

RECHERCHES SUR L'ECOSYSTEME
DE LA FORET SUBEQUATORIALE DE BASSE COTE-D'IVOIRE
V. BIOMASSE VEGETALE ET PRODUCTIVITE PRIMAIRE
CYCLE DE LA MATIERE ORGANIQUE

par Ch. HUTTEL et F. BERNHARD-REVERSAT

La productivité primaire forestière annuelle se répartit entre une contribution à l'augmentation de la biomasse ligneuse, un apport de matière organique aux hétérotrophes et, en cas d'exploitation, une exportation par l'homme. Cette dernière étant inexistante ou négligeable dans les localités étudiées ici, le bilan complet de la matière organique de l'écosystème comprend l'établissement des stocks dans les différents compartiments et des flux entre ceux-ci.

Nous exposerons successivement nos résultats relatifs à la biomasse végétale, à sa productivité, à son apport à la litière et au stock d'humus, à la dégradation de ceux-ci par les hétérotrophes.

A - APPROCHE DE LA BIOMASSE.

1) BIOMASSE AÉRIENNE.

1°) *Cubage des arbres.* — Nos relevés et les tarifs de cubage établis par le Centre technique des forêts tropicales (C.T.F.T. 1968) permettent d'estimer le volume de bois fort (diamètre supérieur à 7 cm) des arbres sur pied. Ces tarifs à une entrée de type $V = aD^b$ ont été établis sur un grand nombre d'arbres abattus (2 614 arbres appartenant à 120 espèces). Douze tarifs différents ont été calculés ; ils sont valables soit pour une seule espèce (*Dacryodes klaineana*, *Strombosia glaucescens*, *Scytopetalum thieghemii*), soit pour une famille (Ebenacées, Mimosacées), soit pour un groupe d'espèces ayant même port (arbres à échasses, arbres élancés, arbres courts et branchus). Ces tarifs ayant été établis sur des forêts de basse Côte-d'Ivoire (forêt de la Comoé, forêt de Yaya, forêt de N'Ganda N'Ganda), nous ne les avons appliqués qu'à nos deux forêts du Banco et de Yapo.

TABLEAU XI a

Cubages, densités spécifiques *D* et biomasses de bois fort.

FORÊT DU BANCO

	m ³ /ha	% cumulé	D	T/ha
<i>Turraeanthus africana</i>	53,9	9,7	0,46	24,8
<i>Dacryodes klaineana</i>	49,3	18,6	0,70	34,5
<i>Piptadeniastrum africanum</i>	36,0	25,1	0,61	22,0
<i>Berlinia confusa</i>	33,7	31,2	0,67	22,6
<i>Coula edulis</i>	25,3	35,7	0,81	20,5
<i>Chrysophyllum</i> sp.	23,7	40,0	0,58	13,7
<i>Afrosersalisia afzelii</i>	23,7	44,3	0,77 *	18,2
<i>Combretodendron africanum</i>	23,3	48,5	0,61	14,2
<i>Pentaclethra macrophylla</i>	22,9	52,6	0,76 *	17,4
<i>Parinari</i> sp.	21,8	56,5	0,67	14,6
<i>Blighia welwitschii</i>	17,7	59,7	0,74 *	13,1
<i>Allanblackia floribunda</i>	16,8	62,7	0,56	9,4
<i>Homalium aylmeri</i>	14,8	65,4	0,75	11,1
<i>Parkia bicolor</i>	14,2	68,0	0,51	7,2
<i>Strombosia glaucescens</i>	13,5	70,4	0,74	10,0
<i>Distemonanthus benthamianus</i>	9,7	72,1	0,64 *	6,2
<i>Pycnanthus angolensis</i>	9,0	73,7	0,46 *	4,1
<i>Octoknema borealis</i>	5,6	74,7	0,56	3,1
Autres espèces	141,6	100,0	0,64	91,0
TOTAL	556,5			357,7

* Densité estimée à partir de données bibliographiques.

Les valeurs moyennes obtenues sont de 560 m³/ha au Banco et 500 m³ à Yapo. Ces deux moyennes ne sont pas significativement différentes. La dispersion des résultats est plus grande au Banco (280-875 m³/ha) qu'à Yapo (340-660 m³/ha), ce qui montre bien l'hétérogénéité structurale de la forêt du Banco, qui est criblée de châblis plus ou moins anciens.

Les espèces les plus importantes par leur cubage sont répertoriées dans le tableau XI où elles sont classées par importance décroissante, la liste étant arrêtée lorsque les trois quarts du cubage total ont été atteints.

TABLEAU XI b

Cubages, densités spécifiques *D* et biomasses de bois fort.

