérations de mise en valeur, pourrait tirer parti avec profit des études de référence écolo-

giques et de la surveillance effectuées dans ces réserves et parcs naturels. Il est très important que de telles recherches soient effectuées aussi bien dans les réserves que dans les zones modifiées par l'homme dans lesquelles on a affaire à des modèles de développement stable et écologiquement satisfaisant, ou bien à des cas de dégradation. De telles recherches sont encore embryonnaires dans la plupart des forêts tropicales et subtropicales.

Besoins de recherche et de formation

On doit s'efforcer de faire coïncider les objectifs de la mise en valeur et ceux de la conservation et de la protection des forêts. Une planification rationnelle effective à long terme, fondée sur un ensemble intégré de principes sociaux, écologiques et économiques, est nécessaire si l'on tient à servir au mieux les intérêts des populations locales et des pays, ainsi que de la communauté internationale.

Une bonne planification nécessite des données suffisantes sur le fonctionnement et la structure des régions naturelles pour en permettre un aménagement rationnel et conforme aux principes écologiques. De même, les activités de planification et d'aménagement contribuent nécessairement à la définition des priorités les plus urgentes pour les recherches fondamentales et appliquées. L'efficacité des programmes de planification et de recherche pour la conservation des forêts dépend en définitive de programmes bien conçus d'éducation du public. La conservation et la protection des forêts tropicales et subtropicales doivent correspondre aux valeurs et aux problèmes de ces zones tels que les populations les perçoivent.

Il est aussi nécessaire d'établir un registre et de réaliser des cartes, sur le plan national, des parcs, des réserves de faune, des réserves scientifiques, des parcs régionaux et des autres réserves équivalentes existants.

Un autre domaine important de recherche concerne la mise en place, la planification et l'aménagement des parcs et des réserves. Quelle est la taille minimale des parcs et réserves susceptible de protéger un écosystème donné, capable alors d'un fonctionnement autonome? Quelles sont les chances de restaurer des écosystèmes dégradés pour en faire des zones naturelles, et par quel type d'aménagement y parvenir? Quelles sont les formes d'exploitation compatibles avec les objectifs de préservation?

En raison de l'importance des activités récréatives et touristiques pour l'économie de nombreux pays et du rôle primordial à cet égard des parcs et réserves forestiers, des recherches supplémentaires sont nécessaires dans les domaines suivants : évaluation des capacités des parcs et réserves à soutenir le développement des activités récréatives et touristiques ; valeurs et objectifs historiques, actuels et possibles des forêts naturelles protégées ; mise au point de principes et concepts écologiques permettant de connaître les conséquences des activités récréatives et touristiques dans de telles zones et de déterminer les consignes adéquates d'aménagement ; état de la législation, capacité des infrastructures, renforcement des systèmes de contrôle pour parvenir à une protection et une utilisation convenable des parcs et réserves.

Les besoins en éducation et en formation peuvent être examinés à deux niveaux : la préparation de programmes convenables d'éducation et de formation du personnel dans les domaines de la reconnaissance, des inventaires, de l'évaluation, de la création et de l'aménagement des parcs et réserves ; l'utilisation aussi complète que possible des zones forestières protégées pour contribuer aux programmes d'éducation en matière d'environnement (Miller, 1974). Dans le passé on considérait suffisant de créer des parcs et réserves pour protéger le milieu et procurer des espaces pour les activités récréatives. Les problèmes actuels et les nouvelles tendances ont cependant accéléré les besoins dans bien des domaines et notamment en écologie appliquée, en éducation mésologique, dans la planification rationnelle des activités récréatives de masse et du tourisme commercial, dans la conservation des ressources génétiques, la protection de la qualité de l'eau, la lutte contre l'érosion, la prévention de la pollution, et le maintien de la stabilité des écosystèmes régionaux. Ces nouvelles exigences nécessiteront de nouveaux modes de formation du personnel des parcs et réserves dans de nombreux domaines spécialisés ; ce personnel devrait être composé d'équipes de planification et de gestionnaires multidisciplinaires. Parmi les spécialités nouvelles requises, on peut citer l'aménagement, la protection, la structure des paysages, l'architecture et le génie civil ; les méthodes d'entretien ; l'administration et la comptabilité ; l'écologie, la sociologie et la psychologie ; l'économie ; les dispositions légales et économiques relatives aux ressources ; le régime foncier et les modes d'appropriation des terres ; des disciplines des sciences naturelles comme la botanique, la zoologie et l'anthropologie, ainsi que les sciences humaines, archéologie et histoire (Miller, 1974).

On peut signaler quelques progrès dans la réalisation de programmes régionaux et nationaux. L'École d'aménagement de la faune en Afrique, créée avec l'aide du PNUD/FAO, à Mweka, en République-Unie de Tanzanie, a formé jusqu'en 1974 plus de 400 élèves, ressortissants de plus de 13 pays, à un niveau moyen, en aménagement de la faune et des parcs nationaux. A Garoua (République-Unie du Cameroun), une École de faune a été créée en 1970 avec l'assistance de la FAO et le financement du PNUD ; jusqu'en 1975, plus de 100 élèves représentant 16 pays africains avaient été formés dans le domaine de l'aménagement de la faune et des parcs nationaux. Quelques universités donnent une formation spécialisée, le PNUD et la FAO ont contribué à la création d'une faculté des ressources forestières à l'Université d'Ibadan, au Nigéria, et à l'incorporation au programme de cours sur l'aménagement de la faune sauvage.

La FAO est l'organisation des Nations Unies responsable de l'exécution des projets de création de parcs, d'aménagement de la faune et des forêts. Elle se trouve engagée dans des activités de formation relatives à la reconnaissance, l'inventaire, l'étude de la faune, la planification et l'aménagement concernant les parcs nationaux, dans des pays tels que le Nigéria, le Cameroun, la République centrafricaine, le Gabon, le Zaïre.

Malgré toutes ces activités et initiatives, les programmes de formation en matière de conservation et d'aménagement dans la plupart des régions forestières sont encore peu avancés par rapport à ceux des zones tempérées. On n'a guère déterminé les besoins globaux en formation et en personnel qualifié pour ces régions. Les recherches futures devront comprendre l'étude de ces besoins et des facteurs dont ils dépendent : accroissement de la demande en matière d'activités récréatives et touristiques, recherches en sciences biologiques, éducation du public, protection des bassins versants et conservation des ressources génétiques. En outre, il est nécessaire de conduire une grande enquête sur les problèmes de la planification et de la gestion des parcs tels que : conflits avec les autres formes d'utilisation des terres, pollution de l'environnement, manque de moyens et de personnel qualifié, programmes insuffisants d'information du public et manque d'intégration avec les politiques et les projets de développement, sur le plan régional et national.

Conservation des ressources génétiques

Conservation in situ

L'interdiction d'abattage et la conservation *in situ* d'échantillons représentatifs d'écosystèmes dans leur état naturel sont réalisées au mieux grâce à la constitution de réserves naturelles strictes, à l'intérieur de plus grandes unités représentées par les réserves forestières et les parcs nationaux.

La surface minimale considérée comme nécessaire à cette conservation à long terme varie entre 1 et 10 km². Il est nécessaire d'examiner dans quelle mesure des surfaces de cet ordre sont suffisantes pour conserver un patrimoine génétique local viable des espèces constitutives.

Le nombre minimal d'individus d'une population menacée nécessaire pour constituer un patrimoine génétique durable varie en fonction des espèces. Il est vraisemblable, par exemple, que ce nombre sera relativement élevé dans le cas des conifères de la zone tempérée boréale, dont la pollinisation est anémophile et croisée.

Le nombre nécessaire pour les espèces feuillues tropicales qui sont surtout zoophiles et capables pour la plupart d'autofécondation, sera bien inférieur à celui des conifères anémophiles des régions boréales.

Si le milieu change rapidement et sur une distance relativement courte, par exemple d'un fond de vallée au sommet d'une montagne, il est possible d'assurer la conservation de tout un éventail de situations écologiques et génétiques en établissant une seule réserve naturelle stricte englobant tout le bassin versant. Une grande réserve naturelle stricte a aussi l'avantage de conserver les différents stades de la succession, aussi bien que la végétation climacique. Les réserves naturelles strictes ne doivent pas être limitées aux forêts primaires non perturbées. Il est également important d'en établir dans les forêts secondaires manipulées qui renferment des ressources génétiques précieuses, et qui constituent au demeurant la plus grande partie du domaine forestier dans de nombreux pays.

Des réserves naturelles strictes sont normalement établies dans les réserves forestières en Afrique, un certain nombre ayant été créées également dans des parcs nationaux. Les réserves naturelles strictes doivent être entourées par une zone tampon de forêts soumises à un aménagement sous rendement soutenu, mais non avec coupe rase et remplacement par des plantations. Au Nigéria, au Kenya et en Ouganda, des réserves naturelles strictes ont été créées bien à l'intérieur des réserves forestières et souvent fort éloignées des routes; elles sont entourées par de vastes massifs de forêts réservées; c'est la solution idéale. Si, par ailleurs, les ressources génétiques forestières à conserver sont voisines des limites de la réserve forestière, on doit alors s'efforcer pour qu'une zone tampon d'au moins 300 m soit établie autour de la réserve naturelle stricte.

Il peut être nécessaire de prévoir plus d'une zone tampon, comme on le propose pour les réserves de la biosphère du MAB (Unesco, 1974). Le patrimoine génétique doit être géré et utilisé aussi bien que conservé, ce qui nécessite des récoltes périodiques de graines. Une zone centrale inviolée où les manipulations humaines, à l'exception des observations scientifiques, sont exclues pourrait être entourée d'une zone tampon interne servant de réservoir de gènes, ainsi que d'une zone tampon externe pour les activités touristiques et l'exploitation forestière.

On ne soulignera jamais assez que si les réserves naturelles strictes doivent jouer un rôle important dans la conservation des ressources génétiques, il est capital de tout faire pour établir des critères rigoureux en vue de leur création et de leur aménagement ultérieur. Des terres forestières mises de côté en vue de la conservation des ressources génétiques forestières, mais sans objectifs clairement énoncés et incorporés dans les plans d'aménagement ne resteront probablement pas intactes. Par ailleurs, de telles formes statiques de conservation des ressources génétiques forestières n'entraîneront pas une accumulation d'informations sur ces ressources comme cela serait le cas si l'on avait affaire à des mesures de conservation dynamiques faisant partie intégrante d'un plan d'aménagement forestier. A long terme, et si elles sont convenablement étudiées et aménagées, les réserves naturelles strictes conserveront non seulement les ressources génétiques forestières, mais encore elles engendreront un flux continu d'informations sur ces ressources, permettant alors leur domestication éventuelle et, dans le cas des feuillus tropicaux, la mise en œuvre de plans d'aménagement des écosystèmes naturels de l'espèce considérée.

Le maintien de ressources génétiques spécifiques dans une réserve naturelle stricte nécessite des interventions dans l'écosystème si les espèces concernées appartiennent à des stades de la succession qui diminuent en nombre ou disparaissent à mesure que l'écosystème approche du climax. C'est pour de telles raisons qu'on doit préparer des plans d'aménagement.

Conservation « ex situ »

Dans certaines zones, la pression exercée en faveur d'un défrichement total des forêts naturelles pour la mise en valeur agricole ou d'une autre nature est si grande que la

disparition des ressources génétiques *in situ* est inévitable. On doit alors s'efforcer de récolter les graines des espèces économiquement importantes et menacées d'extinction, avant qu'il ne soit trop tard, et les conserver dans des banques de graines ou en établissant des peuplements artificiels de conservation *ex situ* par plantation, dans des stations où la protection et la gestion peuvent être assurées.

Les problèmes de la conservation *ex situ* ont été discutés de manière approfondie par le comité d'experts de la FAO sur les ressources génétiques forestières et par le groupe d'experts Unesco/MAB sur la conservation des zones naturelles et des ressources génétiques qu'elles contiennent. Dans le cadre du programme mondial pour l'amélioration des ressources génétiques forestières (voir chapitre 20), différentes propositions d'action ont été faites. Elles concernent la collecte immédiate de quantités importantes de graines d'espèces ou de variétés menacées, afin d'être conservées pendant un certain temps ou bien de servir à la constitution de plantations artificielles dans de nouvelles stations. Des méthodes analogues et des quantités de graines équivalentes sont nécessaires si la sélection et l'amélioration plutôt que la conservation représentent l'objectif principal des peuplements *ex situ*.

La création de peuplements artificiels hors de leur aire naturelle, mais où les perspectives de conservation à long terme sont bonnes, est une excellente méthode pour conserver le patrimoine génétique. Elle nécessite un choix très attentif de la station et des normes précises de préparation du sol, de plantation et de traitement. Le coût par unité de surface peut être considérablement plus élevé que celui d'une plantation normale, étant donné que les peuplements doivent avoir au moins 10 ha de surface.

Pour certaines espèces, la combinaison de la conservation *in situ* et *ex situ* peut représenter la solution, certaines provenances étant susceptibles d'une conservation permanente dans leurs écosystèmes naturels, alors que d'autres doivent être transférées dans une nouvelle station pour survivre.

Une surface de 10-30 ha par provenance ou population dans chaque station est convenable. Afin de prendre des précautions contre les catastrophes naturelles, chaque population doit être plantée dans deux stations au moins. On doit autant que possible réaliser un isolement contre l'hybridation, mais des considérations pratiques peuvent rendre cet isolement difficile. En pareil cas, la multiplication végétative ou la pollinisation contrôlée permettent de conserver un haut degré de pureté génétique dans la génération suivante.

Le comité d'experts de la FAO sur les ressources génétiques forestières à sa troisième session (FAO, 1975) a proposé de fournir, dans le cadre du Programme mondial pour l'amélioration des ressources génétiques forestières, une aide financière en vue de la création de peuplements de conservation et de sélection *ex situ*, dans le cas de deux espèces particulièrement intéressantes pour les tropiques humides, *Pinus caribaea* var. *hondurensis* et *Pinus oocarpa*. Les pays et régions « hôtes » proposés étaient respectivement le Congo, l'Afrique orientale, le Nigéria ; et le Congo, l'Afrique orientale, le Nigéria, la Zambie.

Développement et aménagement forestier

Quelques problèmes humains et institutionnels

Emploi et conditions de travail

La situation de l'emploi a changé considérablement au cours des quinze dernières années. Alors que dans les pays industrialisés une mécanisation intensive a entraîné une augmentation de la productivité du travail, dans les pays en développement la productivité du travail a stagné à un niveau beaucoup plus bas alors que l'emploi global dans la production du bois a augmenté. D'une enquête conduite par la FAO il résulte qu'alors que les indices d'emploi (pour les travaux sylvicoles et l'abattage) baissaient de 100 en 1960 à 60 en 1968 pour les pays nordiques, ils s'élevaient respectivement de 100 à 151 pour Madagascar (travaux sylvicoles seuls).

Dans les pays tropicaux, l'emploi en foresterie est largement saisonnier (pour les travaux de plantation); une minorité de travailleurs sont occupés de façon permanente principalement par des entreprises importantes d'exploitation forestière bien équipées. Par ailleurs, la rotation du personnel est élevée, sans doute en raison des conditions d'emploi.

La mécanisation progresse, notamment dans l'exploitation des forêts tropicales humides où la construction de routes, le débardage par tracteur et le transport par camions ont permis d'ouvrir des massifs jusque-là inaccessibles. Les scies à moteur sont utilisées de plus en plus et un équipement lourd mécanisé joue un rôle important pour le défrichement avant plantation. Dans certains cas, la mécanisation n'est justifiée ni socialement ni économiquement et il est alors conseillé de s'orienter vers des techniques intermédiaires.

Les contraintes apportées par le climat au travail physique de l'homme ont fait l'objet d'une étude récente par la FAO (1974*a*). Les contraintes dues à la chaleur impliquent une activité cardio-vasculaire supplémentaire en raison des demandes de flux sanguin vers la périphérie à des fins thermorégulatrices. Quand les exigences de la thermorégulation et de l'afflux de sang oxygéné aux muscles en action dépassent le rendement cardiaque maximal, les limites supérieures de tolérance sont alors atteintes et le travail doit être réduit. Mais il n'est pas seulement question d'extravaser le sang vers les vaisseaux périphériques pour dissiper la chaleur; en effet, quand la température du corps dépasse 39-39,5 °C, on constate plusieurs effets sur la circulation, sur le fonctionnement des glandes sudoripares et sur le bilan hydrique du corps, qui ont tous pour conséquence une réduction de la capacité d'effectuer un travail musculaire. Celle-ci est réduite de façon notable à mesure que la température de l'air augmente et l'on estime qu'une température ambiante de 26 °C environ est la température maximale tolérable pour les travaux forestiers. Cette estimation implique un faible taux d'humidité atmosphérique; lorsque ce dernier est élevé, la capacité de travail est réduite de près de 50 %. Le rendement dans un environnement

chaud dépend aussi d'un apport convenable de sel et d'eau ainsi que des caractéristiques individuelles, de l'acclimatation, etc.