FORÊT DE YAPO

	m ³ /ha	% cumulé	D	T/ha
<i>Dacryodes klaineana</i>	50,7	10,1	0,70	35,5
<i>Parinari holstii</i>	32,6	16,6	0,62	20,2
<i>Allanblackia floribunda</i>	28,1	22,2	0,57	16,0
<i>Piptadeniastrum africanum</i>	26,7	27,5	0,61	16,3
<i>Cælocaryon oxycarpum</i>	26,4	32,8	0,65 *	17,2
<i>Coula edulis</i>	26,4	38,1	0,81	21,4
<i>Saccoglottis gabonensis</i>	22,6	42,6	0,68	15,4
<i>Scytopetalum thieghemii</i>	22,5	47,1	0,63	14,2
<i>Strombosia glaucescens</i>	17,4	50,6	0,74	12,9
<i>Scottelia coriacea</i>	16,8	53,9	0,55	9,2
<i>Strephonema pseudocola</i>	16,5	57,2	0,63	10,4
<i>Erythrophleum ivorense</i>	15,7	60,3	0,72	11,3
<i>Tarrietia utilis</i>	14,7	63,2	0,55	8,1
<i>Parkia bicolor</i>	14,3	66,0	0,51	7,3
<i>Lophira alata</i>	13,4	68,7	1,07	14,3
<i>Hannoa klaineana</i>	10,9	70,9	0,33	3,6
<i>Anthostema aubryanum</i>	7,2	72,3	0,33	2,4
<i>Anopyxis klaineana</i>	5,3	73,4	0,75	4,0
<i>Homalium aylmeri</i>	4,6	74,3	0,75	3,4
<i>Mitragyna ciliata</i>	3,4	75,0	0,43	1,5
Autres espèces	125,7	100,0	0,65	81,7
TOTAL	501,9			326,3

* Densité estimée à partir de données bibliographiques.

2°) *Masse volumique du bois.* — La transformation des cubages en biomasse nécessite la connaissance des densités des bois, écorce comprise, calculées à partir du volume frais et du poids sec à 100°. Les prélèvements de bois sont faits avec une tarière Pressler. On a procédé à deux prélèvements par arbre et ceci sur plusieurs individus de la même espèce. Des prélèvements de rondelles de bois sur des arbres abattus dans des chantiers de la SODEFOR ont permis de contrôler la validité de ce mode

opérateur et également de mesurer les densités chez des espèces à bois trop dur pour la tarière Pressler (*Lophira alata*, *Coula edulis*, par exemple).

Les densités ainsi obtenues figurent dans le tableau XI. Pour une même espèce il n'y pas de différence de densité d'une forêt à l'autre. Pour certaines espèces, marquées par un astérisque * il n'a pas été fait de prélèvement de bois et l'on a utilisé des données bibliographiques (C.T.F.T. 1968) corrigées pour tenir compte du volume d'écorce. La densité moyenne calculée sur l'ensemble des espèces les plus importantes a été appliquée aux autres espèces et on obtient des biomasses de bois fort d'environ 360 et 330 T/ha respectivement pour le Banco et pour Yapo.

3°) *Eléments autres que le bois fort.* — L'expérience des forestiers permet d'utiliser le facteur de multiplication 1,3 pour passer du volume de bois fort au volume total de bois des arbres (Dawkins 1967). La biomasse de bois des arbres serait donc respectivement, au Banco et à Yapo, de 465 et 425 T/ha.

Des mesures de biomasse des individus de moins de 40 cm de circonférence ont donné une masse de bois de 15 T/ha (mesures faites au Banco seulement). L'exploitation d'un petit chablis du Banco a permis d'estimer le poids de bois des lianes à environ 5 % de la biomasse ligneuse, soit 24 T/ha.

Dans ce même chablis, la biomasse de feuilles était de l'ordre de 9 T/ha. Son estimation dans les trois stations étudiées, à partir de la production annuelle de litière et compte tenu du fait que la durée de vie moyenne du feuillage est d'une année, a conduit à 8,7 T/ha pour la station de plateau du Banco, 7,9 pour celle de talweg du Banco et 6,4 pour celle de Yapo.

La strate herbacée et les épiphytes ne représentent qu'une faible fraction de la biomasse.

La biomasse aérienne est donc de l'ordre de 500 T/ha, dont 9 T/ha de feuilles.

2) BIOMASSE SOUTERRAINE.

La répartition et la biomasse des racines ont fait l'objet d'une publication (Huttel 1974) dont on trouvera les principaux résultats aux figures 14 et 15.

La distribution peut être ajustée à une exponentielle mais cette exponentielle n'est pas représentative de la distribution observée. Il y a donc deux zones d'excès de racines l'une dans les vingt premiers centimètres, la seconde dans les horizons profonds. Ces irrégularités peuvent être rapportées à des caractéristiques du sol, richesse en bases échangeables en surface et augmentation de la gamme d'eau utile en profondeur.

RECHERCHES SUR L'ECOSYSTEME
DE LA FORET SUBEQUATORIALE DE BASSE COTE-D'IVOIRE
I. INTRODUCTION

par G. LEMÉE *

Dans le cadre du réseau mondial de recherches mises en œuvre par le *Programme Biologique International* pour atteindre à une meilleure connaissance de la nature et du fonctionnement des écosystèmes les plus représentatifs des zones de végétation du Globe, l'Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer (O.R.S.T.O.M.) a réalisé un programme d'études sur la forêt subéquatoriale de Côte-d'Ivoire, avec le soutien financier du Comité français du P.B.I.

Le concept sur lequel a été fondé le déroulement de ce programme est celui de l'écosystème considéré non seulement comme l'ensemble d'une biocénose et de son environnement ou biotope, mais aussi caractérisé par un bilan d'échanges d'énergie et de matière entre cet environnement et les organismes constituant cette biocénose. Ainsi envisagé, « l'écosystème est l'unité fonctionnelle de base de l'écologie », selon l'expression de E.P. Odum.

Devant des systèmes écologiques aussi complexes que les forêts pluvieuses tropicales, les observations ont dû être limitées dans ce premier temps à la caractérisation quantitative des milieux, de la phytocénose et de leurs interrelations. L'insuffisance des connaissances sur les transferts dans les chaînes alimentaires de consommateurs, les difficultés méthodologiques et matérielles de leur étude dans de tels écosystèmes rend celle-ci extrêmement difficile sur le plan quantitatif.