Cette étude de la FAO montre clairement que la chaleur est un problème sérieux dans l'organisation et la supervision des travaux forestiers sous les tropiques et pour le bien-être des travailleurs. Elle souligne aussi le besoin d'autres études sur les conditions climatiques, le rendement et le comportement des travailleurs notamment en ce qui concerne leur capacité de compenser les pertes d'eau et de sel résultant de la transpiration. Les travailleurs des pays en développement diffèrent souvent, en ce qui concerne l'état nutritionnel, le poids, la taille et l'état sanitaire général, des travailleurs des pays industrialisés qui ont été mieux étudiés, et cela souligne le besoin d'études ultérieures (voir chapitre 16). L'interaction de tous les facteurs en cause n'a pas été non plus suffisamment étudiée et échappe à une évaluation quantitative qui est essentielle pour prévoir les coûts de production et la planification des programmes de développement forestier. En outre, comme l'essai figurant dans l'étude pour prévoir la réduction de rendement résultant de la chaleur est entièrement basé sur l'adaptation d'un modèle aux données de la littérature spécialisée, les observations faites sur le terrain pourraient ne pas coïncider avec les prévisions. De telles observations doivent être analysées et utilisées pour modifier les procédures de prévision qui doivent rester simples pour être d'une application générale L'influence de la vitesse de l'air est l'un des facteurs qui devraient être également étudiés de même que l'habillement et la relation entre un rayonnement calorifique accru et la perte de rendement.

Quelles que soient les améliorations apportées, le travail forestier reste pénible et le risque d'accidents élevé. Si la mécanisation à certains égards réduit l'effort, elle a pu entraîner d'autres maladies du système vasculaire (bruit et vibrations des scies à moteur) et augmenter les contraintes mentales.

Les salaires, en dehors de ceux de certains conducteurs de machines, sont en général bas et correspondent aux salaires minimaux des ouvriers agricoles; les avantages sociaux sont limités. En ce qui concerne la durée de la journée de travail, la durée et la périodicité des périodes de repos, la quantité et la qualité de l'alimentation des ouvriers forestiers, peu de choses ont été faites pour les adapter aux conditions tropicales. La fréquence des accidents est apparue comme très élevée par comparaison aux pays industrialisés dans les quelques cas bien documentés. On doit aussi rappeler les contraintes résultant des maladies parasitaires (voir chapitre 17).

Malgré les bas salaires payés aux travailleurs forestiers, les coûts de production restent très élevés en raison de la faible productivité de toutes les opérations résultant du manque de formation et de la pénurie d'outils manuels efficaces, ainsi que des coûts de transport excessifs à cause de l'insuffisance des moyens de transport. Les conditions climatiques ne permettent pas d'effectuer les opérations forestières toute l'année. Les ressources forestières représentent cependant une richesse réelle pouvant contribuer à la création d'emplois avec de faibles capitaux. L'industrie du bois offre des débouchés importants puisqu'elle peut conduire à un emploi massif. Quant aux industries de transformation du bois, établies après que les ressources forestières eurent été exploitées, elles peuvent, estime-t-on, fournir trois à quatre fois plus d'emplois. L'investissement le plus important est sans aucun doute la construction de routes forestières. L'étape suivante essentielle est la formation des travailleurs forestiers et la création de conditions susceptibles d'attirer une main-d'œuvre permanente, telles que la planification de l'emploi durant toute l'année, de meilleurs salaires, et des conditions satisfaisantes d'hébergement et de travail. Comme la main-d'œuvre est abondante, il doit être possible de choisir les travailleurs convenant au type de travail souhaité.

Les investissements pour l'exploitation forestière et pour la création d'une industrie du bois efficace sont justifiés d'un point de vue financier puisque les terres forestières et le bois sur pied sont des réalités tangibles. Il est nécessaire en tout état de cause de protéger la main-d'œuvre et les forêts contre une exploitation abusive par une législation appropriée et vigoureuse relative au rendement soutenu, à l'aménagement des forêts, aux salaires minimaux, aux règlements de sécurité et sanitaires, etc.

Certaines opérations forestières peuvent être effectuées manuellement, et nombreuses sont celles qui se prêtent difficilement à la mécanisation. La formation professionnelle semble donc être une étape essentielle avant de passer à la mécanisation. Celle-ci peut intervenir quand l'augmentation des salaires rend l'emploi des machines économique, ou quand le terrain ou la dimension exceptionnelle des grumes rendent le travail manuel épuisant et que le transport est impossible, En général, le choix de techniques, qu'elles reposent sur l'utilisation intensive du travail ou du capital, doit être considéré avec un soin tout particulier. Si, de deux techniques, l'une consomme plus de travail, le volume des autres intrants restant le même pour une production donnée, cette technique doit être considérée comme inférieure. La question économique se pose réellement quand, pour le même niveau de production, le rapport capital-production peut être réduit en augmentant la proportion de travail par rapport au capital. Deux principes doivent être considérés : d'une part, la mesure dans laquelle il est possible de choisir des produits nécessitant une utilisation intensive de travail est limitée par la composition de la demande et le degré de substitution entre les produits; d'autre part, la possibilité de choisir d'autres techniques n'existe pas dans toutes les industries. Dans certaines de celles-ci, les changements peuvent entraîner une telle différence dans la qualité des produits qu'ils sont d'un intérêt très limité, mais dans d'autres la faculté de choix entre des techniques différentes est réelle. Le choix dans le processus central de production peut être limité, mais dans les opérations subsidiaires, périphériques, en particulier celles ayant peu d'effets sur la qualité du produit final, les techniques faisant appel à une main-d'œuvre nombreuse peuvent être utilisées (par exemple, la phase de construction d'un projet, la manipulation de matières pre-

mières, l'usage d'outils manuels par opposition aux scies à moteur dans l'abattage, le transport manuel et non mécanisé du bois vers les scieries). Avant d'introduire des méthodes d'abattage et de transport faisant appel à une mécanisation poussée, il est impératif d'étudier soigneusement les conditions de façon à s'assurer que l'équipement introduit est adapté aux conditions locales. La première étape doit être d'enseigner aux travailleurs les techniques générales (pour le travail manuel) grâce à une formation professionnelle classique; on peut parvenir à un haut degré de mécanisation progressivement. Il convient de souligner toutefois que, dans la plupart des cas, la scie à chaîne est à présent considérée comme un outil manuel dont l'usage se répand très rapidement à la suite de la diminution du nombre de bûcherons, et parce qu'on souhaite éviter le gaspillage de bois et de temps.

Les recherches ergonomiques doivent être étendues pour étudier les facteurs fondamentaux en cause. Il est utile de faire la différence entre la recherche ergonomique (études de base) et l'ergonomie appliquée (organisation du travail et du milieu); mais les deux domaines doivent être considérés de façon à toujours orienter les recherches vers la solution de problèmes pratiques. La recherche fondamentale concerne l'étude de tous les facteurs relatifs au travail, à l'environnement et à la société, en tenant compte des possibilités, des capacités et des limites de l'homme. Les facteurs les plus importants concernent le climat, la nutrition, l'habillement, la capacité physique et les limites d'endurance des travailleurs. Une telle connaissance est indispensable à l'organisation du travail et de la formation. L'organisation du travail est capitale dans chaque chantier et dans tout système opérationnel; elle doit concerner les procédés employés, l'organisation et l'équipement du chantier, en faisant le plus grand cas des effectifs réels des travailleurs, ce qui implique évidemment la prévention des accidents.

Problèmes institutionnels

Les principales questions institutionnelles à examiner avant l'élaboration d'une politique d'utilisation des terres et d'une politique forestière concernent la nature de la propriété forestière, le statut des administrations responsables et le développement des concessions.

La propriété est le plus souvent publique (État, collectivité, tribu, etc.), mais il existe aussi des forêts de propriété privée et de propriété non définie. La propriété domaniale n'est pas toujours traduite par des actes de possession réelle de la part des administrations publiques et il y a même eu, lors de la décolonisation, une tendance à accepter les revendications des collectivités locales pour faire des forêts communales ou dépendant des autorités locales. Quant au statut, certaines forêts sont protégées temporairement ou de façon mal définie ; leur vocation forestière est reconnue, mais elles sont ouvertes à d'autres usages ; d'autres sont réservées de façon permanente pour la production, la protection ou la constitution de parcs nationaux, d'autres devront être défrichées. Enfin, les forêts artificielles plantées par des entreprises privées ou des particuliers sont généralement reconnues comme telles et leur importance peut être considérable.

La formulation de la politique forestière et la gestion des forêts publiques sont généralement confiées à un service forestier fonctionnant généralement dans le cadre des ministères de l'agriculture, des ressources naturelles ou des affaires rurales. Ce service, associé au département du tourisme, a été quelquefois élevé au rang de ministère (Congo, Côte-d'Ivoire, Gabon, par exemple). La faune et la chasse font partie de ses attributions ou sont du ressort d'un Secrétariat d'État pour les parcs nationaux, la faune et la conservation de la nature. Les responsabilités des services forestiers se sont accrues récemment ; les pays ayant des ressources forestières importantes doivent non seulement améliorer leur rôle de service public et d'assistance à la forêt privée, mais aussi leur capacité de gestion et de mise en valeur du domaine forestier public où l'action gouvernementale était souvent très limitée. C'est ainsi que de nombreux services forestiers ressentent la nécessité non seulement d'une déconcentration territoriale mais d'une décentralisation permettant des prises de décision plus rapides et plus efficaces au niveau des opérations de terrain. Certains pays ont même créé des agences ou offices, avec un statut autonome soit pour l'ensemble des questions forestières, soit seulement pour le reboisement.

Les gouvernements contraints d'intensifier l'exploitation de leurs ressources peuvent opter pour la concession de droits de coupe de bois sur pied, c'est-à-dire un contrat d'exploitation forestière. Alors que la vente du bois en bordure de route et, dans une moindre mesure, la vente du bois sur pied demandent aux autorités forestières un grand travail de débardage, de construction de routes et d'aménagement forestier, les contrats d'exploitation, en revanche, impliquent beaucoup moins de travaux techniques. Une infrastructure insuffisante, le manque de techniciens et de cadres forestiers, l'absence d'un service forestier national bien organisé et les problèmes considérables de débardage, de construction de routes et de commercialisation expliquent la passation de contrats d'exploitation comme méthode de dévolution des ressources forestières.

On distingue trois types fondamentaux de contrats : prospection forestière, contrats de coupe du bois sur pied et contrats de gestion forestière. De tels contrats ne déchargent pas le gouvernement de toutes ses responsabilités. Il est nécessaire de fixer les clauses appropriées et les conventions particulières régissant les droits et obligations de la société concessionnaire, qui conduiront à l'exécution de la politique nationale en matière d'exploitation du bois et qui assureront la continuité de la production forestière. En outre, le gouvernement doit assurer l'inspection et la surveillance de toutes les opérations de la société afin d'être sûr que le pays conserve son plein droit de propriété sur les terres et reçoit la part qui lui est due des richesses forestières. Un service forestier national capable d'assumer cette tâche est donc absolument indispensable.

Une politique de contrats en matière forestière doit être conçue dans le contexte du développement économique et social du pays. Les forêts ne constituent pas uniquement une source de matières premières pour l'industrie; elles jouent un rôle important dans la vie des hommes qui y

vivent (voir chapitre 19) et dans les équilibres des différents écosystèmes (chapitre 2), ce qui oblige à en tenir compte dans les clauses des contrats d'exploitation. Les autorités responsables doivent envisager un désaccord possible entre les populations locales et l'entrepreneur, et éviter que les objectifs du contrat ne soient compromis. Depuis vingt ans, les contrats d'exploitation de longue durée ont pris une importance considérable. On estime généralement à juste titre qu'ils constituent un moyen de mettre en valeur les forêts d'un pays, de développer les industries du bois et d'attirer de nouvelles industries forestières. Étant donné les avantages que présente pour le développement national l'établissement ou l'expansion d'une industrie bénéficiant d'un contrat forestier, on peut être tenté de fixer des modalités relativement simples pour commencer sans délai l'opération. Mais un contrat d'exploitation doit être négocié attentivement et habilement, car il a des conséquences de grande portée et à long terme. On doit admettre que les forêts deviennent de plus en plus intéressantes et leurs propriétaires doivent donc être en mesure de négocier des contrats plus avantageux que ceux établis auparavant.

Ces contrats d'exploitation forestière ont des exigences multiples : s'assurer, par exemple, qu'ils sont compatibles avec les plans d'aménagement de moyenne et longue durée pour le secteur forestier dans son ensemble, qu'ils sont conformes aux intérêts du développement national à long terme, et que des accords sur le personnel sont passés pour contrôler l'exécution du contrat.

La FAO s'est intéressée aux contrats d'exploitation forestière et ses efforts ont abouti à l'élaboration d'un manuel (FAO, 1972) dont le but est de donner aux administrations forestières les informations nécessaires pour résoudre les problèmes majeurs que posent ces contrats. La première partie de ce manuel est consacrée à l'examen de la nature des contrats possibles et à la description des diverses catégories de forêts publiques auxquelles ils peuvent s'appliquer. On examine les voies offertes à un gouvernement pour organiser l'exploitation des ressources forestières nationales et leurs mérites respectifs. On y explique pourquoi ces contrats constituent un élément important de toute politique d'exploitation du bois, pourquoi certains types de contrats (contrats de courte durée) doivent être considérés comme des solutions temporaires, et pourquoi les contrats de longue durée peuvent constituer une méthode efficace de mise en valeur des forêts et devenir une méthode agréée d'organisation forestière, sous réserve que les intérêts du pays soient sauvegardés. On y souligne aussi l'intérêt du gouvernement à faire appel à plusieurs régimes d'exploitation du bois et à adapter les conditions du contrat aux objectifs particuliers de l'aménagement des forêts, au type d'industrie considéré, au statut légal des terres et au type de forêt. On passe aussi en revue les problèmes majeurs de la législation régissant les contrats d'exploitation. La deuxième partie est consacrée aux contrats conclus pour vingt ou trente ans. On y expose les objectifs qu'un gouvernement peut fixer, les principaux sujets à inclure dans l'accord, les différentes taxes à imposer aux concessionnaires et les moyens de les calculer, les mesures de surveillance et de contrôle, les amendes et les sanctions garantissant la bonne exécution par le concessionnaire de ses obligations et de ses responsabilités. On analyse aussi les diverses mesures pour encourager les investissements internationaux dans les industries forestières. La troisième partie du manuel énumère les principales conditions, obligations et dispositions à inclure dans des accords de longue durée ou dans la législation régissant les contrats d'exploitation forestière. Les annexes fournissent trois exemples types de contrats de longue durée.

L'expérience des concessions ne semble pas totalement satisfaisante, car les conditions préalables à leur bon fonctionnement ne sont pas toujours réalisées. Une expression claire de la politique nationale et des concepts généraux d'aménagement forestier font souvent défaut. Certains aspects tels que la classification des terrains selon leur aptitude, les inventaires, les plans d'aménagement, la planification des industries, une connaissance suffisante des coûts d'exploitation et de production nécessaires à une évaluation convenable des taxes forestières, font encore défaut. L'expérience en matière de négociation de ces conventions de concessions reste encore très insuffisante.

En conclusion, la législation sur les contrats d'exploitation et les accords individuels tend à être vague et imparfaite parce qu'on ne sait pas exactement ce que la forêt peut produire ni à quel prix, comment elle doit être techniquement et économiquement gérée, quelles doivent être les responsabilités des concessionnaires et comment la matière première peut être traitée dans le pays même.

Économie des produits forestiers

On considérera comme produit forestier le bois et ses dérivés et on laissera de côté ceux provenant d'une économie de cueillette. Étant donné les tendances du marché mondial du bois, les industries forestières pourraient jouer un rôle important dans le développement des pays tropicaux ayant des ressources forestières ou pouvant en créer par le boisement. Un rapport de la FAO a analysé ce rôle propulseur du secteur forestier dans la croissance des pays en développement. Ce rôle particulier tient à la flexibilité dans les dimensions des entreprises, aux liaisons amont et aval du secteur forestier, à la possibilité d'appliquer progressivement des techniques nouvelles et de tirer profit d'un large éventail de cadres qualifiés. Ces industries forestières sont en outre alimentées par des ressources renouvelables nationales et sont intimement liées au secteur agricole qui joue un rôle important dans les pays en développement.

Le bois est souvent consommé sur place dans le cadre d'une économie de subsistance et les statistiques de production et de consommation ne sont pas toujours exactes. En Afrique, neuf dizièmes de la consommation du bois consistent en bois de feu. L'accroissement des populations rurales et l'augmentation du prix du pétrole entraîneront sans doute une augmentation des besoins globaux pendant un certain temps encore. Le problème sera de savoir comment une partie du bois utilisé comme combustible pourra être orientée vers la fabrication des pâtes, des panneaux de particules ou même servir comme bois d'œuvre.

Tendances et perspectives pour les bois feuillus tropicaux

La filière bois présente des différences fondamentales avec la filière agronomique :

au niveau de la production, l'exploitation forestière en Afrique de l'Ouest a davantage le caractère d'une exploitation de type minier ; les investissements très importants, les progrès techniques récents, la nature des produits et leurs marchés interdisent aux petits producteurs d'apparaître dans ce secteur ;

au niveau du produit final, qui n'est pas destiné à la consommation individuelle mais à l'approvisionnement d'industries diverses.

Cette distinction entraîne un certain nombre de problèmes :

antagonisme entre le domaine agricole et le domaine forestier, ce dernier étant souvent menacé par une extension incontrôlée du précédent ;

antagonisme au niveau de l'emploi : le secteur forestier, faisant appel au salariat pur et attirant des personnes dans des régions vides sans autres activités économiques pour une durée somme toute limitée, contribue à la destructuration du monde agricole. Ceci a d'ailleurs conduit certains pays à ne pas considérer le développement des industries du bois seulement comme une source de revenus à l'exportation, mais également comme un moyen de créer des activités économiques permanentes dans certaines régions ; mais c'est une arme à double tranchant, dans la mesure où l'emprise agricole qui succède à l'emprise forestière se réalise sans contrôle et entraîne la destruction progressive de la forêt.