Les recherches ont commencé en 1966 et ont été poursuivies sous notre direction scientifique par une équipe de phytoécologistes de l'O.R.S.T.O.M., Mme F. Bernhard-Reversat, MM. Ch. Huttel et, récemment, D. Alexandre, avec l'aide de collaborateurs techniciens recrutés sur les crédits affectés au programme français du P.B.I., M. Zehourou Toti, puis M. J. Delaunay, et temporairement de stagiaires néerlandais. La concentration au Centre

(*) Laboratoire d'Ecologie végétale, Université de Paris-Sud, 91405 Orsay.

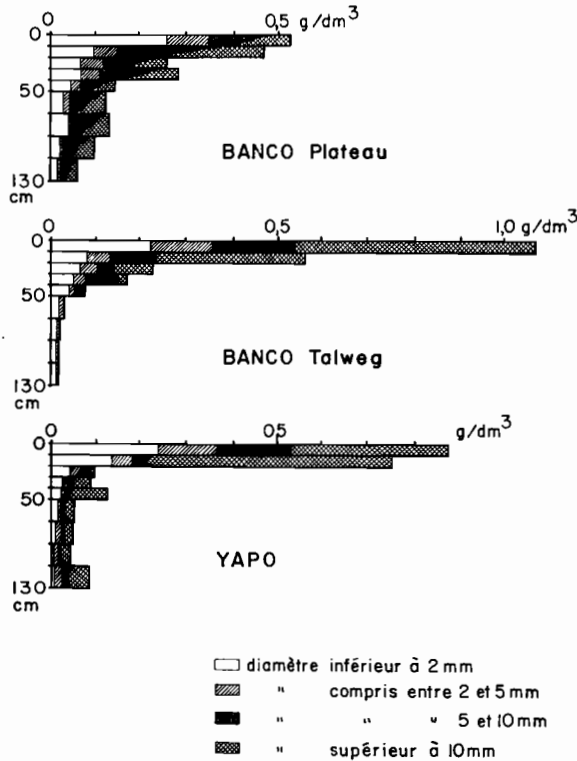


Figure 14. — Répartition verticale des racines, en g par dm³ de sol, classées selon leur diamètre.

Les biomasses calculées à partir de sondages varient de 23 à 25 T/ha. La planimétrie et le cubage des racines mises à jour en place sur le terrain ont donné une valeur de 110 m³/ha, soit 49 T/ha. Les valeurs données par ces deux méthodes sont très faibles par rapport aux résultats de Jenik (1971), mais sont plus proches de la moyenne estimée par Rodin et Bazilevich (1967).

3) BIOMASSE TOTALE.

Le tableau XII récapitule les données recueillies. On y a figuré les résultats de Müller et Nielsen (1965) qui, dans une forêt voisine du Banco, mais dégradée et sur un échantillonnage restreint, ont obtenu des valeurs beaucoup plus faibles. Il en est de même de la forêt semidécidue de Kade au Ghana, dans un peuplement secondaire de cinquante ans, où Greenland et Kowal (1960) ont trouvé des valeurs encore plus faibles.

Par contre, les valeurs que nous avons établies en Côte-d'Ivoire prennent rang parmi les plus élevées obtenues en Malaisie par les écologistes japonais (Ogawa et al., 1965 ; Kira et Ogawa, 1971).

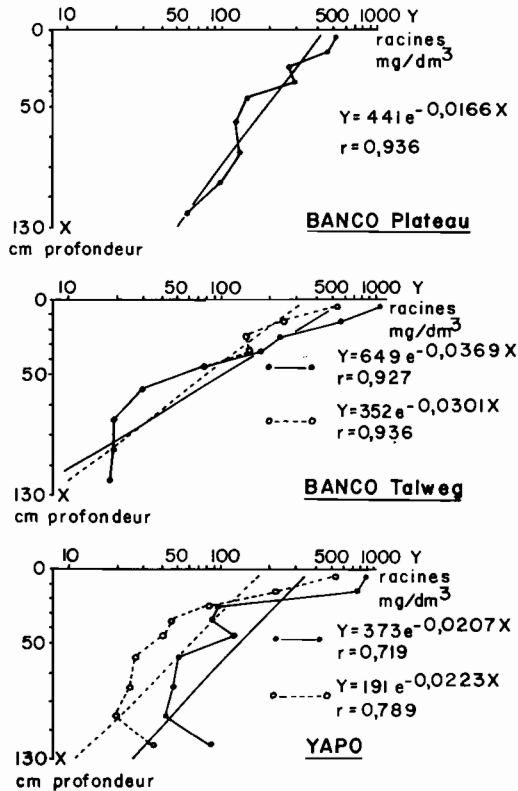


Figure 15. — Ajustement à une exponentielle des racines selon la profondeur.

Traits pleins : toutes les racines.

Tirets : racines de moins de 10 mm de diamètre.

B - PRODUCTIVITE PRIMAIRE NETTE

L'estimation de la productivité primaire a porté sur deux postes, la croissance des arbres et la chute de litière.

1) ACCROISSEMENT DES ARBRES.

L'augmentation de circonférence a été mesurée sur plusieurs lots d'arbres avec des dendromètres du type de ceux conçus par

TABLEAU XII

Biomasses végétales de forêts subéquatoriales de Côte-d'Ivoire et du Ghana, en tonnes/ha.