L'exploitation forestière nécessite les opérations successives suivantes :

reconnaissance, délimitation, prospection de la zone à exploiter ;

demande du permis d'exploitation, formalités administratives, paiement des taxes ;

installation de l'infrastructure indispensable à l'exploitation (routes, campements, bases, ateliers, etc.) ;

abattage des arbres répérés lors de la prospection ;

vidange des arbres abattus ;

façonnage des grumes ;

transport des grumes du chantier au lieu d'utilisation ou de commercialisation.

L'exploitation forestière a été profondément modifiée depuis la seconde guerre mondiale à la suite de progrès techniques (améliorations successives des engins à chenille, apparition de nouveaux matériels, engins de débardage à pneus, utilisation généralisée de la scie à chaîne, modification des engins de transport). Les entreprises d'exploitation forestière ont largement maîtrisé les techniques de construction de route en terre sous climat tropical ; certaines routes forestières privées ont des caractéristiques équivalentes à celles du réseau public. Dans certains cas, la saison des pluies ne gêne plus l'évacuation des bois. Les entreprises ont également analysé, décomposé les opérations de l'exploitation forestière et possèdent maintenant une technique bien au point qui répartit de façon précise les tâches des salariés et réalise une spécialisation beaucoup plus poussée des personnels.

La taille des entreprises n'a cessé d'augmenter. Un nombre appréciable d'entre elles produisent maintenant plus de 100 000 m³ ou 100 000 t par an. L'intégration des entreprises d'exploitation forestière le long de la filière bois a également beaucoup progressé.

La production des exploitations forestières peut être orientée vers deux secteurs industriels traditionnellement séparés, où le bois subit des transformations très différentes :

les industries du bois, qui utilisent le matériau ligneux sous sa forme de composé hétérogène et le transforment en produits variés plus ou moins élaborés ;

les industries de la cellulose, qui utilisent la composante essentielle du matériau ligneux, les fibres.

Ces deux groupes d'industries diffèrent par l'échelle des investissements nécessaires : l'investissement nécessaire à la construction d'une industrie de pâte à papier en Afrique tropicale se chiffre en dizaines de milliards de francs CFA, alors que pour une industrie de transformation du bois il s'élève à des centaines de millions de francs CFA.

Dans le cas des industries du bois, les trois modes de transformation sont le sciage, le déroulage et la mise en particules ou en fibres. Les industries du bois ont progressé de façon remarquable dans les pays forestiers tropicaux au cours de la dernière décennie (tableau 1).

Le développement des industries du bois a rencontré un certain nombre de difficultés liées à la nature des ressources forestières tropicales ; à l'organisation du marché du bois, les pays acheteurs étant pour une très large part importateurs de grumes.

En Europe, cependant, la demande de sciages et autres produits transformés progresse rapidement, mais davantage au bénéfice des produits du Sud-Est asiatique que des bois africains.

D'autres difficultés techniques concernent une infrastructure industrielle trop faible et l'insuffisance de la formation de la main-d'œuvre.

Dans les pays sans ressources forestières importantes, comme le Bénin, le Mali, le Niger, le Sénégal ou le Togo, les besoins en produits forestiers sont couverts par les productions locales, essentiellement en ce qui concerne le bois de feu. Les besoins en bois d'œuvre et en produits ouvrés sont satisfaits par des importations onéreuses et par la production de quelques petites scieries locales. Certains pays comme le Sénégal importent des grumes (de Côte-d'Ivoire) pour approvisionner leurs scieries.

Les pays forestiers, quant à eux, ont développé dans un premier temps presque exclusivement l'exploitation forestière pour la vente des grumes à l'exportation. Ces exportations, en procurant des ressources fiscales immédiates importantes, leur ont permis de financer le fonctionnement de leur administration ou de faire des investissements dans des secteurs prioritaires. Les premières

TABLEAU 1. Production des industries du bois dans les pays tropicaux (en milliers de m³)

	Sciages et traverses		Feuilles de placage		Panneaux contreplaqués		Panneaux de particules		Panneaux de fibres	
	1965	1970	1965	1970	1965	1970	1965	1970	—	1970
Production des pays en développement	29 223	40 665,4	253	1 049,0	1 477	3 126,0	123	826,7	—	306,2
Production des pays tropicaux	26 590	34 826,6	251	1 031,1	790	2 930,6	26	554,0	—	253,5

TABLEAU 2. Production de sciages (en m³) dans quelques pays d'Afrique

PAYS	Production		Consommation intérieure		Exportations	
	1970	1972	1970	1972	1970	1972
Cameroun	115 000	138 000	85 000	85 000	30 000	53 000
Congo[1]	37 000	44 000	23 000	31 000	14 000	13 000
Côte-d'Ivoire	307 900	302 600	125 000	140 000	183 000	162 600
Gabon	70 000	—	68 300	—	1 700	—
République centrafricaine	66 600	94 000	44 700	45 500	21 900	48 500
Zaïre[2]	—	150 000	—	113 300	—	36 700

1. Années 1969 et 1971 ;
2. Année 1971.

TABLEAU 3. Production et consommation (en m³) de contreplaqués dans quelques pays d'Afrique

PAYS	Production		Ventes intérieures		Exportations	
	1970	1972	1970	1972	1970	1972
Gabon	75 000	—	9 200	—	65 800	66 000
Côte-d'Ivoire	19 700	29 000	12 400	16 300	7 300	12 700
Cameroun	—	27 000	—	11 000	—	16 000
Zaïre	17 800	19 000	—	7 000	—	12 000

TABLEAU 4. Production et exportation de placages déroulés (en m³) dans quelques pays d'Afrique

PAYS	Production		Exportations	
	1968	1972	1968	1972
Congo[1]	64 700	66 500	64 700	66 500
Côte-d'Ivoire	44 200	65 000	36 600	54 900
Gabon	9 000	30 000	9 000	30 000
Cameroun	25 000	33 000	25 000	33 000
Zaïre	30 000	—	28 000	—

1. 1968-1971.

industries installées étaient tournées principalement vers le marché local qui restait très limité et dont la demande portait presque exclusivement sur des sciages. Les pays ont ensuite développé et diversifié ces industries du bois ; ainsi sont apparus la fabrication du contraplaqué, le déroulage de placages pour l'exportation, l'industrie des panneaux de fibres ou de particules. Dans le secteur de la transformation secondaire (menuiserie, ameublement, charpentes), les entreprises souvent artisanales se sont développées avec le marché local ou parfois régional et ont élargi leur champ d'intervention. A l'heure actuelle, le secteur forestier représente une des principales sources de devises pour la plupart de ces pays. Ainsi les exportations de grumes et de produits transformés se situent au premier rang en Côte-d'Ivoire et au Congo, au deuxième rang pour le Gabon (derrière le pétrole) et au quatrième rang au Cameroun et en République Centrafricaine.

Il existe quelques entreprises très importantes employant plus d'un millier de personnes et beaucoup plus nombreuses sont celles qui regroupent dans un même établissement entre 100 et 500 personnes.

Les volumes de production sont récapitulés aux tableaux 2, 3 et 4.

Usages des bois feuillus tropicaux

Utilisations primaires

Les bois tropicaux ont des caractéristiques très diverses qui ont conduit à des utilisations variées; certains ont des emplois spécifiques. La relation entre utilisations et propriétés du bois est assez étroite et elle a été à la base de nombreuses campagnes pour la promotion des ventes des bois tropicaux.

La plus grande partie des bois tropicaux enlevés est utilisée en l'état, principalement comme combustible. Contrairement à la baisse enregistrée dans les pays industrialisés, la consommation en bois de feu dans les pays tropicaux augmente, mais à un taux inférieur au taux de croissance démographique, et cela doit être pris en compte dans la planification future.

Pour les quelque 125 millions de mètres cubes (ce volume correspond à une moyenne annuelle des premières années 1970) classés comme bois d'œuvre et d'industrie dans les statistiques d'abattage, deux tiers environ (86 millions de mètres cubes) sont utilisés dans les pays d'origine en grumes ou après façonnage (sciage, traverses, contreplaqué et placages) et le tiers restant (39 millions de mètres cubes) est utilisé dans les pays industrialisés, pour la plus grande partie, après façonnage. La situation est complexe à analyser, car les pays tropicaux exportent une partie de leur production de sciages et de traverses (11 %) et de contre-plaqué et placages (45 %) vers les pays industrialisés alors que les pays tropicaux eux-mêmes et d'autres pays en développement font entre eux le commerce des grumes, dont une partie transformée en sciages et contre-plaqué est réexportée.

Les pays industrialisés utilisent la plus grande partie des bois tropicaux sous forme de contre-plaqué et de placages, les sciages étant utilisés en moindre proportion. Des quantités insignifiantes sont utilisées dans ces pays sous forme de bois bruts ou grossièrement équarris. L'inverse s'observe dans les pays tropicaux, ce qui correspond à leur stade de développement. La différence entre les structures de consommation selon le type de produit apparaît dans les données du tableau 5.

TABLEAU 5. Parts respectives des principaux groupes de produits (exprimées en équivalent de bois rond) dans l'utilisation des bois d'industrie feuillus tropicaux (Pringle, 1976)

	Pays tropicaux	Reste du monde
	(pourcentages)	
Bois en grumes ou grossièrement équarris	41	3
Sciages et traverses	53	40
Contre-plaqué et placages	6	57
Total	100	100

Utilisations finales

L'utilisation finale des bois tropicaux dépend de leurs propriétés qui, sur le plan commercial, déterminent un classement. On distingue quelquefois trois catégories, décoration, qualité courante, structure, bien que, pour de nombreuses espèces, une utilisation multiple soit possible. Les bois aux qualités décoratives peuvent recevoir un prix supérieur à celui offert pour le bois de structure qui, lui-même, reçoit une prime par rapport à la qualité courante. Cette classification s'applique surtout aux sciages tropicaux, mais aussi aux contre-plaqués. Dans le cas de ces derniers, le type de colle employé est l'élément dominant et c'est ainsi qu'au Japon où tous les contre-plaqués sont faits de bois tropicaux on fait la distinction entre : extérieur résistant à l'eau et à l'eau de mer; intérieur résistant à l'eau; intérieur résistant à l'humidité. Le développement de l'utilisation des espèces pour décoration est lié à l'accroissement des niveaux de vie et au désir d'un environnement de qualité; ces bois ont toutefois à faire face à une concurrence constante de la part des matériaux en matière plastique.

Les méthodes employées pour déterminer les utilisations finales dépendent non seulement des objectifs poursuivis (commercialisation, promotion des ventes, recherches sur les produits et développement de ceux-ci, planification de la production, développement industriel, utilisation des essences moins courantes) mais aussi des moyens disponibles.

Promotion des essences moins connues

On évalue actuellement à une centaine dans les forêts tropicales humides d'Afrique le nombre des essences peu connues, dont le bois pourrait probablement être utilisé à des fins commerciales. Comme les possibilités d'utilisation dépendent étroitement des propriétés du bois et comme les essences peu connues sont en train de susciter de l'intérêt dans le monde entier, il serait souhaitable de mettre au point sur le plan international un système comparable pour évaluer les possibilités d'utilisation de ces essences.

La promotion des diverses essences s'appuie sur des pratiques établies de longue date en matière d'utilisation et de commerce des bois. Plus récemment, on a groupé certaines essences possédant des caractéristiques voisines ou identiques, pour les commercialiser ensemble. Les mesures envisagées pour établir des systèmes de classification et de commercialisation ou améliorer ceux qui existent déjà sont de deux ordres : d'une part, rechercher des utilisations communes pour les bois utilitaires, afin de regrouper le nombre maximal d'essences peu connues se prêtant aux utilisations correspondantes; parallèlement, un tri préliminaire est opéré pour choisir les essences qui paraissent avoir un potentiel supérieur et entreprendre à leur sujet des études spéciales visant à optimiser leurs possibilités d'emploi.

Le bois de nombreuses essences peu connues pourra être utilisé de plus en plus sous forme de produits désintégrés, tels que copeaux et fibres. Il faudra alors orienter la promotion commerciale vers la recherche de débouchés pour ces produits. La promotion de l'utilisation industrielle

intégrée des essences moins connues doit donc s'orienter vers la diversification des produits et le développement de leur commercialisation, spécialement sur les marchés locaux.

Nouvelles utilisations des bois feuillus tropicaux

De nouvelles techniques de production sont en cours d'application ou d'étude, alors que d'autres utilisations des bois tropicaux apparaissent en fonction des essais effectués et des nouveaux procédés de traitement des bois.

Panneaux dérivés du bois

Dans les pays importateurs la croissance de la consommation des panneaux de particules est passée de 6 millions de m^3 en 1963 à 27 millions de m^3 en 1973 et celle des panneaux de fibres de 11 millions de m^3 en 1963 à 17 millions de m^3 en 1973. La croissance de la consommation en panneaux devrait continuer sous réserve que l'économie mondiale se rétablisse ; mais dans certaines régions, les disponibilités en bois pourraient être insuffisantes. La valeur des panneaux de fibres et de particules peut être augmentée par certaines techniques, comme le placage et le lamellage.

En Côte-d'Ivoire, l'usine de panneaux de particules est intégrée à un complexe industriel regroupant une scierie, une fabrique de contre-plaqués et l'unité de panneaux de particules produisant 5 000 m^3 (1972), consommés en Côte-d'Ivoire.

Ce type d'unité pourrait se développer dans d'autres pays et permettrait de répondre à la demande croissante. L'industrie des panneaux de fibres à Madagascar utilise les produits des plantations forestières existantes.

Pâtes et papiers

L'utilisation de diverses essences feuillues tropicales pour la fabrication de pâte et de papier a pris de l'importance, notamment en raison des quantités de feuillus mélangés produites lors des défrichements des terres. Plusieurs fabriques utilisent déjà certaines essences feuillues pour la production intégrée de pâte et de papier; mais, en dehors de cette exploitation d'un nombre limité d'essences feuillues tropicales mélangées, il ne semble exister actuellement aucune production importante basée sur l'utilisation de tout l'assortiment d'essences disponibles. La question a été discutée par le Comité de la mise en valeur des forêts dans les tropiques de la FAO (FAO, 1976).

Des essais conduits d'abord en laboratoire depuis vingt ans par le Centre technique forestier tropical (CTFT), puis à l'échelle industrielle récemment, ont donné des résultats positifs. C'est le cas d'essais effectués en Suède à l'échelle industrielle par la Swedish Stora Kopparberg qui indiquent que la pâte faite à partir de feuillus mélangés du Gabon est au moins aussi bonne que celle du bouleau ou d'autres feuillus européens; le problème est plutôt d'ordre économique étant donné qu'il est difficile d'estimer d'avance le coût de la récolte dans la forêt tropicale humide. Une étude statistique portant sur deux pâtes faites de feuillus mélangés du Gabon a montré qu'avec un approvisionnement venant de 11 unités d'exploitation réparties sur 1 000 km^2 la variabilité de leurs caractéristiques, d'un jour à l'autre, ne dépassait pas 5 %, avec un niveau de probabilité de 0,95. Une étude analogue a été effectuée avec des feuillus mélangés de Côte-d'Ivoire. L'élimination d'espèces indésirables (latex, contenu en silice, etc.) ainsi qu'une certaine organisation de la récolte restent nécessaires pour atténuer la variabilité dans la qualité de la pâte, qui est due à la diversité des essences et à l'irrégularité de leur répartition. En ce qui concerne les essences indésirables, des essais comparatifs conduits par le CTFT, non seulement dans les pays francophones d'Afrique, mais aussi au Suriname, en Nouvelle-Guinée, au Kalimantan, en Malaisie et en Guyane française, ont montré qu'elles ne représentaient pas plus de 2 à 6 % du volume total.

S'il existe des possibilités pour une pâte à fibre courte qui peut être produite à partir de mélanges de feuillus tropicaux, il faut éviter les problèmes qui résulteraient, lors de la commercialisation, d'une trop grande variabilité dans la qualité. Une première solution est de conserver à l'usine un stock tampon assez important à partir duquel on peut mélanger des essences dans des proportions à peu près constantes; une autre est d'organiser l'exploitation avec plusieurs unités travaillant dans des localités différentes de sorte que les assortiments livrés soient en tous temps assez proches de la composition moyenne de la forêt.

La fabrication de la pâte à papier nécessite, pour parvenir à des coûts et des prix concurrentiels sur le marché mondial, une production de l'ordre de 250 000 à 300 000 t par an et par unité de production. Cette production est sans comparaison avec celle concernant une scierie moderne compétitive, débitant 10 000 à 20 000 m^3/an. Les investissements nécessaires se chiffrent en dizaines de milliards de francs CFA. La pénurie mondiale de pâte à papier rend les projets existants en Afrique de plus en plus compétitifs :

Au Gabon, un projet concernait la fabrication de 250 000 t/an de pâte au sulfate blanchie. L'investissement est très élevé (50 milliards de francs CFA). La décision de réalisation de l'usine a été prise en avril 1975 et son fonctionnement devait débuter vers 1979-1980.

En Côte-d'Ivoire, le projet portait sur une production initiale de 150 000 t/an, puis de 300 000 t/an de pâte au sulfate blanchie.

Au Congo, le projet prévoyait une unité de 250 000 t/an de pâte au sulfate blanchie à partir d'*Eucalyptus*. Des reboisements devaient être entrepris six ans avant la mise en route de l'usine (8 000 ha/an).

Au Cameroun, le projet avait donné lieu aux mêmes études que les précédentes et les résultats étaient aussi favorables.

Développement et aménagement forestier

Dans les précédentes sections, on a examiné le cadre humain, institutionnel et économique du développement et de

l'aménagement forestier, y compris les nouvelles techniques qui peuvent faciliter la mise en valeur des forêts. La planification du développement forestier sera examinée au niveau national et l'aménagement forestier au niveau de l'entreprise ou de l'unité de gestion.