	Le Banco	Yapo	l'Anguédédou (Müller et Nielsen)	Ghana (Greenwood Kowal)
Arbres :				
troncs et branches (bois fort)	360	330	240	173,6
rameaux	105	95		
Arbustes, tiges et rameaux	15	—		
Lianes, tiges et rameaux ..	24	—		39,9 *
Feuilles	9	6	2,5	
<i>Biomasse aérienne totale</i> ..	513	—	242,5	213,5
Racines	49	—	48	24,7
<i>Biomasse totale</i>	562	—	290,5	238,2

* Dont 14,4 t/ha de lianes.

Hall (1944) et Liming (1957). Le marquage des repères du ruban a été simplifié ; le vernier a été remplacé par un trait gravé sur les deux parties du ruban métallique et le déplacement relatif des deux repères est mesuré à 0,1 mm près à l'aide d'une loupe micrométrique. Les erreurs de mesure dues aux variations de longueur du ruban métallique par les différences de température sont négligeables dans les conditions de ce travail. Les faibles vitesses de croissance nous ont conduit à choisir un intervalle de temps relativement long entre deux mesures (trois semaines).

Les arbres sélectionnés se répartissent en deux séries. Une première série de mesures concerne les arbres des espèces les plus abondantes à la station de plateau du Banco (*Allanblackia floribunda*, *Dacryodes klaineana*, *Strombosia glaucescens* et *Turraeanthus africana*) et à Yapo (les mêmes espèces sauf *Turraeanthus africana*). On a choisi des individus de différentes tailles. Une deuxième série de mesures est faite dans des parcelles de 800 m² (Banco) ou de 400 m² (Yapo) où tous les arbres de plus de 30 cm de circonférence sont cerclés pour l'estimation de l'augmentation de biomasse.

Au total, plus de 250 arbres ont été suivis pendant des périodes allant de quatre à six ans et certaines mesures sont encore poursuivies.

2) RYTHME DE CROISSANCE.

Le minimum de croissance se situe en janvier pour tous les arbres. Par contre la croissance maximum peut se produire à des dates différentes selon l'année, selon l'espèce et même selon l'individu ; on peut également observer sur certains arbres deux maximums de croissance dans l'année. Cette forte variabilité, surtout intraspécifique, est signalée par de nombreux auteurs cités par Hopkins (1970). Elle est estompée si l'on s'adresse à un ensemble d'arbres et si l'on suit les variations de la vitesse d'accroissement de l'aire basale par exemple. On se reportera aux figures 11, 12 et 13 H du chapitre sur le bilan hydrique. On peut en tirer les conclusions suivantes :

- les croissances les plus importantes ont lieu au début de la grande saison des pluies ;
- après ce maximum la vitesse de croissance diminue régulièrement ;
- les croissances les plus faibles ont lieu en saison sèche ;
- les grosses pluies accidentelles de saison sèche provoquent une croissance importante, mais temporaire.

Des rythmes semblables ont été observés en Côte-d'Ivoire (Mariaux 1967), au Nigeria (Hopkins 1970), à Costa-Rica (Lojan 1967) et en Amazonie (Moraes 1970).

Ces variations de vitesse de croissance sont parallèles au cycle saisonnier des pluies et de l'insolation (Tableau 1, chapitre 1) et peuvent être mises en corrélation avec l'évapotranspiration réelle que nous avons mesurée. La dispersion des points de la figure 16 est grande. Si au Banco, station du plateau, la corrélation est bonne, elle n'a pu être mise en évidence à Yapo, mais l'ensemble des points du plateau du Banco et de Yapo donne un coefficient de corrélation satisfaisant et la droite ainsi calculée est semblable à celle calculée pour le plateau du Banco seul. Ces droites ne sont pas représentatives de la liaison pour les évapotranspirations faibles, car pour une valeur nulle de ce facteur la croissance serait encore plus élevée.

Le cas du talweg du Banco est différent. La droite représentative a une pente négative. Diverses observations permettent d'élaborer une hypothèse explicative :

- la terre des horizons profonds laissée autour des fosses creusées en forêt n'est jamais colonisée par des germinations dans cette station (observations de D.Y. Alexandre) ;

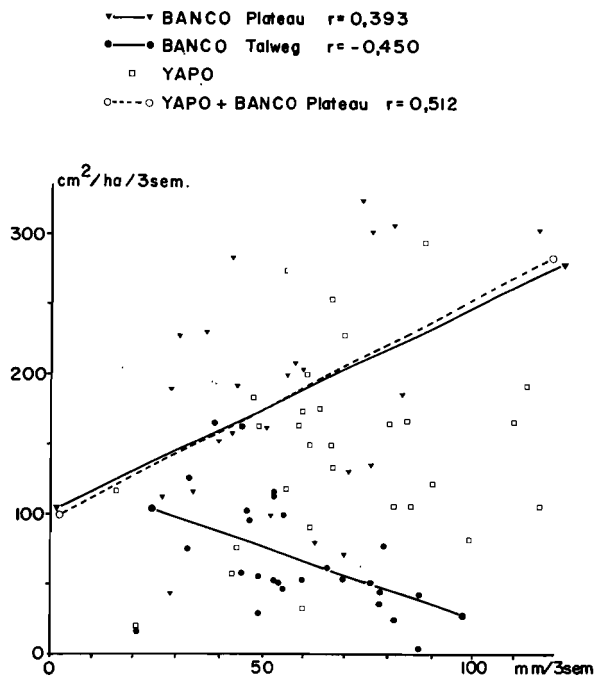


Figure 16. — Relation entre l'évapotranspiration à partir de l'eau du sol (en mm) et l'augmentation d'aire basale (en cm^2/ha) par périodes de trois semaines.