Planification du développement forestier

Il faut bien admettre que plus de ressources pour la foresterie signifie moins de ressources pour d'autres activités et que, puisque le secteur forestier n'est pas le seul moyen d'atteindre certains objectifs gouvernementaux, les objectifs forestiers ne peuvent être définis isolément, même si dans bien des pays tropicaux la solution forestière est la seule possible. En tenant compte des aspects économiques de la croissance, des disponibilités en capital, terre et main-d'œuvre, de l'industrialisation en cours, des gains et épargnes souhaitables en devises étrangères, de la situation et des perspectives de l'emploi et du chômage, de la qualité de l'environnement recherchée, il faut : *a*) définir les buts du secteur forestier; *b*) analyser les différentes politiques ou stratégies pour atteindre ces objectifs; *c*) décider de la politique à adopter et formuler un programme pour la mettre en œuvre.

Cela nécessite la définition du secteur forestier (qui peut comprendre ou non les industries forestières); la construction d'un cadre pour l'analyse, la mise au point d'une comptabilité de ce secteur et le rassemblement de données. Il faut ensuite analyser et prévoir les besoins en produits forestiers (y compris les exportations), les ressources; ajuster les prévisions de l'offre et de la demande. Il faut enfin mesurer la fiabilité des choix possibles et évaluer leur contribution en termes de croissance économique, d'emploi, de gain et d'épargne de devises.

Dossiers d'impact sur l'environnement

Il faut évidemment tenir compte des contraintes apportées au développement par le cadre socio-culturel, les attitudes des populations (qui ne perçoivent pas les problèmes de la même façon) et quelquefois par le souci de respecter l'environnement. Ce respect de l'environnement et, dans certains cas, de la qualité de la vie ne fait que reconnaître les bénéfices indirects des forêts, qu'il conviendrait de quantifier et d'évaluer pour bien préciser les coûts et bénéfices de chaque projet.

Dans certains pays on commence à exiger que chaque projet soit accompagné d'un dossier d'impact sur l'environnement. L'idée a été lancée et réalisée aux États-Unis sous la forme d'Environmental Impact Statements. Le dossier doit comprendre quatre parties : justification du projet et alternatives, analyse du milieu, conséquences de l'aménagement sur ce milieu et évaluation financière des dégâts écologiques. Les milieux tropicaux peu ou pas industrialisés ont une capacité d'absorption des nuisances et des pollutions bien supérieure aux milieux industrialisés, le plus souvent déjà saturés.

Méthodologie de la planification et de la prévision des besoins

La publication de la FAO (1974), *An introduction to planning forestry development*, résume les principaux aspects de la planification du développement et notamment du processus et de l'organisation de la planification; elle traite de la formulation des objectifs pour le développement forestier, de l'analyse du secteur forestier et en particulier de la prévision des besoins et des ressources, de l'évaluation des projets et des méthodes d'évaluation des investissements.

La FAO et de nombreux pays ont étudié la méthodologie de la prévision des besoins et les méthodologies mises au point vont servir aux études sur les perspectives de la consommation et de la production du bois. Cette méthodologie est fondée sur les principes suivants.

La démarche classique pour prévoir la demande est d'essayer d'identifier les facteurs qui ont provoqué des changements dans la demande à ce jour, de quantifier leurs relations, et de projeter ces dernières dans le futur avec les modifications jugées nécessaires. On doit traiter les besoins d'exportation séparément des besoins domestiques, et quand la plus grande partie de ces derniers est satisfaite sur place (par exemple, perches et bois de feu), il peut être souhaitable de traiter ces besoins séparément des besoins domestiques commerciaux. Les méthodes utilisées pour prévoir les besoins en produits forestiers ne sont pas différentes de celles servant à analyser et prévoir les besoins en d'autres produits. Ces méthodes sont généralement simples, parce que les données disponibles sont insuffisantes pour justifier l'emploi de méthodes compliquées et avancées. Des prévisions raisonnablement exactes dépendent autant de l'analyste ayant une connaissance suffisante du produit et de la façon dont il est utilisé (pour être capable d'interpréter les faits intervenus dans le passé, ainsi que la probabilité pour des relations particulières de se prolonger sans changement à l'avenir) que des méthodes spécifiques, mathématiques ou graphiques employées. Il est important de se rappeler que les prévisions ne sont qu'un élément de l'analyse et que les techniques de projection quantitative ne sont également qu'un des instruments pour faire des prévisions. En outre, les prévisions tentent de réduire les limites de l'incertitude qui s'attache toujours au futur et qu'on ne peut éliminer; les prévisions ne seront jamais infaillibles. En raison de cet élément d'incertitude, il est souhaitable de présenter plus d'une prévision.

Les méthodes de prévision les plus courantes sont indirectes et relient les changements dans l'utilisation du bois à ceux intervenant au niveau de quelques autres facteurs pouvant être mesurés et prévus. Une méthode très utilisée consiste à relier les changements dans l'utilisation du bois aux changements dans le temps; c'est-à-dire d'étudier comment la consommation a augmenté au cours des dix dernières années, ou plus. Mais ce n'est pas l'écoulement du temps qui fait changer la consommation; plusieurs autres facteurs ont eux-mêmes tendance à changer avec le temps. Les principaux facteurs qui affectent la demande sont les changements de nature démographique, les modifications de revenus et de prix, les changements techniques et ceux du goût des consommateurs.

Il est par conséquent préférable d'essayer de prévoir les besoins futurs en les reliant à ces facteurs. Comme l'évolution de la population et du revenu national est presque toujours estimée au niveau de la macroplanification, cette démarche a en outre l'avantage de relier directement les prévisions de la demande pour les produits du secteur à ce qui est estimé ou planifié pour l'économie tout entière. En pratique, les analyses et projections, mathématiques ou graphiques, de la consommation en produits forestiers ont tendance à se limiter aux relations entre le changement de la consommation et les changements des revenus dans la population, ou au niveau d'une industrie particulière qui utilise un produit du bois. Les effets des changements de prix ont été largement ignorés; la plupart des prévisions ont été basées alors sur l'hypothèse implicite ou explicite que les prix des produits forestiers ne changeraient pas par rapport aux autres prix. Cependant, quand il est évident que les prix relatifs des produits forestiers changeront, ces changements doivent être pris en considération. Les effets des changements intervenant au niveau des techniques, des habitudes et des goûts sur la demande en bois sont difficiles à quantifier, mais ils ont souvent un rôle déterminant. La plupart des produits forestiers sont des intrants pour d'autres industries plutôt que des produits finaux; leur demande est donc très affectée par les usages et techniques dans ces autres industries, aussi bien que par les changements dans la demande des produits de ces dernières; l'emploi des sciages dans la construction de logements, par exemple, a été fortement affecté dans les pays industrialisés par le passage de la maison individuelle aux immeubles collectifs, par l'évolution vers la construction en béton coulé sur place puis à l'utilisation d'éléments préfabriqués et par l'application de principes d'ingénierie à la création de nouvelles structures telles que les armatures de toits. Quand les changements dans la technologie et les goûts des consommateurs deviennent déterminants dans l'utilisation, ils ne peuvent plus être compris dans les relations revenu-consommation ou prix-consommation; on doit en tenir compte séparément, généralement sur la base d'un jugement subjectif.

La planification forestière rencontre quelques problèmes tels que la prévision de l'offre et de la demande, la commercialisation des produits, la fixation du prix des bois sur pied et l'analyse des investissements, auxquels il faut ajouter le manque de données sur la productivité du travail, la difficulté de mesurer l'accessibilité des forêts, la manipulation délicate de l'écosystème forestier, le degré de réussite des plantations de conversion et d'enrichissement, les économies d'échelles des différentes opérations, etc. Toutes ces difficultés se retrouvent et se précisent au niveau de l'aménagement, qui devrait être l'application du plan de développement forestier national au niveau de l'entreprise ou de l'unité de gestion.

On peut alors se demander si, compte tenu de l'incertitude de la sylviculture et des méthodes de régénération naturelle et artificielle, de l'absence d'une infrastructure pour l'exploitation et le transport, des difficultés d'évaluer le coût de la récolte, et enfin de la multiplicité et de la variabilité des utilisations finales, il est possible de formuler un plan de développement qui se traduirait par un rendement soutenu au niveau des différentes unités de gestion. L'idée serait alors plutôt d'organiser la production sur l'ensemble du territoire pour assurer aux industries un flot continu, si nécessaire croissant, de matières premières, tout en sauvegardant les potentialités des forêts, que d'essayer d'organiser sous rendement soutenu la production au niveau d'unités de gestion dont l'espérance de vie n'est même pas fixée, compte tenu de prévisions à moyen et long terme de la croissance économique et sociale. D'autre part, la responsabilité du planificateur forestier n'est pas de proposer un plan portant seulement sur certaines fonctions et productions de la forêt, mais de présenter plusieurs possibilités en combinant diverses hypothèses et utilisations possibles, et en évaluant leurs conséquences sur certains indicateurs du développement économique.

Rôle des forêts pour les collectivités rurales

Outre le développement forestier au niveau national, il faut souligner le rôle important de la forêt dans la vie quotidienne des communautés rurales. Il s'agit essentiellement de la délivrance, réglementée ou non, de bois de feu, principale source d'énergie des populations locales, de la cueillette des produits accessoires de la forêt, de la chasse et de la pêche. La liste des tubercules, fruits et feuilles consommés comme aliments par les populations locales est très longue et des études restent encore à faire (voir chapitres 16 et 19). L'importance de la faune a été soulignée dans le chapitre 20, mais il faut ajouter la production piscicole dans les forêts marécageuses et les mangroves, et l'élevage avec du matériel végétal du *Tilapia*.

Les forêts exploitées par les paysans contribuent de façon importante à la satisfaction de la totalité des besoins agricoles d'une communauté en associant la production de plusieurs plantes cultivées, l'élevage d'animaux domestiques y compris la volaille, de poissons, à l'exploitation de bois de chauffage.

On a évoqué au chapitre 19 cette contribution essentielle des produits de la forêt pour les populations vivant dans les écosystèmes forestiers tropicaux, c'est-à-dire les ramasseurs, mais aussi pour les essarteurs.

Aménagement forestier

Introduction

L'aménagement devrait être considéré comme l'application au niveau de l'entreprise ou de l'unité de gestion du plan ou du programme national, en prenant en considération quelques problèmes régionaux ou locaux. C'est en fait l'organisation de la production des biens et services de l'unité considérée pour atteindre les objectifs fixés par la puissance publique ou par le propriétaire. On y ajoute le principe de rendement soutenu. Les considérations socio-économiques auront le dernier mot dans le choix des systèmes à adopter, une fois connues les possibilités et les limitations biologiques des manipulations.

Cependant, le plan d'utilisation des terres, une politique forestière claire et précise et un programme à plus

court terme de mise en valeur des forêts, ne sont pas souvent disponibles. L'aménagiste doit alors, dans le cadre de vagues orientations sur l'utilisation des terres et sur la politique forestière, se prononcer sur la meilleure utilisation de la terre et fixer les objectifs forestiers du massif à aménager, compte tenu des perspectives du marché, des communications et de leurs possibilités de développement, de la densité de population, de ses qualifications et de ses besoins. Même si un programme forestier existe, il faut aussi se souvenir que la planification est un processus continu avec rétroaction et que les enseignements et les difficultés qui se dégagent au plan local affectent à leur tour le plan général ; en outre, des changements dans la demande peuvent nécessiter des modifications dans les systèmes sylvicoles. Enfin, il faut bien admettre que si un inventaire forestier préalable permet de fixer les objectifs, ses modalités d'exécution dépendent elles-mêmes de ces objectifs. On traitera surtout de l'aménagement des forêts plus ou moins manipulées, l'aménagement des plantations sur une grande échelle étant un problème différent. Leslie (1976) pense que la plantation est la meilleure solution, l'aménagement des forêts tropicales humides étant condamné à long terme. On essaiera de dégager les opinions sur l'aménagement, à propos duquel s'affrontent les partisans de la régénération naturelle et les partisans des plantations, les tenants du rendement soutenu et les tenants du ravitaillement continu.

Objectifs de l'aménagement et choix des méthodes de régénération

Bien que les prévisions concernant la demande du marché et les utilisations possibles pour la récolte finale soient incertaines au moment de la régénération du peuplement, on doit se fixer un ou des objectifs, et définir clairement les priorités entre eux. Cette incertitude incite à rechercher une gestion simple, susceptible de s'adapter à une demande changeante, et cette considération peut en retour influer sur le choix de la méthode de régénération. Plus cette méthode est conçue pour répondre à une demande particulière du marché, plus réduite sera la latitude de changement ultérieur dans les objectifs de la gestion au cours de la révolution. Un défaut majeur de la plupart des méthodes de régénération naturelle est l'impossibilité de prévoir exactement la production de telle ou telle essence ou catégorie de bois, voire la quantité totale de bois marchand. Toutefois, la diversité naturelle de la forêt est susceptible de favoriser la souplesse d'adaptation aux fluctuations du marché (Synnott et Kemp, 1976).

Certains auteurs estiment que le gestionnaire élabore son plan comme un choix de possibilités. La décision importante est de fixer les principales utilisations pour lesquelles un massif doit être aménagé. Dans le cas du domaine public, les possibilités doivent être envisagées en tenant compte d'une combinaison optimale des autres utilisations, qui entraîneraient une réduction minimale au niveau des principales utilisations choisies. Il existe de nombreuses situations où les possibilités choisies consisteront à proposer une combinaison d'utilisations secondaires aux dépens d'une utilisation principale sans prendre en considération le revenu le plus élevé.

Les applications des calculateurs modernes utilisant la simulation permettent de prévoir les résultats de différentes combinaisons d'intrants et de contraintes. On peut proposer un nombre de choix presque infini, selon les contraintes imposées au plan. Cette application repose sur l'établissement d'un ensemble de priorités et de valeurs pour toutes les utilisations. Des valeurs monétaires ne peuvent pas toujours être fixées et nombreuses sont les valeurs retenues qui ont un faible degré de certitude; le jugement du gestionnaire est nécessaire pour comparer les valeurs difficiles à quantifier à celles pouvant être traduites en unités monétaires; avant donc de prendre une décision concernant le choix à faire, il faut procéder à une détermination des conséquences de ce choix. Celle-ci doit prendre en considération les conséquences mésologiques, sociales, politiques et économiques, et être fondée sur les données disponibles et non pas être « une vue fantaisiste de l'avenir » (Arnold, 1971).

Une autre démarche empirique est suggérée par Palmer (1975, non publié) qui considère qu'une simple liste de questions pourrait tracer les orientations d'un tel aménagement, en supposant toutefois que les aspirations nationales, traduites dans un plan de développement et basées sur des études de marché, aient conduit à une politique forestière, et que des études des ressources, des inventaires forestiers et des enquêtes sur les marchés et les potentialités des terres aient montré ce qu'on pouvait tirer de la forêt dans son état, et quels autres intrants en matière de ressources étaient nécessaires pour satisfaire les autres volets des demandes. Cette liste de questions est la suivante :

1. Y a-t-il une demande prévue pour les mêmes produits forestiers que ceux obtenus à la première coupe, en termes d'espèces, de dimensions et de qualités? Si oui, on passe à la question n° 4; sinon, on poursuit avec la question n° 2.
2. Aucune demande prévue. La forêt peut-elle être modifiée par des coupes portant sur des dimensions plus grandes ou plus faibles, un traitement sylvicole pour stimuler la croissance des essences désirables, l'enrichissement, de façon à satisfaire la demande des différents produits forestiers en totalité ou en partie? Si oui, on passe à la question n° 6; sinon, on poursuit avec la question n° 3.
3. La forêt n'a pas d'utilisation à long terme. Les autres modes d'utilisation des terres fourniront la demande pour les bois de grandes dimensions, l'eau de bonne qualité, les gommes, les résines, le bois de feu, les perches, les fruits, la viande de chasse, et permettront de lutter contre les inondations. L'aménagement doit être orienté de façon à obtenir l'utilisation maximale des produits forestiers avant que ne se produise la conversion vers d'autres utilisations.
4. Il existe une demande prévue pour les produits forestiers. Peut-on augmenter à cette fin la productivité de la forêt? Si oui, on passe à la question n° 7; sinon, on poursuit avec la question n° 5.
5. Après les premiers essais de traitement sylvicole et des changements aux règles d'exploitation, on constate qu'il n'est pas possible d'augmenter la productivité. Si

l'approvisionnement ne parvient pas à satisfaire la demande, on peut combler la différence par des importations ou par des plantations compensatoires (bien que celles-ci ne puissent fournir des bois de grandes dimensions avec profit), ou par une surexploitation dans l'espoir que la demande à long terme de ces produits diminuera. L'aménagement forestier doit s'efforcer de prévenir la diminution du domaine forestier et développer des expériences sylvicoles nouvelles. Cependant, on doit se rendre compte que les traitements doivent avoir des résultats positifs importants et durables, si l'on veut justifier les coûts à intérêts composés sur de longues rotations.

6. Il y a une demande prévue de produits forestiers différents de ceux récoltés lors de la première coupe de la forêt, par exemple l'utilisation d'espèces secondaires pour la pâte et les panneaux. Les méthodes d'aménagement sont voisines de celles utilisées dans les plantations, et, en raison d'une rotation probablement plus courte, elles permettent aussi bien une augmentation de la première coupe que de plus grandes dépenses au cours de l'aménagement de la seconde rotation. Un programme de recherches suivies est nécessaire pour améliorer l'aménagement tactique.
7. Si l'on peut utiliser l'augmentation de productivité, la seconde rotation peut être raccourcie (puisque les arbres à récolter viendront probablement plus tôt à maturité), mais les essais pour réduire la première rotation ne seront tentés seulement que si l'on est certain d'obtenir une productivité améliorée (pour éviter une période de déficit entre la fin de la première rotation et l'époque de la seconde récolte).