- la toxicité de ces horizons a été mise en évidence par des essais de culture de riz sur de la terre prélevée à différentes profondeurs (Mme F. Reversat) ;
- il n'y a pas de croissance en épaisseur des racines dans les horizons inférieurs à 50 cm de profondeur (fig. 14) ; au-delà de cette limite on ne rencontre plus de racines de plus de 5 mm de diamètre ;
- les périodes de forte évapotranspiration et de faible croissance sont des périodes où les horizons profonds sont très humides (humidité volumique supérieure à 18 % dans l'horizon 67-127 cm et 127-232 cm de profondeur).

Il semble que ces horizons renferment un élément toxique hydrosoluble qui, absorbé en quantités importantes par les plantes aux périodes de forte transpiration, ralentit la croissance de la végétation. Dans le cas de ce sol, il pourrait s'agir d'alumine libre.

3) ACCROISSEMENT ANNUEL.

a) *Augmentation de la surface terrière, ΔS .* — Elle est calculée sur l'ensemble des arbres d'une parcelle. Connaissant C, circonfé-

rence de l'arbre, et ΔC son augmentation, on a pour un arbre :

$$\Delta S = \frac{(C + \Delta C)^2 - C^2}{4\pi} = \frac{2C \Delta C + (\Delta C)^2}{4\pi}$$

Pour un ensemble d'arbres $\Sigma S = \frac{\Sigma 2C \Delta C + \Sigma (\Delta C)^2}{4\pi}$

Avec la périodicité des mesures choisies (trois semaines), l'erreur relative sur S est de l'ordre de 10 % ; elle diminue pour des périodes plus longues.

TABLEAU XIII

Augmentation d'aire basale en dm²/ha/an

Station	Période	Augmentation d'aire basale			
		Min.	Moy.	Max.	% moyen
Banco, plateau ..	1968-1973	17,8	25,7	37,3	0,92
Banco, talweg ..	1969-1973	10,2	12,0	16,7	0,39
Yapo	1968-1973	12,0	25,1	34,1	0,72

Le tableau XIII donne les résultats établis sur plusieurs années. La variabilité entre les années est très grande. Elle est due à des causes climatiques, mais aussi à des morts d'arbres qui tendent à limiter l'augmentation de biomasse de la forêt. Il existe aussi une variabilité spatiale : à Yapo par exemple, deux de nos trois parcelles présentent des résultats similaires, tandis que la troisième fournit des taux de croissance trois fois plus élevés. Cette différence est uniquement due à la présence dans cette parcelle d'un *Entandrophragma* de grande taille (340 cm de circonférence) ayant une vitesse de croissance relativement élevée, avec 30 mm d'augmentation de circonférence par an.

b) *Augmentation de volume et de biomasse.* — Les augmentations de volume ont été calculées à l'aide des tarifs de cubage du C.T.F.T. (1968). Le volume de bois fort ainsi obtenu est multiplié par 1,3 pour obtenir le volume de bois total (Dawkins 1967) et ce volume est à son tour multiplié par la masse volumique moyenne des arbres sur pied, soit 0,65 (tableau XIV).

Ces valeurs sont faibles, mais comparables aux résultats obtenus par d'autres auteurs dans des forêts tropicales pluvieuses en équilibre (tableau XV). La mortalité ayant été réduite à quel-

TABLEAU XIV

Accroissement annuel ligneux (parties aériennes) en volume et en matière sèche.

Station	Période de mesures	Bois fort, m ³ /ha			Bois total, moyenne		
		Min.	Moy.	Max.	m ³ /ha	T/ha	% de la biomasse
Banco, plateau ..	1969-1973	3,4	5,4	6,4	7,1	4,6	1,0
Banco, talweg ...	1969-1973	1,9	3,6	5,8	4,7	3,0	0,6
Yapo, plateau ...	1968-1973	3,4	5,4	7,2	7,1	4,6	1,1

ques petits arbres dans les placettes étudiées au cours des années de mesures, l'augmentation de la biomasse ligneuse ou « *incrément annuel vrai* » des auteurs soviétiques, n'y a été inférieure à la productivité ligneuse totale que de 1 à 4 %. Des mesures faites dans des forêts perturbées par des éclaircies ont donné des valeurs plus élevées telles que celles obtenues par Müller et Nielsen en Côte-d'Ivoire (1965) et par Briscoe et Wadsworth à Porto Rico (1970). Quant aux accroissements observés dans les plantations forestières, ils peuvent être très supérieurs à ceux des forêts naturelles. On cite par exemple des accroissements moyens de circonférence de plus de 9 cm par an chez *Albizia falcataria* à Hawaï (Walters 1971) et des augmentations de biomasse de bois fort de 57 T/ha/an dans une plantation d'*Eucalyptus saligna* au Brésil (FAO 1954).

4) PRODUCTION DE LITIÈRE.

Elle a été étudiée au Banco et à Yapo par F. Bernhard (1970). Le tableau XVI présente les résultats de deux années de récolte (trois pour les feuilles au Banco).

Les valeurs obtenues concordent avec la plupart des résultats trouvés dans des forêts similaires (tableau XVII).

La chute des feuilles suit un rythme annuel avec un maximum en grande saison sèche et un minimum en grande saison des pluies. Ce rythme est semblable à celui décrit dans d'autres forêts ombrophiles (Laudelout et Meyer 1954, Madge 1965, Hopkins 1966). A Yapo le maximum se situe en novembre-décembre, plus tôt

TABLEAU XV

*Croissance des arbres et production de bois
dans quelques forêts denses sempervirentes
(forêts matures et en équilibre).*

Auteurs	Pays	Augmentation d'aire basale, m ² /ha/an et %	Augmentation de biomasse (T/ha/an) ou de volume (m ³ /ha/an) et %
<i>Afrique :</i>			
Müller, 1967	Côte-d'Ivoire		7,5 T/ha (3,1 %)
Hopkins, 1970	Nigeria		4,3 T/ha (1,2 %)
Huttel	Côte-d'Ivoire	0,16-0,37 (0,4-0,9 %)	3-4, 6 T/ha (0,8-1,2 %)
<i>Amérique :</i>			
Konrad, 1965	Venezuela	0,44 (2,4 %)	2,9 m ³ /ha (2,3 %)
Briscoe et Wadsworth, 1970	Porto-Rico		
Murphy, 1970	Porto-Rico	(1,4-5,8 %)	
Jordan, 1971	Porto-Rico		2,3 m ³ /ha (0,8 %)
<i>Asie :</i>			
Sulit et al., 1962	Philippines	(2-5 %)	4,9 T/ha
Kira et al., 1967	Thaïlande		4,8 T/ha (1,6 %)
Socrianeegara, 1967	Indonésie		5,8 T/ha
Dilmy, 1971	Indonésie		6-12 T/ha
<i>Estimations et moyennes :</i>			
Week, 1959			3,5 T/ha
Rodin et Bazilevich, 1967			2,1 T/ha (1,1 %)

qu'au Banco où il n'a lieu qu'en janvier-février. La période de faible chute de feuilles s'étend de juin à septembre dans les deux forêts.

L'étude du cycle de chute des feuilles a été faite sur les principales espèces, *Allanblackia floribunda*, *Coula edulis*, *Dacryodes klaineana*, *Strombosia glaucescens* dans les deux forêts, plus les espèces spécifiques de l'une et l'autre station, *Monodora myristica* et *Turraeanthus africana* au Banco et *Tarrietia utilis* à Yapo. Toutes ces espèces montrent une chute de feuilles faible de juin à octobre. Le reste de l'année, elles présentent un ou deux maximums

TABLEAU XVI
Production de litière, en T/ha/an.

	Banco, plateau	Banco, talweg	Yapo, plateau	Yapo, versant
Feuilles	8,19	7,43	7,12	6,25
Fleurs + fruits	1,1	0,66	1,05	0,53
Branches	2,58	1,09	1,45	2,26
TOTAL	11,87	9,18	9,62	9,04

TABLEAU XVII
*Production de litière
dans différentes forêts tropicales sempervirentes.
Entre parenthèses : production de litière de feuilles.*

Auteurs	Pays	Type de forêt	Production de litière T/ha/an
Müller et Nielsen, 1965	Côte-d'Ivoire	Forêt ombrophile	4,4 (2,1)
Bernhard, 1970	Côte-d'Ivoire	Forêt ombrophile	9,0-11,9 (6,2-8,2)
Nye, 1961	Ghana	Vieille forêt secondaire	10,5 (7,0)
Hopkins, 1966	Nigeria	Forêt ombrophile	(7,2)
Bartholomew et al., 1953	Zaïre	Forêt ombrophile	12,3
Laudelout et Meyer, 1954	Zaïre	Parasoleraie	14,9
Laudelout et Meyer, 1954	Zaïre	Forêt à <i>Macarobium</i>	15,3
Laudelout et Meyer, 1954	Zaïre	Forêt mélangée	12,4
Laudelout et Meyer, 1954	Zaïre	Forêt à <i>Brachystegia</i>	12,3
Kira et Shidei, 1967	Thaïlande	Forêt ombrophile	23,3 (11,9)
Mitchell, in Bray et Gorham, 1964	Malaisie	Forêt à Diptéro- carpacées	5,5-7,2
Mitchell, in Bray et Gorham, 1964	Malaisie	Forêt secondaire	8,3-10,5
Jenny et al., 1948	Colombie	Forêt ombrophile	7,8-10,2
Klinge et Rodrigues, 1968	Brésil	Forêt ombrophile	6,7-7,9 (4,8-6-4)
Rodin et Basilevich, 1967	moyennes mondiales	Forêt ombrophile	13,7 (5,0-7,5)

à diverses périodes et se relaient pour maintenir une production élevée de litière globale.

La comparaison des rythmes de chute de feuilles d'une même espèce dans les deux forêts, Banco et Yapo, et dans les deux stations, plateau et talweg, montre la constance du cycle saisonnier, qui est spécifique et indépendant des facteurs stationnels.

Les chutes de feuilles peuvent fournir une appréciation de la productivité en appliquant les corrections proposées par Bray et Gorham (1964). D'après ces auteurs, les feuilles perdent 19 % de leur poids sec peu de temps avant leur chute ; ils admettent également que 7,5 % de la surface foliaire est prélevée par les consommateurs primaires. L'utilisation de ces coefficients permet de chiffrer la production annuelle de feuilles entre 8 et 10,5 T/ha.