Les conséquences des divers objectifs de l'aménagement sur le choix des méthodes de régénération seront passées en revue.

Production de bois

Pour la production de bois, on peut tâcher d'obtenir soit un volume maximal, soit une catégorie particulière de bois. Un objectif prioritaire pourrait être la production maximale de bois utilisable sur une superficie limitée de forêt ; dans ces conditions, la régénération naturelle n'a pas une productivité suffisante et il faut intervenir par l'enrichissement ou la conversion en plantation. Dans les forêts tropicales humides la production en volume se régénérant naturellement est de l'ordre de 0,5-2 m³/ha/an, alors que dans les plantations d'essences à croissance rapide la production est dix fois supérieure ou même plus en choisissant les espèces, les provenances et les individus, et un matériel amélioré par la génétique.

La quasi-totalité des bois feuillus tropicaux de valeur a été récoltée à partir de forêts régénérées naturellement et il en sera vraisemblablement ainsi jusqu'à la fin de ce siècle. En beaucoup d'endroits, il n'a pas été possible d'accroître ou même de maintenir la densité des essences actuellement commercialisées, et si la demande de ces essences se maintient, leur valeur s'accroîtra à mesure que les quantités disponibles diminueront. Les pays qui possèdent des forêts riches en bois feuillus de valeur pourront par suite être très avantagés sur les futurs marchés mondiaux, à condition de pouvoir en assurer la régénération. Bien que quelques essences de première importance, telles que le teck, soient faciles à faire pousser en plantation, il n'en est pas de même pour beaucoup d'autres soit à cause des attaques d'insectes, soit à cause d'une faible vitesse de croissance initiale, d'une viabilité des semences très courte, de la sensibilité au découvert ou à d'autres causes de perturbation. Toutefois, la densité de jeunes sujets de valeur existant dans la forêt avant et après exploitation peut être aisément évaluée et, si elle est suffisante pour fournir un peuplement définitif, il est tout à fait indiqué de retenir la régénération naturelle, même si les vitesses de croissance probables et les moyens d'influer sur le rendement sont mal connus.

Conservation des sols et des eaux

La méthode de régénération doit tenir compte de la nécessité de protéger la stabilité du système là où les perturbations risquent de causer une érosion accélérée, des changements défavorables dans le régime des eaux ou une perte de fertilité des sols. Le défrichement en vue de créer des plantations entraîne le maximum d'exposition, au moins temporaire, au soleil et à la pluie, et peut aussi s'accompagner d'incendies et d'un tassement du sol. Bien que les plantations soient susceptibles de retrouver par la suite une bonne part de la stabilité de la pluviisylve initiale en ce qui concerne les cycles d'éléments nutritifs, le type de couvert peut être très différent, notamment si le peuplement est caducifolié et composé d'une seule essence. Dans tous les cas où les sols et les eaux risquent d'être affectés par des changements dans la structure de la forêt, le maintien d'un couvert sempervirent par l'emploi de la régénération naturelle ou de méthodes d'enrichissement peut être préférable. Si le maintien d'un couvert forestier efficace est l'objectif primordial, la façon la plus simple de l'obtenir dans la plupart des zones est par la régénération naturelle.

Objectifs sociaux

La fourniture d'emploi, d'aliments, l'offre de lieux pour les activités récréatives et la protection de l'environnement des hommes, notamment sur le plan sanitaire, peuvent aussi être influencées par le choix de la méthode de régénération.

Dans les cas où la création d'emplois dans les zones rurales est un objectif social important, les techniques de régénération peuvent être choisies de façon à absorber beaucoup de main-d'œuvre. Les systèmes les plus extensifs, tels la régénération naturelle ou l'enrichissement, impliquant une intervention moindre en milieu forestier, sont plus faciles à adapter que des systèmes plus intensifs, dans lesquels l'emploi de machines pour le déboisement, la plantation et le désherbage peuvent présenter des avantages opérationnels. Néanmoins, lorsqu'on dispose d'effectifs de main-d'œuvre suffisants pour effectuer ces opérations intensives en temps voulu, le recours au travail manuel peut réduire les atteintes au milieu, comme un bouleversement

ou un tassement inopportun du sol, qui pourrait être lié à l'emploi d'engins mécaniques. Si l'objectif est de procurer un travail continu à une communauté sédentaire, les systèmes les plus intensifs, telles les plantations de conversion ou les plantations associées à des cultures, sont alors préférables, car ils assurent une plus grande concentration d'emplois et des possibilités plus importantes de recrutement pour les travaux d'éclaircie et d'entretien, à des stades intermédiaires avant la récolte finale.

Un exemple de l'importance de la contribution de la régénération de la forêt à la production vivrière par des méthodes agri-sylvicoles est fourni par l'expérience du Nigéria, où 100 km² sont défrichés annuellement à des fins agricoles ainsi que pour l'installation de peuplements forestiers, les récoltes alimentaires ayant une valeur d'environ 5 millions de dollars (Lowe, 1975). En Afrique et en Amérique tropicale, les sols sont sensibles au lessivage et à l'érosion et ne peuvent supporter une agriculture permanente sans des jachères ; la combinaison de cultures agricoles et forestières offre des perspectives très intéressantes pour des communautés rurales stables, et semble plus avantageuse que chaque option prise séparément.

Contraintes de l'aménagement

Le choix de la méthode de régénération a une influence importante non seulement sur le type de forêt obtenu et sur sa productivité, mais également sur la manière dont les ressources nationales en sols, en végétation forestière, en personnel et en argent sont employées pour atteindre l'objectif fixé. Lorsque ces ressources sont très limitées, il peut y avoir des pressions sociales et politiques qui tendent à les utiliser d'une façon profitable à court terme, c'est-à-dire par comparaison à la longue durée d'une révolution forestière. Ces pressions ont un effet important, et parfois décisif, sur le choix de la méthode de régénération.

Disponibilité et vocation des terres

Plus grandes sont les superficies disponibles pour la production forestière, moins évident est le besoin d'utilisation intensive des terres. La concurrence peut venir de l'agriculture itinérante, lorsque les agriculteurs cherchent à quitter des sols déjà épuisés par la culture pour aller vers des sols maintenus fertiles par la forêt. Bien que la régénération naturelle de la forêt soit susceptible de procurer à long terme le profit maximal à partir de ressources limitées, la préférence pourra alors être donnée à la plantation de conversion ou à l'agri-sylviculture, car c'est le seul moyen de résister aux pressions tendant au déclassement des réserves forestières.

Potentialités forestières

Si la productivité primaire totale est relativement élevée, la productivité totale de bois est du même ordre que celle des forêts tempérées, soit 3 m³/ha/an, avec un matériel sur pied de l'ordre de 275 à 425 m³ pour le volume-bois fort et de l'ordre de 250 à 300 m³ pour le volume-fût. Toutefois, les forêts plus manipulées et correspondant généralement aux premiers stades de la succession arrivent à 600-750 m³/ha (*Aucoumea*, Diptérocarpacées). Mais la productivité économique est loin d'atteindre la productivité biologique. On estime en Afrique que les espèces actuellement commercialisables et utilisables (35 espèces environ) représentent 20 à 25 % du volume total, les espèces non commercialisées mais technologiquement intéressantes (15 espèces environ) 20 à 40 %, et les espèces ni commercialisées ni intéressantes 40 à 60 % de ce volume total. La figure 2 qui représente les surfaces terrières à différents âges de peuplements artificiels et naturels dans des régions tropicales et tempérées permet de comparer la productivité dans ces zones. L'introduction d'un grand nombre

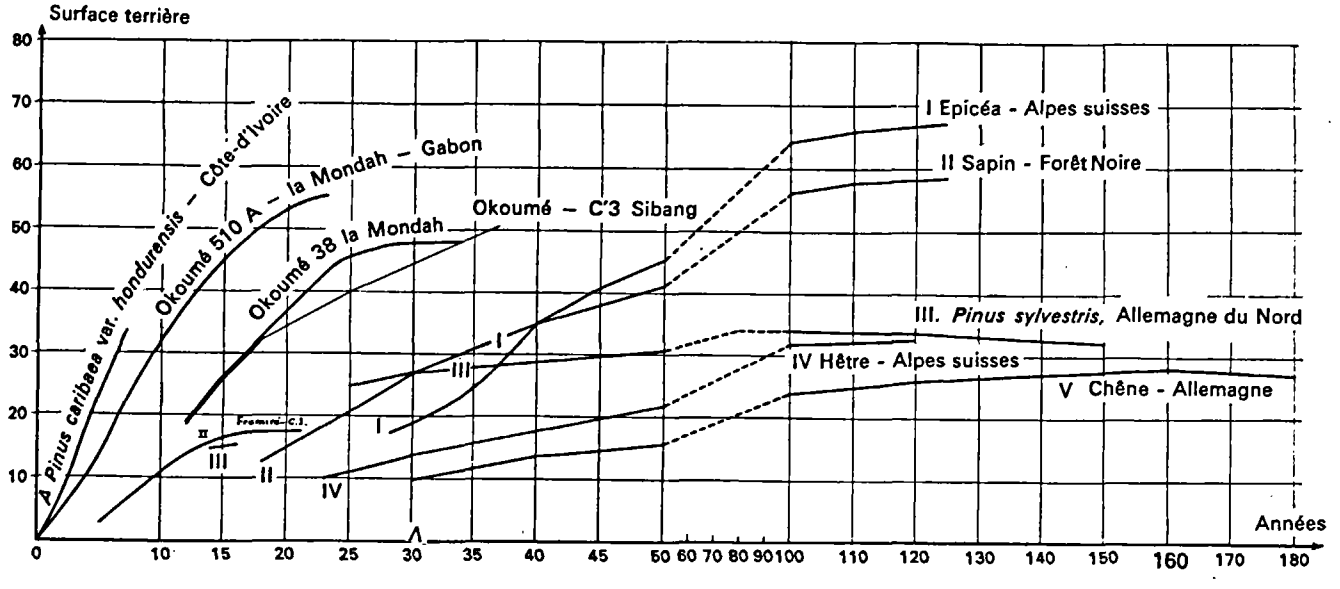


FIG. 2. Surface terrière (m²/ha) à différents âges de divers peuplements artificiels et naturels dans les régions tropicales et tempérées (d'après Catinot, 1965).

d'espèces de valeur, d'une croissance peut-être plus rapide, est certainement avantageuse, sous réserve que l'augmentation attendue de la valeur de la coupe couvre les coûts de plantation. L'emploi des méthodes de sélection et d'amélioration offre d'autres possibilités d'augmenter la productivité de la forêt dans les rotations ultérieures. Par contre, les possibilités d'augmenter la productivité par la régénération naturelle sont très limitées. Les lianes étouffent ou bouleversent la régénération des espèces de valeur. Bien que la lutte contre les espèces indésirables et les lianes soit plus facilement prise en charge dans le cas des plantations intensives, les fourrés denses d'espèces indésirables dans les plantations de conversion monospécifiques ont pu poser de sérieux problèmes dans certaines régions.

Ressources financières

Dans beaucoup de pays en développement, le manque de capitaux à investir dans des projets à long terme tels que la production de bois d'œuvre, dont la rentabilité est relativement faible et à longue échéance, impose une limite plus sévère dans le choix des méthodes de régénération que les disponibilités en terres. La régénération naturelle est relativement peu coûteuse et permet d'étendre un investissement donné sur une plus grande surface, ce qui mettra en réserve un domaine forestier plus vaste, avec l'assurance d'une production soutenue de bois, même s'il y a une incertitude sur les taux de croissance et sur les prix futurs du marché. Si les arbres d'essences indésirables peuvent être exploités à un faible coût pour la production de charbon de bois, le coût de l'enrichissement et d'une lutte sélective contre les espèces indésirables peut être si bas qu'une production de bois d'une valeur plus élevée peut être assurée dans des conditions moins aléatoires et avec un taux de rentabilité qui se compare avantageusement avec celui des méthodes plus intensives comme la plantation de conversion. Toutefois, si la forêt doit être à la base d'un développement des industries du bois, avec une plus grande probabilité de la qualité et des rendements, il peut être nécessaire d'avoir une plus grande production par unité de surface. Dans un tel cas, la conversion de la forêt en plantations denses à haut rendement peut être possible, éventuellement en faisant appel aux capitaux privés des sociétés intéressées pour l'investissement initial.

Le coût initial, de par son effet sur la valeur escomptée de la récolte finale, est un facteur prépondérant intervenant dans le choix de la méthode de régénération, qui est influencé par la faible valeur actuelle de la plupart des bois tropicaux. Néanmoins, il y a un grand décalage de prix entre les bois feuillus les plus recherchés de la forêt spontanée et les produits des plantations d'essences à croissance rapide qui peuvent leur être substitués. Dans certains cas, comme au Queensland et à Trinidad, par exemple, cette différence de valeur peut compenser la plus grande durée de la révolution et l'infériorité des rendements par unité de surface. Une légère augmentation du prix des essences commerciales actuelles et l'acceptation par le marché international de certaines essences actuellement non commercialisées pourraient accroître l'avantage financier des méthodes de régénération naturelle et d'enrichissement par rapport aux plantations intensives d'essences à croissance rapide de plus faible valeur unitaire.

Les méthodes agri-sylvicoles, comme l'a souligné Lowe (1975) non seulement contribuent à amortir le coût d'installation du peuplement forestier, mais procurent également une meilleure rentabilité financière que l'agriculture seule ou la foresterie seule. Il mentionne cependant les problèmes que soulève la mise en œuvre d'un tel système, et les dangers pouvant résulter d'un contrôle insuffisant dans son application.

Ressources humaines et techniques

Toute méthode de régénération présente des problèmes techniques et opérationnels liés à la complexité des écosystèmes, qui montrent une grande diversité d'essences et de stations sur une faible surface, aux difficultés d'accès et de déplacement en forêt, et à l'étendue souvent très grande des surfaces à traiter. Dans beaucoup de pays en développement, il y a pénurie de personnel d'encadrement et parfois de main-d'œuvre pour travailler en forêt dans des zones relativement éloignées et dans des conditions souvent inconfortables. Les méthodes les plus extensives de régénération, si elles requièrent aussi une grande attention, présentent les problèmes les plus aigus en ce qui concerne le contrôle et la supervision. Les difficultés administratives sont plus grandes s'il faut effectuer des visites fréquentes dans chaque secteur de forêt pour une série d'opérations relativement peu importantes, comme c'était le cas pour le tropical Shelterwood System tel qu'il était conçu à l'origine au Nigéria.

Les méthodes plus intensives évitent certains de ces problèmes mais en créent d'autres, si elles comportent des opérations d'entretien répétées et entraînent par la suite des éclaircies, des élagages et des travaux de protection contre les parasites, le feu et d'autres dangers. Plus la méthode est intensive et l'investissement initial élevé, plus grandes seront les pertes potentielles en cas de contrôle et de supervision déficients. Néanmoins, les techniques mises en jeu dans la gestion des forêts régénérées artificiellement, notamment dans le cas des plantations en plein, sont généralement mieux comprises que celles concernant la gestion des forêts tropicales humides régénérées naturellement. Si l'on convient que la poursuite des recherches en cours permettra d'améliorer notre connaissance et notre compréhension de la dynamique des systèmes naturels, et que les programmes d'enseignement et de formation produiront davantage de personnel d'encadrement pour les futurs besoins de la gestion, il peut être préférable de concentrer les ressources disponibles dans l'immédiat sur la régénération intensive d'une surface relativement limitée, pourvu qu'en procédant ainsi on n'accroisse pas le danger de déclassement d'autres zones, par une apparente absence de gestion de leurs forêts.

Les possibilités et les limites de la manipulation des forêts ainsi que les conséquences sur celles-ci des modifications naturelles et induites par l'homme ont été examinées au chapitre 20. Le caractère déterministe ou aléatoire de la régénération, de la succession et du produit

final a été aussi examiné aux chapitres 8 et 9. De nombreux problèmes restent à résoudre : Comment stimuler la régénération naturelle des espèces désirables, comment ouvrir le peuplement et le traiter pour l'améliorer, et quelles sont les limites de ces interventions? D'où la nécessité de recherches à inclure dans le plan d'aménagement.

Implications économiques

Les implications économiques de toute activité humaine résultent d'une évaluation comparée des produits de cette activité (extrants) par rapport aux facteurs de production (intrants) mis en œuvre pour obtenir ces produits. L'aménagement forestier consiste dès lors en une intervention délibérée ayant pour objet de remanier le processus naturel de production pour en obtenir une combinaison déterminée de produits, jugés plus utiles ou plus satisfaisants, et maintenir cette production pendant un temps déterminé. Tant que ce remaniement n'entraîne pas de modification profonde et permanente de la composition et de la structure de la forêt, on considère qu'on a affaire à un aménagement naturel.