C - LA LITIÈRE ET SA DÉCOMPOSITION

La quantité de litière présente sur le sol a été mesurée mensuellement. Elle atteint un maximum de 3 à 4 T/ha en grande saison sèche et un minimum de l'ordre de 1 T/ha ou moins de juillet à octobre. Bien que cette variation saisonnière suive celle de la production de litière, elle ne lui est pas totalement parallèle, par suite de variations également saisonnières, dans la vitesse de décomposition. Le calcul d'un *coefficient mensuel de décomposition* (Jenny et al., 1949 ; Olson, 1963) a montré en effet une relation avec la pluviosité d'une part, avec l'apport de feuilles d'autre part. Pratiquement nul pendant une partie de la saison sèche, ce coefficient atteint une valeur de 0,5 à Yapo et proche de 1 dans le talweg du Banco en juillet (fig. 17). Le coefficient annuel de décomposition est respectivement de 3,3 et 4,2 sur le plateau et dans le talweg du Banco, et de 3,6 à Yapo (Bernhard, 1970).

Une étude directe de la décomposition a été faite en mesurant la perte de poids de lots de feuilles en forêt. Les résultats, fig. 18, mettent en évidence la différence entre les deux stations du Banco quant à la vitesse d'une part et ses variations d'autre part. On a montré que l'influence de la station était prépondérante, malgré la composition chimique différente de la litière du talweg et du plateau, et il semble que le pH et la teneur en cations plus élevés dans le talweg puissent être mis en cause.

Des observations ont été faites pour tenter d'établir le rôle respectif de la microflore et de la faune dans la destruction de la litière (Bernhard-Reversat, 1972). L'élimination partielle de la faune par épandages répétés de naphthaline dans les deux stations du Banco n'a réduit que faiblement cette destruction. Des extractions de microarthropodes par la méthode de Berlese n'ont pas montré de différences significatives entre ces stations lorsqu'elles sont rapportées au poids de litière sèche. La nature des agents

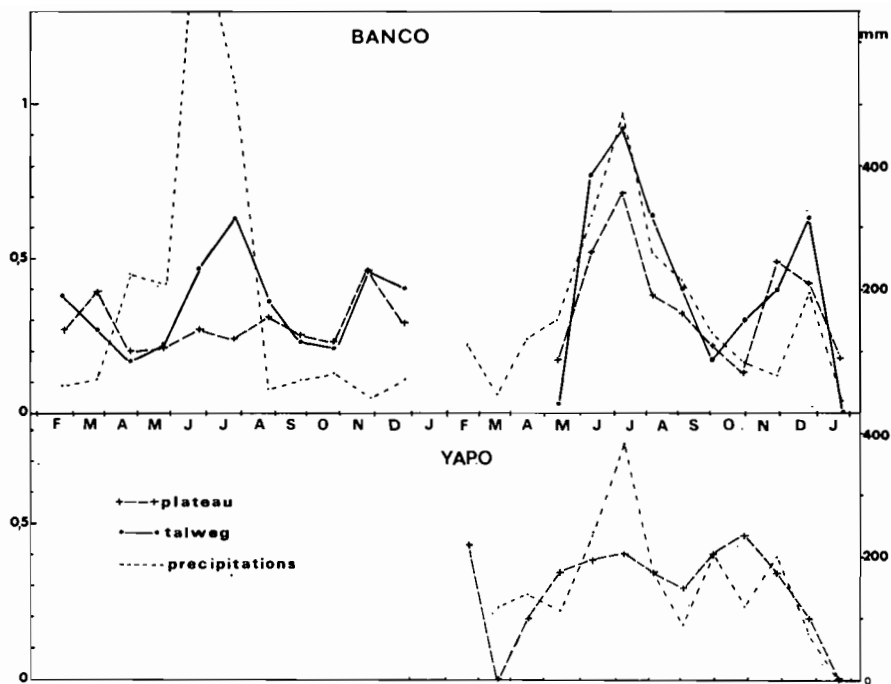


Figure 17. — Variations du coefficient mensuel de décomposition au cours de l'année (1967-1968).

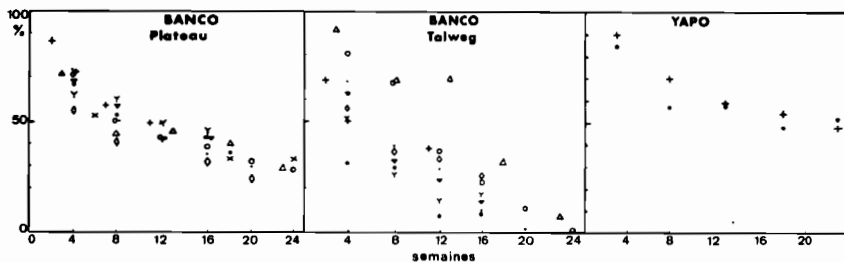


Figure 18. — Décomposition de la litière : évolution du poids de matière sèche de feuilles exprimée en pourcentage du poids initial. Les différents signes représentent des essais faits à différentes périodes de l'année.

de décomposition se modifie avec l'âge de la litière, celle-ci étant essentiellement due à la microflore pendant les premières semaines, les arthropodes n'intervenant que dans une seconde phase. Parmi ces derniers, les termites auraient, selon Maldague (1970), un rôle considérable.

D'après les courbes obtenues la décomposition de la litière est totale en neuf mois environ sur le plateau du Banco, cinq mois dans le talweg et onze mois à Yapo ; dans cette dernière station une seule série de mesures a été faite, et il est possible que la vitesse de décomposition soit en fait à peu près la même qu'au plateau du Banco, comme le montre le coefficient calculé.