Le processus de la production forestière est assez compliqué et son analyse en tant qu'activité économique est quelque peu différente en pratique, sinon en théorie, de la plupart des autres activités. Tout d'abord, la forêt est elle-même simultanément le produit, le producteur et un facteur de production. Cela est vrai, dans une certaine mesure, de toute production en général, mais dans la plupart des cas on peut distinguer ces trois aspects suffisamment pour les traiter comme des entités distinctes. Dans la production forestière, la distinction est beaucoup plus floue, et, partant, l'analyse des processus économiques est moins clairement délimitée. Une seconde complication vient de ce que le temps est un facteur important, voire le principal facteur de la production forestière. Là aussi, la différence entre la production forestière et les autres productions est affaire de degré. La combinaison et la transformation des facteurs de production, du début à la fin du processus, nécessitent toujours un certain temps; dans la plupart des activités économiques, ce temps n'est jamais assez court pour être ignoré, mais il est rarement assez long pour devenir un facteur dominant. Dans la production forestière, par contre, le temps nécessaire au cycle de production peut aller d'une décennie à plusieurs siècles. Il en résulte alors que le processus de production peut, après un certain temps, être arrêté plus tôt qu'initialement prévu si l'on accepte d'avoir un produit final donné de plus petites dimensions ou en quantités moindres, ou bien un produit final différent, ou encore une combinaison différente de produits finaux. A l'inverse, le processus de production peut être prolongé bien au-delà du terme initialement prévu, toujours en acceptant des variations dans la forme, la quantité, la qualité et la structure du produit final. Une autre conséquence est que les intrants en main-d'œuvre, à l'exception de ceux intervenant au stade final de l'exploitation, constituent en fait des intrants financiers, en raison du caractère différé de la production qui en découle.

Ces particularités propres à l'économie forestière ont conduit les forestiers à développer un domaine spécialisé d'économie appliquée, caractérisé essentiellement par le fait que le facteur temps est considéré comme un facteur de production prépondérant dans l'évaluation comparative des projets forestiers. Le principe fondamental consiste à traiter le temps comme un coût de capital, en accumulant exponentiellement la valeur monétaire des facteurs de production et des produits à un taux d'intérêt composé spécifié ou tacite. Mais cette solution apportée au problème du temps considéré comme un facteur de production a créé un autre problème, celui du fardeau de l'intérêt composé, qui n'a cessé depuis lors de tourmenter les forestiers.

L'artifice qui consiste à utiliser les intérêts composés pour mesurer le temps comme facteur de production résout automatiquement le problème de la comparaison des intrants et des produits (extrants) intervenant à des moments différents. Ils sont en effet réduits au même moment dans le temps. Mais il y a encore un autre problème d'incommensurabilité qui doit être surmonté avant de pouvoir procéder à une évaluation; c'est celui qui résulte des différences dans la nature physique des intrants et des extrants, dont les quantités physiques, sous leur forme brute, ne peuvent être additionnées, soustraites, multipliées ou comparées.

La conversion en une commune mesure s'effectue généralement en exprimant les quantités par leurs valeurs monétaires; c'est une simplification qui ne vaut que pour des articles qui ont une valeur de marché et qui ne donne de résultats satisfaisants que si cette valeur de marché correspond d'assez près à la valeur sociale.

Tout cela aboutit à ce que toute évaluation économique en matière de foresterie exige beaucoup d'informations quantitatives concernant : *a*) les quantités et prix des intrants (coûts) et leur calendrier; *b*) les quantités et prix des produits (revenus) et leur calendrier; *c*) la manière dont les produits sont modifiés ou affectés lorsqu'on fait varier des facteurs de production donnée; *d*) le temps qui s'écoule entre le moment où un intrant intervient et la production correspondante, ou bien son effet sur la production; *e*) le taux d'intérêt.

Lorsque l'on confronte ces exigences avec l'aménagement des forêts tropicales humides, deux faits deviennent évidents. Le premier est l'insuffisance d'informations quantitatives sur de nombreux points, qui confine à l'ignorance totale lorsqu'il s'agit des rapports entre traitements intermédiaires et produit final. Le second est que ce qu'on peut connaître ou conjecturer indique une production en volume de bois relativement faible, associée à un traitement relativement coûteux et à des temps de production longs dans les conditions de la forêt naturelle. Les conséquences économiques sont toutefois très trompeuses. Une production faible liée à une longue durée de la révolution et à des traitements coûteux peut être non économique; c'est de toute évidence l'opinion de nombreux auteurs (par exemple, Lowe, 1975), mais pour savoir s'il en est réellement ainsi cela dépend d'autres facteurs, dont l'un est l'influence que d'autres variables, telles que les prix, ont sur la valeur des intrants et sur celle des extrants. Un autre facteur réside dans les critères adoptés pour juger si le rapport entre la valeur de la production et la valeur des intrants correspondants est économiquement satisfaisant ou non.

Il convient de souligner une caractéristique importante qui résulte de la prépondérance du temps en matière de production forestière : c'est l'incertitude liée aux événements placés sous la dépendance du temps. On peut rarement présumer avec certitude qu'un événement futur se produira réellement ou se produira de la manière et au moment prévus. En conséquence, tous les éléments d'une évaluation économique se situant dans l'avenir ne sont à proprement parler que des probabilités, et leur valeur n'est qu'une valeur espérée. Les évaluations économiques ne peuvent par conséquent jamais être déterministes, sinon rétrospectivement. Cela est doublement vrai dans le cas de l'économie forestière, où le caractère stochastique des mesures de relations biologiques se combine à l'incertitude liée à la réalisation et au niveau d'intensité des événements futurs. On ne saurait par conséquent exagérer l'importance de l'incertitude en matière d'aménagement forestier. Si l'on considère que l'utilisation des forêts tropicales humides pour leur bois et autres produits (d'une manière permettant de perpétuer la structure écologique originelle sans changement profond ni permanent) est, soit écologiquement impossible, comme le soupçonnent à l'heure actuelle certains écologistes, soit si difficile au point de ne pas mériter d'être tentée, ce qui paraît être l'opinion de nombreux forestiers, leur réservation à grande échelle sans exploitation commerciale ou conversion agricole, simplement pour les préserver en tant que biome important, ne semble guère une option sérieuse; et elles continueront à disparaître étant donné la situation économique des pays où elles se trouvent.

Une des conséquences les plus graves pourrait être un déséquilibre climatique à l'échelle mondiale ou régionale, lié à la disparition des grands massifs de forêt tropicale humide. Bien que cette possibilité ait été soulevée avec assez de force il y a quelques années, une détérioration mondiale du climat ne semble plus être envisagée comme un facteur qui justifierait le type d'action universelle nécessaire pour arrêter la destruction des forêts tropicales. Que la réduction ou la disparition des nombreux systèmes biologiques complexes composant les forêts tropicales humides représente une perte pour l'humanité est assez évident, mais il serait plutôt difficile de dire en quoi consisterait cette perte, et impossible de savoir ce qu'elle signifierait. La disparition de certains bois spéciaux pourrait représenter pour certains une perte affective, mais ce que cela représenterait dans l'ensemble dépend de chacun. La cause de la conservation des forêts tropicales humides, si elles ne peuvent être aménagées comme telles, s'appuie par conséquent sur des doutes concernant l'avenir qui sont trop sujets à discussion pour qu'ils puissent résister aux pressions s'exerçant sur ces écosystèmes. L'incertitude peut inciter à la prudence, mais elle n'est pas suffisante pour justifier un arrêt des opérations.

Le manque d'information qui freine l'action de protection des forêts tropicales humides, si elles constituent une ressource non renouvelable, est un handicap encore plus grand si l'on veut justifier leur aménagement en forêts naturelles dans le cas où elles seraient effectivement renouvelables. On est loin de savoir comment réinstaller par des méthodes naturelles la plupart des types de forêts tropicales humides après la coupe ou en conjonction avec elle (Catinot, 1974; Nwoboshi, 1975). Même s'il n'en était pas ainsi, le manque de connaissances sur la dynamique des peuplements, dans les forêts naturelles aménagées ou non, limite virtuellement les traitements sylvicoles tendant à maintenir la productivité, sans parler de l'accroître, à un pur acte de foi. Et cependant, ce n'est que par l'accroissement de leur productivité que les forêts tropicales humides peuvent rivaliser avec les autres formes de mise en valeur des terres.

Cependant, certains écologistes forestiers ayant principalement une expérience de l'Extrême-Orient sont convaincus qu'il serait possible, sur la base d'une meilleure stratification écologique, d'identifier les zones qui pourraient être aménagées avec profit, même si le calcul de la possibilité et de la prévision des rendements, par suite du manque de tables de production, demeure un problème sérieux.

Par ailleurs la voie vers l'accroissement de la productivité ne se limite pas à des solutions aux problèmes biologiques d'aménagement. Une utilisation accrue des essences secondaires fournirait automatiquement un accroissement important de la production des peuplements. Une augmentation des prix des bois sur pied pour les essences actuellement les plus recherchées et les plus aisément commercialisées par rapport aux essences moins appréciées et plus difficilement vendables, pourrait accroître sérieusement la valeur de la production. De telles mesures d'ordre économique pourraient offrir un champ plus vaste pour réaliser un accroissement en valeur de la productivité que les voies biologiques suivies jusqu'à présent, et avec une incertitude bien moindre et des coûts d'investissement considérablement plus faibles ; ce qui est tout aussi important, c'est qu'elles n'exigent pas d'attendre des solutions aux problèmes biologiques relatifs à l'évolution des peuplements ; par contre, elles exigent une compréhension des marchés et de la commercialisation, notamment dans les pays étrangers.

Il existe quelques possibilités d'améliorer le rapport production/intrants en réduisant les coûts d'aménagement; les perspectives dans ce domaine sont toutefois limitées, à moins que le produit des coupes actuelles ne puisse être utilisé d'une manière beaucoup plus intensive. Même dans ce cas, on voit mal la possibilité d'une amélioration des résultats économiques grâce à la réduction des coûts, qui soit assez importante pour avoir un effet marqué. Le principal facteur affectant la relation valeur/coût est le taux d'intérêt et les raisons justifiant l'application d'un taux d'intérêt très bas en matière d'investissements forestiers ont des chances de valoir pour l'économie forestière en général et non pour les seuls systèmes d'aménagement naturel. Un taux d'intérêt plus bas pourrait contribuer à améliorer les résultats économiques de l'aménagement naturel, mais il faudrait qu'il soit très bas et combiné à une réduction importante de la durée de la révolution, pour avoir une incidence appréciable sur l'écart séparant l'aménagement naturel de ses concurrents. Ce raccourcissement des rotations pourrait être envisagé lorsqu'on aura trouvé une utilisation finale pour les bois de petites dimensions; quand cette situation sera réalisée, il conviendra de reconsi-

dérer les objectifs de l'aménagement. Si le principal objectif reconnu est la production de grumes d'arbres d'un DBH minimal de 40 à 50 cm au lieu de 60 à 80 cm, la possibilité existe d'utiliser des engins d'abattage moins lourds et l'on causera alors moins de dommages lors de l'exploitation.

Il ne fait pas de doute qu'une certaine amélioration d'ensemble est possible dans l'aménagement naturel des forêts tropicales humides, sur le plan économique; mais il reste à voir si cette amélioration, en matière de sylviculture ou de commercialisation, peut être assez importante, en comparaison d'autres formes d'utilisation des terres. Cette observation appelle toutefois une réserve importante : elle ne vaut en effet que pour autant que les résultats sont évalués en termes de valeur de production commerciale, du point de vue de l'organisme gestionnaire des forêts; mais ce mode d'évaluation des choix possibles peut conduire à des conclusions inexactes sinon erronées; il tend, par exemple, à laisser trop d'éléments de côté et à donner une vision trop étroite des effets et de leur portée. Toutefois, à partir du moment où l'on tente d'étendre l'analyse des aspects économiques de l'aménagement naturel au domaine social, l'insuffisance des données concernant la production ligneuse est largement dépassée par celle des données relatives à l'environnement et au domaine social. Une évaluation qui était quelque peu conjecturale, mais tout au moins assez bien délimitée, pourrait être remplacée par une autre bien plus conjecturale et encore plus vague. A l'extrême, une évaluation sociale de l'aménagement naturel des forêts tropicales humides pourrait montrer qu'il constitue ou non un choix viable par rapport à l'agriculture ou aux plantations, selon la réponse désirée. Dans ces conditions, l'analyse financière peut être un mauvais guide pour la décision à prendre, mais l'analyse sociale pourrait ne pas fournir de guide du tout; il est difficile de dire quelle est la pire des deux.

Les difficultés peuvent être attribuées, pour une part, aux données de base qui sont nettement insuffisantes pour fournir des rapports coûts/profits définitifs; mais le mal vient aussi pour une bonne part des techniques d'analyse de décision qui, ou bien considèrent une gamme d'intérêts trop étroite, ou bien utilisent des processus d'évaluation trop arbitraires, ou bien encore incluent dans leurs critères une gamme d'objectifs trop limitée pour fournir des rapports coûts/profits définitifs. Mais le problème principal réside dans l'incertitude de l'avenir. Aucune analyse basée sur la connaissance qu'on peut avoir actuellement de l'avenir ne peut jamais être définitive. Les forestiers presque partout sont obligés d'envisager un futur trop lointain et ne peuvent alors être assez sûrs de leurs hypothèses pour être catégoriques dans leurs décisions. Certains des arguments les plus sérieux en faveur de l'aménagement naturel des forêts tropicales résident par conséquent dans les faiblesses conceptuelles des causes adverses; mais ce n'est pas le genre d'arguments qui a beaucoup de poids dans la pratique. Les meilleures raisons en faveur du maintien des forêts tropicales humides sous un aménagement naturel ressortent de l'assurance qu'elles fournissent contre une limitation, à court terme et irréversible, des choix concernant l'utilisation des terres.

Contrats d'exploitation forestière

Le service forestier responsable de la gestion du domaine forestier public doit prendre les mesures nécessaires pour l'établissement des plans de gestion des différentes unités : inventaires, réseau de communication, parcellaire, etc. Mais la plupart des services forestiers ne sont pas encore suffisamment équipés pour effectuer ce travail et c'est alors que les contrats d'exploitation forestière peuvent imposer l'obligation d'effectuer la coupe selon un plan approuvé par l'autorité forestière, avec contrôle des opérations effectuées. Le problème des concessions est alors intimement lié à l'expression, à l'échelon central, d'une politique forestière nationale et de concepts généraux d'aménagement. Il s'agit surtout d'imposer aux concessionnaires un règlement d'exploitation portant sur une période de vingt à trente ans pour assurer le développement des industries de la zone, avec révision périodique tous les cinq ou dix ans, en tenant compte des objectifs, des potentialités et des contraintes déjà évoqués. Ce règlement d'exploitation, prévu dans le contrat, doit, sur la base des connaissances actuelles et en dehors de toute considération théorique, prévoir éventuellement les zones à défricher pour l'agriculture ou à protéger, déterminer la coupe annuelle admissible, les méthodes d'abattage et de débardage, le nombre de pieds, les dimensions et les espèces à couper, prévoir l'infrastructure routière nécessaire et fixer les travaux d'amélioration à exécuter.

Établissement de plans d'aménagement ou de gestion

En l'absence le plus souvent de plan national, il faut aménager une surface telle qu'elle puisse aussi bien ravitailler une unité qu'être confiée pour exploitation à un concessionnaire, en permettant de mobiliser l'équipement nécessaire et de faire les travaux d'infrastructure indispensables, en prévoyant, si nécessaire, des objectifs distincts pour les différentes parcelles intéressées, et en incluant dans le plan toutes les recherches et expériences nécessaires à sa mise en œuvre et à sa réorientation.

Les aspects sylvicoles de ce protocole ont été évoqués dans le chapitre 20, y compris la détermination de la rapidité de croissance des principales espèces en peuplements naturels, en utilisant des parcelles permanentes statistiquement disposées pour suivre l'accroissement de tous les arbres intéressants de la parcelle (*permanent sample plots* de Dawkins), ou bien en suivant l'accroissement d'autres échantillons répartis au hasard dans la forêt, ou encore en étudiant l'accroissement à partir de la lecture de cernes qui sont annuels chez beaucoup d'espèces. Mais d'autres études et recherches doivent aussi être prises en considération, en tenant compte en particulier des caractéristiques du milieu, de ses limitations, de ses possibilités et des techniques et des facteurs humains et économiques permettant l'amélioration ou la conservation du milieu naturel de telle façon qu'il fournisse aux hommes le maximum de ressources sans subir de dégradation.

Cela nécessite d'aborder le problème sous un aspect dynamique et multidisciplinaire et de le replacer dans un ensemble géographique plus vaste (le bassin versant, le

territoire, etc...). L'aménagement d'une portion du territoire affecte les étendues voisines et dépend de ce qui passe à l'extérieur. Le bassin fluvial constitue un bel exemple où les terrains dominés sont sous la dépendance des processus qui règnent dans le bassin dominant. Il convient donc d'étudier les régions en fonction de leur potentiel propre (ou leur potentiel après aménagement) et de la répercussion que la dynamique de cette région peut avoir sur d'autres régions avoisinantes. La démarche aboutit à la distinction d'un certain nombre de régions qui seront :

Les régions de production ;

Les régions marginales non destinées à la production et qui peuvent être :

- connexes, c'est-à-dire influençant des régions de production (cas des hauts bassins) ;
- neutres qui n'influencent pas la dynamique des régions de production ;

Enfin, les régions composites qui sont des mosaïques dans lesquelles se juxtaposent les divers types.

Si l'étude et la classification des régions est faite dans cet esprit, la place que doit tenir la forêt est bien clairement définie et par là-même sera pérenne.

Si la région est de production, les aménagements pourront être divers et les terrains seront de diverse nature, sylvicoles, forestiers ou pastoraux ; l'assiette devra en être établie, et le domaine forestier sera bien délimité soit permanent soit temporaire (domaine protégé), puisqu'il pourra souvent constituer la meilleure façon de maintenir le potentiel de fertilité. L'importance du critère économique sera grande dans la distribution des domaines, mais il ne faudra pas négliger les autres.

Si la région est marginale, la couverture forestière, si elle existe, devra sans doute être maintenue ; l'effet protecteur de la forêt étant généralement le meilleur surtout si cette région marginale influence une région de production. On retrouve là les forêts à vocation de protection où l'effet indirect du boisement est dominant.

Si la région est composite, il sera alors nécessaire d'asseoir avec soin les différents domaines et d'étudier les interactions. On délimitera ainsi les terrains de production (agricole, sylvicole, pastorale), les terrains de protection (marginaux). Là aussi si la couverture forestière recouvre de grandes superficies, il sera judicieux de maintenir sous ce couvert les terrains de vocation ou production mais non encore aménagés (soit par l'agriculture, l'élevage ou la sylviculture).

Les principes de l'action du forestier dans le cadre de cet aménagement rationnel de la région seront les suivants :

Participation à la détermination et assiette du domaine forestier selon les principes définis plus haut ;

Délimitation de ce domaine ;

Protection efficace du domaine ;

Mise en valeur en vue de faire jouer à ce territoire au mieux le rôle qu'il doit avoir du fait de sa vocation production — protection ou autres (réserve de terre de production — intérêt scientifique, etc...).

Une telle action est entreprise depuis 1972 en Côte-d'Ivoire dans le cadre de l'opération « Délimitation du domaine forestier ».

Un point très important qui a été signalé dans les paragraphes précédents a trait à l'amélioration des possibilités économiques des forêts denses tropicales. Nous avons pu voir que les limites des possibilités de production étaient bien éloignées de l'utilisation actuelle de la production ; ceci étant dû à de nombreux facteurs liés aux conditions naturelles et à la composition des forêts ainsi qu'à des phénomènes d'ordre humain et économique (trop grand nombre d'espèces forestières, accessibilité difficile, absence de marché local absorbant les qualités moyennes secondaires).

Si l'on veut accroître la production économique de l'écosystème naturel un certain nombre de propositions peuvent être faites :

Améliorer la connaissance des massifs disponibles. Cela pourra se faire par la réalisation d'inventaires forestiers avec étude d'accessibilité et de prix de revient. Ceci permettra de programmer des plans d'exploitation.

Améliorer les connaissances en matière de valeurs technologiques des essences, par étude des qualités des essences qui se révèlent abondantes mais peu connues.

Effectuer ou tenter d'effectuer un groupage commercial des espèces afin de simplifier la tâche des utilisateurs. Ce groupage doit être fait à partir des qualités technologiques sûres et de telle sorte que puisse être garantie à l'intérieur du groupe une similitude suffisante des propriétés et des aptitudes. Ceci constitue un travail de recherche important qui doit être réalisé en association avec les deux objectifs précédents.

Tenter de valoriser les choix inférieurs des espèces par un effort d'industrialisation locale. Mais l'installation d'industrie dans des zones de moins en moins accessibles entraîne une augmentation des prix de revient et les limites apparaîtront vite.

Essayer d'employer le mélange de bois « tout venant » qui correspond à un fort pourcentage de la production constituée d'essences non utilisées. Dans ce domaine des espoirs peuvent être attendus dans plusieurs directions. Tout d'abord on sait maintenant fabriquer de la pâte à papier avec un mélange complexe de bois de la forêt tropicale ; de nombreux essais concluants ont été réalisés à ce jour avec des mélanges divers dont les résultats ont été positifs et concordants. Il reste maintenant à s'assurer de l'uniformité de la qualité de la pâte obtenue à partir de 100 à 150 espèces dans le cadre d'une fabrication industrielle soumise aux aléas d'un ravitaillement dépendant des conditions difficiles de la forêt dense. Les études théoriques ont montré que la variabilité à attendre était parfaitement admissible, l'expérience industrielle demeure encore à faire. Des problèmes d'ordre financier et économique restent à résoudre vu le coût élevé de l'investissement nécessaire ; des projets sont à l'étude dans plusieurs régions, nés des perspectives favorables dans les années à venir

du marché des pâtes. Les études financières et économiques réalisées dans le cadre des projets d'usine de cellulose concernant le Gabon, la Côte-d'Ivoire, le Cameroun ont montré que contre des investissements respectifs de l'ordre de 50 milliards CFA on devait raisonnablement espérer un chiffre d'affaires annuel à l'exportation de l'ordre de 20 à 25 milliards CFA, ce qui situe ces spéculations dans le cadre des industries lourdes, fortes productrices de devises. Cette forme de mise en valeur de l'Écosystème forestier tropical semble donc particulièrement intéressante.

Une autre direction peut être celle de l'énergie renouvelable. Un hectare de forêt tropicale représente une énergie calorifique de l'ordre de celle de 50 000 à 55 000 l de gas oil. Mais la faiblesse de nos moyens technologiques susceptibles de transformer l'énergie calorifique du bois en forme d'énergie facilement utilisable et transportable ne permet pas d'envisager cette possibilité dans un avenir proche. Par contre, l'utilisation du charbon de métallurgie peut être généralisée et les études sur la valeur des essences de forêt dense pour cette utilisation devront être entreprises ; le charbon de bois étant concurrentiel quant au prix dans bien des régions tropicales pauvres en charbon. De même l'utilisation du matériau bois pour la constitution de panneaux de particules, déjà fabriqués, ou de fibres, devrait être élargie.

Enfin des éléments de conception nouvelle du genre « bois reconstitué » pourraient permettre l'emploi des essences « tout venant ». Des recherches en ce sens (du point de vue technologique et économique) sont entreprises en France (Programme de recherches de base sur le bois).

Ces utilisations permettraient une augmentation de la productivité de la forêt naturelle qui pourrait, dans un certain cas, être exploitée en totalité. D'où la possibilité d'une intensification des interventions sylvicoles pouvant aller jusqu'à la mise en place d'une politique sylvicole de substitution aux formations naturelles de formations plus simples par régénération naturelle avec quelques espèces à grand intérêt économique et possibilité d'avoir dès lors des forêts aménagées selon les critères de la sylviculture moderne.

Dans d'autre cas il sera possible, dans le cadre d'une politique générale d'aménagement du territoire définie selon les principes énoncés dans les paragraphes précédents, de substituer à l'écosystème forestier naturel d'autres écosystèmes soit arborés, soit agricoles. La création de forêts artificielles à base d'exotiques à haut rendement (Pins, *Eucalyptus*, etc...), après exploitation ou défrichement de la forêt naturelle, peut être envisagée ; la rentabilité économique de tels peuplements pouvant être meilleure que celle de la forêt naturelle même aménagée. Il est en effet fort possible que dès la prochaine décennie le « Bois matière première » destiné à fournir des matériaux reconstitués (panneaux de toute sorte, cellulose, etc...) soit plus demandé que le « Bois-matériau » qui fournit des sciages, déroulages, charpentes, etc..., ce qui inciterait les sylviculteurs à porter leur effort sur les espèces à croissance rapide grosse productrices d'une matière première dont ni la structure, ni l'aspect esthétique seraient importantes : des plantations d'Eucalyptus, Gmelina produisant 35 à 40 m³/ha/an ou de Pins s'imposeraient alors face à l'écosystème forestier naturel qui ne peut produire dans les meilleures conditions plus de 10 m³/ha/an.

Il sera dès lors nécessaire de tenir compte des effets de tous ordres que cette transformation pourra avoir du point de vue écologique sur l'environnement.

La transformation de la forêt en une plantation arbustive pour la culture de rente (café, cacao, etc...) peut également être envisagée, et souvent sur des sols de bonne fertilité cette transformation pourra être une réussite sur le plan économique.

Par contre, la transformation vers l'agriculture des terrains précédemment occupés par la forêt doit être envisagée avec beaucoup de prudence car souvent les cultures mises en place ont une productivité qui va en diminuant avec le temps par suite de l'érosion et de l'épuisement rapide des sols. Il est nécessaire que soit réalisé le maintien de la fertilité des sols forestiers cultivés, or, en ce domaine les connaissances sont encore insuffisantes et il est pour l'instant difficile encore de mettre au point un système permettant de fixer définitivement les cultures et d'en augmenter les rendements dans le cadre d'une agriculture pérenne.

Les possibilités d'évolution de l'écosystème forestier tropical dense sont sous la dépendance de facteurs économiques et humains. L'amélioration de la production des forêts est liée :

Au marché extérieur du bois ;

Aux possibilités du marché local, donc à des facteurs humains et économiques ;

A l'insuffisance de la main-d'œuvre et à l'absence de formation professionnelle ;

A l'absence d'infrastructure.

Ces facteurs joueront différemment d'un Pays africain à un autre, selon que les espèces forestières produites constituent ou non un monopole, tel l'Okoumé pour le Gabon ; selon que le marché local peut rapidement se développer comme au Cameroun ou en Côte-d'Ivoire ; selon les difficultés naturelles de pénétration vers l'intérieur du Pays ou d'évacuation des produits (cas de la République Centrafricaine).

De même la transformation et l'évolution vers la mise en culture arborée ou l'agriculture sont liées aux conditions du marché de ces produits, et aux problèmes de pression et de besoin en terre pour les cultures vivrières : les variations continuelles du cours du cacao et du café inquiètent en permanence des Pays comme la Côte-d'Ivoire et le Cameroun.

Comme cela a déjà été signalé, la politique à préconiser en matière d'exploitation et de transformation des forêts doit être élaborée dans le cadre de l'aménagement du territoire (aménagement intégré du milieu naturel) car les phénomènes de dépendance des facteurs de tous ordres (économique, humain, technique, naturel, etc...) apparaissent à tous les niveaux.

L'importance que revêt la forêt tropicale tant sur le plan des ressources actuelles de certains pays (Côte-d'Ivoire, Congo, Gabon, Cameroun, République Centrafricaine)

que sur le plan des possibilités futures, compte tenu de l'évolution actuelle du marché, ainsi que le rôle que joue cet écosystème dans le maintien de l'équilibre naturel et des facteurs naturels de production, font que dans les années à venir une attention plus grande devrait être portée à la connaissance des mécanismes dont elle est le siège.

Conclusions

L'état des connaissances concernant les écosystèmes forestiers tropicaux et l'expérience acquise dans leur manipulation et leur transformation font que les différentes étapes de leur mise en valeur sont réalisables, du moins possibles sous réserve que les recherches continuent et que d'autres soient entreprises. On peut déjà envisager une politique de développement du secteur forestier et un programme à moyen ou long terme indiquant les diverses opérations dans le temps et dans l'espace, ainsi que des orientations générales d'aménagement permettant d'établir des plans de gestion pour de grandes unités (de l'ordre de 1 000 km²).

Cela exige qu'on reconnaisse et qu'on puisse évaluer et quantifier le rôle de la forêt dans les équilibres du milieu aux niveaux mondial, régional et local; le rôle propulseur du secteur forestier dans le développement économique et social et, enfin, le rôle social de la forêt, qu'il s'agisse de prestations directes aux populations rurales ou d'avantages accordés aux populations des villes. Cela conduit à inclure dans la comptabilité nationale, et donc dans les plans de développement, les prestations en nature et en services de la forêt (le plus souvent non commercialisées) à la collectivité nationale et aux populations rurales en particulier.

Le débat sur le développement forestier est quelquefois déformé par des conceptions différentes qui débouchent sur de fausses querelles. Il s'agit du conflit entre partisans de la forêt naturelle et partisans des plantations, entre partisans du rendement soutenu et ceux qui souhaitent une formule plus souple; il faut aussi mentionner les problèmes propres à l'aménagement des ressources naturelles renouvelables et qui concernent la confusion du capital et du revenu ainsi que l'utilisation souvent ignorée des intérêts composés.

Il n'y a pas, sauf dans des zones critiques, de conflit possible entre plantations et forêts naturelles, avec régénération naturelle aidée ou non. En effet, la plantation s'impose quand on dispose de bons sols près des centres de consommation, de techniciens qualifiés, de ressources financières suffisantes et d'une infrastructure de communications qui, avec des institutions appropriées, permet la défense de ces plantations contre les adversités. L'aménagement de la forêt naturelle s'impose dans les massifs peu accessibles sur sols vulnérables et lorsque les ressources financières et humaines sont limitées. Dans ce cas, les investissements, recherches comprises, sont relativement faibles et le rendement par homme/jour à la récolte peut être élevé. Selon les circonstances et les contraintes, toutes les formes intermédiaires peuvent être choisies. Les échecs de l'agriculture intensive aussi bien que l'expérience relativement récente en plantations intensives incitent à la prudence quant aux options à prendre; ils justifient la recherche de méthodes simples de stratification écologique des milieux tropicaux, et de principes pour la stimulation de la régénération naturelle des espèces désirables et les interventions d'amélioration des peuplements.

L'expression de rendement soutenu doit être utilisée à bon escient. Les terres forestières vouées à l'agriculture peuvent être exploitées sans idée de rendement soutenu; il est naturel que des pays qui disposent de vastes ressources forestières épuisent les forêts permanentes de première zone, en attendant que les deuxième et troisième zones deviennent accessibles et en permettent la reconstitution; que des pays qui ont de vastes programmes de boisement en cours anticipent sur les possibilités pour rétablir la distribution des classes d'âge. Mais à partir du moment où ne restent que des forêts aménagées et exploitées, l'exploitation doit se faire sous rendement soutenu. Même si tous ces aménagements prévoient le rendement soutenu, cela n'interdit pas aux responsables locaux d'anticiper sur les possibilités ou de capitaliser selon les circonstances du marché. Sur le plan pratique, la recherche d'un rendement soutenu à partir d'une forêt considérée comme normalement constituée est la seule possibilité; tout autre modèle est trop compliqué et coûteux par rapport aux buts poursuivis.

En conclusion, la connaissance de la structure et du fonctionnement des écosystèmes forestiers tropicaux, l'expérience acquise dans la régénération et la manipulation de ces écosystèmes, l'amélioration des techniques d'inventaire et du traitement des données, des méthodes de planification au niveau national et de gestion au niveau des entreprises permettent d'envisager favorablement les problèmes de la mise en valeur et de l'aménagement des forêts tropicales humides dans une perspective interdisciplinaire prenant en considération les facteurs écologiques, économiques et sociaux. Les plans d'aménagement forestier ont pour corollaire obligatoire de retarder une exploitation immédiate, mais un tel sacrifice financier ménage l'avenir du capital sur pied et sa mise en valeur à long terme. En l'absence d'informations suffisantes, interdisant une telle démarche générale, il est nécessaire de classer comme réserves intégrales les milieux uniques et représentatifs et de procéder systématiquement à l'aménagement de grandes unités pouvant alimenter des industries, en faisant des hypothèses raisonnables sur les objectifs nationaux souhaités.

Bibliographie

Aménagement du territoire et utilisation des terres

BENE, J. G.; BEALL, H. W.; CÔTÉ, A. *Trees, food and people: land management in the tropics.* Ottawa, International Development Research Centre, IDRC-084e, 1977, 52 p.

BRÜNIG, E. F. Forestry on tropical podzols and related soils. *Trop. Ecol.*, vol. 10, no. 1, 1969a, p. 45–58.

DASMANN, R. F.; MILTON, J. P.; FREEMAN, P. H. *Ecological principles for economic development.* London, New York, Wiley, 1973, 252 p.

DUVIGNEAUD, P. *La synthèse écologique.* Paris, Douin, 1974, 296 p.

FAO. *Land utilization in the tropical areas.* Rome, 1952, 10 p.

——. *Conservation and management of African wildlife.* Rome, 1967, 35 p.

——. *Environmental aspects of natural resources management. Agriculture and soils.* Agriculture services Bulletin no. 14. Rome, 1972, 39 p.

——. *The environmental aspects of forest land use.* Report on the FAO/SIDA Seminar on forest social relations for English-speaking countries in Africa and the Caribbean (April 1974). Rome, 1975, 184 p.

FARNWORTH, E. G.; GOLLEY, F. B. (eds.). *Fragile ecosystems. Evaluation of research and applications in the Neotropics.* Berlin, New York, Springer Verlag, 1974, 258 p.

FARVAR, M. T.; MILTON, J. P. *The careless technology: ecology and international development.* New York, Natural History Press, Doubleday, 1972, 1 030 p.

GOUROU, P. *Les pays tropicaux. Principes d'une géographie humaine et économique.* Paris, Presses Universitaires de France, 1948, 200 p. 4e éd., 1966, 271 p. *The tropical world.* London, Longmans, Green, 1966, 196 p.

GREIG-SMITH, P. Application of numerical methods to tropical forests. In: *Statistical ecology*, vol. 3 (*Populations, ecosystems and systems analysis*), p. 195–206, 1974.

HOLDRIDGE, L. R. *Life zone ecology.* San José, Costa Rica, Trop. Science Center, 1967, 206 p.

LEEUW, P. N. de; TULEY, P. The land resources of North-East Nigeria. Vol. I. The environment: vegetation. In: *Land Resource Study no. 9*, p. 121–155. Land Resources Division, Ministry of Overseas Development (Tolworth Tower, Surbiton, Surrey, United Kingdom), 1972.

MEGGERS, B. J.; AYENSU, E. S.; DUCKWORTH, W. D. (eds.). *Tropical forest ecosystems In Africa and South America: a comparative review.* Washington, D.C., Smithsonian Institution, 1973, 350 p.

MILLER, K. Conservation and development of tropical rain forest areas. In: *11th General Assembly and 12th Technical Meeting of International Union for Conservation of Nature* (Banff, Canada), 1972.

UNESCO. *Ecological effects of increasing human activities on tropical and sub-tropical forest ecosystems.* Paris, Unesco, MAB report series no. 3, 1972, 35 p.; no. 16, 1974, 96 p. *Effets écologiques du développement des activités humaines sur les écosystèmes des forêts tropicales et subtropicales.* Paris, Unesco, Série des rapports MAB n° 3, 1972, 41 p.; n° 16, 1974, 92 p.

Conservation des écosystèmes forestiers naturels

ADAMS, A. B. (ed.). *First World Conference on National Parks.* U.S. Dept. of Interior, National Park Service, 1962, 471 p.

AUBERT DE LA RUE, E.; BOURLIÈRE, F.; HARROY, J. P. *The tropics.* New York, Knopf., 1957.

BROWN, L. *Africa: a natural history.* New York, Random House, 1965, 300 p.

CURRY-LINDAHL, K.; HARROY, J. P. *National parks of the world.* New York, Golden Press, 1972, vol. 1, 217 p., vol. 2, 240 p.

DARLING, F. F.; EICHHORN, N. D. *Man and nature in the national parks.* Washington, D.C., The Conservation Foundation, 1969, 86 p.

DASMANN, R. F. Development of a classification system for protected natural and cultural areas. In : Elliott, H. (ed.). *Second World Conference on National Parks*, p. 338-396. Morges, Switzerland, IUCN, 1974, 504 p.

DE VOS, A. *Africa, the devastated continent.* The Hague, Junk, 1975, 236 p.

DI CASTRI, F.; LOOPE, L. *Thoughts on the biosphere reserve concept and its implementation.* Paris, Unesco, Division of Ecological Sciences, 1976, 13 p. multigr.

ELLIOTT, Sir Hugh (ed.). *Second World Conference on National Parks.* Morges, Switzerland, IUCN, 1974, 504 p.

FAO. *Planning interpretive programme in national parks. Manual.* Rome, 1976, 22 p.

——. *National parks planning. Manual with annotated examples.* Rome, 1976, 42 p.

——. *Report of the fifth session of the working party on wildlife management and national parks of the African Forestry Commission* (Bangui, 17-19 March 1976). Rome, FAO FO : AFC/WL/76/Rep., 1976, 9 p. + annexes.

IUCN. *Conservation of nature and natural resources in modern African States.* Morges, Switzerland, IUCN Publications, new series no. 1, 1963, 367 p.

——. *United Nations list of national parks and equivalent reserves.* Second edition. Morges, Switzerland, IUCN Publications, 1971, 601 p.

LAMPREY, H. *The distribution of protected areas in relation to the needs of biotic community conservation in eastern Africa.* Morges, Switzerland, IUCN occasional paper no. 16, 1976, 85 p.

MILLER, K. R. Development and training personnel. The foundation of national park programs in the future. In : Elliott, H. (ed.). *Second World Conference on National Parks*, p. 326-347. Morges, Switzerland, IUCN, 1974, 504 p.

RICHARDS, P. W. National parks in wet tropical areas. In: Elliott, H. (ed.). *Second World Conference on National Parks*, p. 219–227. Morges, Switzerland, IUCN, 1974, 504 p.

RUSSELL, E. W. *Management policy in the national parks.* Arusha, Tanzania, Tanzania National Parks, 1970, 24 p.

UNESCO. *Utilisation et conservation de la biosphère.* Paris, 1970, 305 p.

——. *Expert panel on Project no. 8 : Conservation of natural areas and of the genetic material they contain.* Paris, Unesco, MAB report series no. 12, 1973, 64 p. *Groupe d'experts sur le projet 8 : Conservation des zones naturelles et des ressources génétiques qu'elles contiennent.* Paris, Unesco. Série des rapports MAB n° 12, 1974, 67 p.

——. *Task force on : Criteria and guidelines for the choice and establishment of biosphere reserves.* Paris, Unesco, MAB report series no. 22, 1974, 61 p. *Groupe de concertation : Les critères et les lignes directrices du choix et de*

la constitution de réserves de la biosphère. Paris, Unesco, Série des rapports MAB n° 22, 1974, 63 p.

UNITED STATES NATIONAL PARK SERVICE. *Kilimanjaro : a survey for the proposed Mount Kilimanjaro National Park, Tanzania.* Washington, D. C. 1970.

Conservation des ressources génétiques forestières

BOUVAREL, P. *Report on forest genetic resources.* Rome, FAO, International Board for Plant Genetic Resources (IBPGR), second meeting, 1975, 17 p. multigr.

FAO. *Forest genetic resources information no. 3.* Rome, Forestry Occasional Paper 1975/1, 68 p.

——. *Report of the third session of the FAO panel of experts on forest gene resources* (Rome, May 1974). Rome, 1975, 90 p.

——/UNEP. *The methodology of conservation of forest genetic resources* (Rome, 1974). Rome, 1975, FO:MISC/78/8, 127 p.

FRANKEL, O. H.; BENNETT, E. (eds.). *Genetic resources in plants: their exploration and conservation.* Oxford, Blackwell, 1970.

——; HAWKES, J. G. *Crop genetic resources for today and tomorrow.* Cambridge University Press, 1975, 491 p.

GULDAGER, P. *Ex situ* conservation stands in the tropics. In: *The methodology of conservation of forest genetic resources,* p. 85–92. Rome, FAO/UNEP, 1975, 127 p.

MIKSCHE, J. P. (ed.). *Modern methods in forest genetics.* Berlin, New York, Springer Verlag, 1976, 288 p.

ROCHE, L. Biological background. In: *The methodology of conservation of forest genetic resources,* p. 5–18. Rome, FAO/UNEP, 1975, 127 p.

——. Tropical hardwoods. In: *The methodology of conservation of forest genetic resources,* p. 65–78. Rome, FAO/UNEP, 1975, 127 p.

ROCHE, L.; OLA-ADAMS, B. A. *Gene resources conservation: IUFRO Working Party S2.02.2. Progress Report 1972–1975.* Bangor, North Wales, United Kingdom, University College of North Wales, Department of Forestry and Wood Science, 13 p. multigr.

STERN, K.; ROCHE, L. *Genetics of forest ecosystems.* Berlin, New York, Springer Verlag, Ecological Studies no. 6, 1974, 330 p.

UNESCO. *Conservation of natural areas and of the genetic material they contain.* Paris, MAB report series no. 12, 1973, 64 p. *Conservation des zones naturelles et des ressources génétiques qu'elles contiennent.* Paris, Série des rapports MAB n° 12, 1974, 67 p.

Problèmes humains et institutionnels

ADEYOJU, S. K. *Problèmes fonciers de mise en valeur des forêts tropicales.* Rome, FAO (Comité de la mise en valeur des forêts dans les tropiques, 4e session, novembre 1976), FO:FDT/76/5(b), 1976, 24 p.

BELDING, H. S. Symposium 5: Work in hot environment. In: *XVI International Congress on Occupational Health* (Tokyo), 1969.

FAO. *Contrats d'exploitation forestière sur domaine public. Manuel de référence.* Rome, 1972, 173 p.

——. *Heat stress in forest work* (by AXELSON, O.). Rome, TF-INT 74 (SWE), 1974a, 31 p.

——. *Logging and log transport in man-made forests in developing countries.* Rome, FAO/SWE/TF 116, 1974, 134 p.

——. *Employment in forestry. Report on the FAO/ILO/SIDA Consultation on employment in forestry* (Chiang Mai, Thailand, February-March 1974). Rome, FAO/SWE/TF 126, 1974, 27 p.+annexe 486 p.

——. *The state of food and agriculture. La situation mondiale de l'alimentation et de l'agriculture* (1974). Rome, 1975, 196 p.

——/ILO/ECE. *Symposium on ergonomics applied to forestry* (Joint Committee on forest working techniques and training of forest workers), vol. 1. Geneva, 1971, 131 p.

LEITHEAD, C. S.; LIND, A. R. *Heat stress and heat disorders.* London, Cassel, 1964.

MUELLER-DARSS, H. *Ergonomics of forest work in the tropical moist forests.* Rome, FAO, 1975, part I, 9 p., part II, 11 p. multigr.

SCHMITHÜSEN, F. *Les contrats d'exploitation forestière sur domaine public dans la zone tropicale humide : pratiques, problèmes, tendances.* Rome, FAO (Comité de la mise en valeur des forêts dans les tropiques, 4e session, novembre 1976), FO:FDT/76/5(c), 1976, 33 p.

SVANQVIST, N. *Emplois offerts par la forêt tropicale humide dans le cadre de divers systèmes sylvicoles, y compris les techniques agrisylvicoles.* Rome, FAO (Comité de la mise en valeur des forêts dans les tropiques, 4e session, novembre 1976), FO:FDT/76/6(b), 1976, 15 p.

VELAY, L. *L'organisation administrative forestière dans les pays en voie de développement.* Rome, FAO (Comité de la mise en valeur des forêts dans les tropiques, 4e session, novembre 1976), FO:FDT/76/5(a), 1976, 28 p.

Économie des produits forestiers

BRAZIER, J. D. *Defining end use property requirements as a contribution to the more efficient use of tropical forest resources.* Rome, FAO, 1975, 9 p. multigr.

DSE/FAO. *Properties, uses and marketing of tropical timber.* Proceedings of an international meeting organized by the German Foundation for international development (DSE) in collaboration with FAO (Berlin-Tegel), 1973, vol. 1, Final report, 37 p.; vol. 2, Meeting papers, 236 p.

EARL, D. E. *Forest energy and economic development.* Oxford, Clarendon Press, 1975, 128 p.

ECE. *Study of timber trends and prospects in the ECE region 1950–2000.* Timber Committee, 33rd session (Geneva, October 1974). Chapter 4 (The special role of tropical hardwoods in the region's trade and consumption of forest products), 53 p. Chapter 9 (International trade), 37 p.

ERFURTH, T. International trade and trade flows of tropical wood products. In: *Proceedings of an international meeting on properties, uses and marketing of tropical timber,* organized by the German Foundation for international development in collaboration with FAO (Berlin-Tegel), p. 99–108; vol. 2, 1973, 236 p.

——. *Développement de produits, choix et application effective des mesures promotionnelles visant à favoriser une plus large utilisation des produits des forêts tropicales humides.* Rome, FAO (Comité de la mise en valeur des forêts dans les tropiques, 4e session, novembre 1976), FO:FDT/76/10(b), 1976, 10 p.

FAO. *Le bois. Évolution et perspectives mondiales.* Rome, 1967, 133 p.

——. *The marketing of tropical wood.* A. *Wood species from African tropical moist forests* (by ERFURTH, T.; RUSCHE, H.). *Commercialisation des bois tropicaux.* A. *Essences des forêts tropicales humides d'Afrique* (par ERFURTH, T.; RUSCHE, H.). Rome, 1976, 60 p. (72 p.). B. *Wood species from South American tropical moist forests* (en préparation). C. *Wood species from South-East Asian tropical moist forests* (en préparation).

KYRKLUND, B.; ERFURTH, T. *Les feuillus tropicaux mélangés, importante ressource renouvelable, perspectives d'avenir.* Ro-

me, FAO (Comité de la mise en valeur des forêts dans les tropiques, 4e session, novembre 1976), FO:FDT/76/9(a), 1976, 16 p.

LESLIE, A. J. Targets, policies and inputs in forestry. *Unasylva* (FAO), 95, 1969, p. 3–18.

PECK, T. J. Worldwide information on uses and consumption patterns: surveys of end-uses for tropical hardwood. Objectives and result. In: *Proceedings of an international meeting on properties, uses and marketing of tropical timber*, organized by the German Foundation for international development in collaboration with FAO (Berlin-Tegel), p. 3–14; vol. 2, 1973, 236 p.

PRINGLE, S. L. Hardwoods. World supply and demand. *Unasylva* (FAO), 93, 94, 1969, p. 24–33, p. 34–39.

——. Tropical hardwood products: world summary of trends and prospects in demand, supply and trade. In: *Proceedings of an international meeting on properties, uses and marketing of tropical timber*, organized by the German Foundation for international development in collaboration with FAO (Berlin-Tegel), p. 85–90; vol. 2, 1973, 236 p.

——. *Le rôle des forêts tropicales humides dans la demande, l'offre et les échanges mondiaux de produits forestiers.* Rome, FAO (Comité de la mise en valeur des forêts dans les tropiques, 4e session, novembre 1976), FO:FDT/76/10(a), 1976, 22 p.

Techniques nouvelles

CENTRE TECHNIQUE FORESTIER TROPICAL (CTFT). *Recherches et essais effectués sur les bois tropicaux par divers organismes de recherche.* Nogent-sur-Marne, France, 1972, 291 p.

COLLARDET, J. *Amélioration et ajustement des traitements industriels pour résoudre les problèmes propres à l'utilisation des espèces ligneuses aux propriétés hétérogènes en provenance des forêts tropicales humides.* Rome, FAO (Comité de la mise en valeur des forêts dans les tropiques, 4e session, novembre 1976), FO:FDT/76/9(c), 1976, 25 p.

FAO. *The production, handling and transport of wood chips.* Rome, TF-INT 55 (NOR), 1973, 86 p.

——. *Comité de la mise en valeur des forêts dans les tropiques.* 4e session, novembre 1976. Rome, 1977, 19 p. + annexes.

——. *Pulping and paper making properties of fast growing plantation wood species.* Rome, 1975, 466 p.

——/ECE. *Recherches sur les bois feuillus tropicaux.* Suppl. 5 au vol. 22 du Bulletin du Bois pour l'Europe. Genève, avril 1970, 39 p.

KING, K. F. S. It's time to make paper in the tropics. Il est temps de fabriquer du papier dans les pays tropicaux. *Unasylva* (FAO), vol. 27, no. 109, 1975, p. 2–5.

MARRA, G. G. Le bois, élément de synthèse. *Unasylva* (FAO), vol. 27, no. 108, 1975, p. 2–9.

PETROFF, G. La production de cellulose dans les pays de l'OCAM. État actuel des projets. *Bois et Forêts des Tropiques* (Nogent-sur-Marne, France), n° 143, 1972, p. 35–44.

SIKES, J. E. G. A clean piece of paper. Du papier propre. *Unasylva* (FAO), vol. 27, no. 109, 1975, p. 11–16.

SIMEON DE JESUS. How to make paper in the tropics. Comment fabriquer du papier sous les tropiques. *Unasylva* (FAO), vol. 27, no. 109, 1975, p. 6–10.

Développement et aménagement forestier

CATINOT, R. Sylviculture tropicale en forêt dense africaine. *Bois et Forêts des Tropiques*, n° 100, 1965, p. 5–18; n° 101, 1965, p. 3–16; n° 102, 1965, p. 3–16; n° 103, 1965, p. 3–16; n° 104, 1965, p. 17–30.

CHAUVIN, H. *Facteurs dont dépendent les méthodes et les coûts de mise en exploitation et d'exploitation des forêts tropicales humides.* Rome, FAO (Comité de la mise en valeur des forêts dans les tropiques, 4e session, novembre 1976), FO:FDT/76/6(a), 1976, 10 p.

DONIS, C. La forêt dense congolaise et sa sylviculture. *Bulletin agricole du Congo belge* (Bruxelles), 2, 1956, p. 261–360.

FAO. *Sylviculture tropicale. Tropical silviculture*, vol. I, II, III. Rome, 1957, 1958, 190, 415, 101 p.

——. *Comité de la mise en valeur des forêts dans les tropiques.* Rapport de la 1re session (octobre 1967). Rome, 1968, 170 p. Rapport de la 2e session (octobre 1969). Rome, 1970, 160 p. Rapport de la 3e session (mai 1974). Rome, 1974, 65 p. + annexes.

——. *An introduction to planning forestry development.* Rome, FAO/SWE/TF 118, 1974, 86 p.

——. *Forestry for community development. Proposal for FAO/SIDA programme.* Rome, FAO, 1975, 18 p.

——. *Report of the fourth session of the African Forestry Commission* (Bangui, 22–27 March 1976). Rome, FAO, FO:AFC/76/Rep., 1976, 14 p.+annexes.

LESLIE, A. J. *Economic problems in tropical forestry.* Rome, FAO, 1971, 201 p.

——. *Aspects économiques des aménagements dans les forêts tropicales humides.* Rome, FAO (Comité de la mise en valeur des forêts dans les tropiques, 4e session, novembre 1976), FO:FDT/76/7(c), Add. 1, 1976, 31 p.

NWOBOSHI, L. C. *Problems and prospects of natural regeneration in the future management of the tropical moist forest for timber production.* Rome, FAO, 1975.

ROCHE, L. *Priorities for forestry research and development in the tropics.* Report to International Development Research Centre (IDRC, Ottawa), first draft for a workshop (University of Reading, Plant Science Laboratories, 11 June 1976), 105 p. multigr. (Department of Forestry and Wood Science, University College of North Wales, Bangor, United Kingdom).

SYNNOTT, T. J.; KEMP, R. H. *Avantages comparés de la régénération naturelle, des plantations d'enrichissement et des plantations de conversion dans les forêts tropicales humides, y compris les techniques agro-sylvicoles.* Rome, FAO (Comité de la mise en valeur des forêts dans les tropiques, 4e session, novembre 1976), FO:FDT/76/7(a), 1976, 12 p.

VANNIÈRE, B. *Les possibilités d'aménagement de la forêt dense africaine.* Nogent-sur-Marne, CTFT, 1974, 75 p.

——. *Influence de l'environnement économique sur l'aménagement en Afrique tropicale.* Rome, FAO, 1975, 17 p. multigr.

WESTOBY, J. C. Les industries forestières dans la lutte contre le sous-développement économique. *Unasylva* (FAO), vol. 16, n° 4, 1963.

Imprimé en France. — JOUVE, 18, rue Saint-Denis, 75001 PARIS
N° 10724. Dépôt légal : Octobre 1983

ISBN UNESCO 92-3-202041-6
ISBN ORSTOM 2-7099-0681-3