Madge au Nigeria (1965, 1969) et Nye au Ghana (1961) trouvent des vitesses de décomposition du même ordre, si l'on considère que des facteurs stationnels peuvent provoquer des variations sensibles. Cependant Bartholomew et al. (1953) observent une décomposition plus lente (57 % en huit mois) dans des conditions de basse altitude et de pluviosité comparables à celles du Banco. En forêt ombrophile de montagne, la décomposition est en général plus lente (Wiegert, 1970), mais Acosta de la Cruz (1964) observe une décomposition rapide à près de 2 000 m d'altitude à Costa Rica.

D - LA MATIERE ORGANIQUE DU SOL ET SA DECOMPOSITION

1) *La teneur du sol en matière organique* a été mesurée par deux méthodes. La méthode de la perte au feu, qui introduit une erreur dans les horizons contenant de l'argile, n'a été retenue que pour le sol superficiel (0-10 cm) ; ses résultats sont surestimés. La méthode par dosage du carbone fait intervenir un coefficient d'estimation, ce qui introduit également une approximation. On a choisi cette dernière méthode pour calculer le stock de matière organique et pour représenter sa répartition dans les profils (fig. 19).

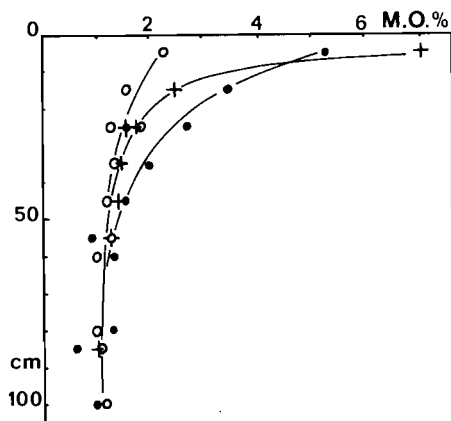


Figure 19. — Répartition de la matière organique du sol en fonction de la profondeur. Cercles noirs : Banco, plateau. Cercles blancs : Banco, talweg. Croix : Yapo.

Les résultats sont donnés au tableau XVIII. Les mesures par la perte au feu correspondent à la moyenne de vingt prélèvements au Banco, dix à Yapo. Les dosages de carbone dans le sol superficiel (0-10 cm) ont été faits toutes les quatre semaines pendant

TABLEAU XVIII

*Teneur et quantité de matière organique du sol
(teneurs avec intervalle de confiance à 5 %).*

Méthode	Expression	Profondeur cm	Banco I plateau	Banco II talweg	Yapo
Perte au feu	%	0 - 3	16 ± 4	4,2 ± 0,9	* 14 ± 2
		3 - 10	4,5 ± 0,6	3,4 ± 0,8	* 8,3 ± 0,5
	t/ha	0 - 10	69	48	54
Teneur en C	%	0 - 10	5,6 ± 0,4	2,3 ± 0,2	* 7,0 ± 0,4
		0 - 10	50	29	37
	t/ha	0 - 50	170	100	70

* Par rapport à la terre fine (sol gravillonnaire).

deux ans et ce sont les moyennes qui figurent au tableau XVIII. Dans les horizons inférieurs à 10 cm les dosages ont été faits à trois ou quatre reprises. Ils mettent en évidence un horizon humifère d'environ 3 cm au plateau du Banco ; à Yapo l'horizon supérieur a une forte teneur en matière organique mais il est moins nettement différencié de l'horizon sous-jacent. Cet horizon organique n'existe pas dans le talweg du Banco, où l'absence d'accumulation de matière organique dans le sol est à mettre en relation avec la rapidité de la décomposition de la litière.

Les auteurs expriment généralement la teneur du sol en matière organique par la teneur en carbone. Dans les sites étudiés ici ces teneurs sont de 3,25 % au Banco I, 1,32 % au Banco II, 4,07 % à Yapo dans l'horizon 0-10 cm. Bates (1960) trouve une teneur de 3,95 % dans une forêt du Nigeria ; Williams (1972) en Amazonie trouve 2,09 % entre 0 et 15 cm ; Daubenmire (1972), en forêt semi-décidue de Costa Rica, trouve 3,50 % pour 0-10 cm, et Singh (1968) en forêt sempervirente en Inde trouve 2,92 % et

3,35 % en forêt semi-décidue, à 5 cm de profondeur. On constate une certaine homogénéité des résultats, avec des exceptions comme notre station de talweg du Banco. D'autre part, il ressort des études faites par ces auteurs comme par nous que les deux à cinq premiers centimètres du sol ont une teneur en carbone beaucoup plus élevée que le sol sous-jacent. Enfin les différents types de forêt, décidue, semi-décidue et sempervirente, ne montrent pas de différences systématiques, la teneur en argile étant le facteur prépondérant (de Boissezon, 1973).

2) MINÉRALISATION DU CARBONE. — L'activité biologique globale a été mesurée à trois profondeurs de chaque profil par incubation du sol en présence de soude pendant sept jours à 30°, le sol étant à une humidité proche de l'humidité équivalente. Les résultats sont donnés au tableau XIX. Le calcul de la production de CO₂ en fonction du carbone a été fait avec les teneurs en carbone moyennes pour les horizons considérés, ce qui peut introduire une erreur.

TABLEAU XIX

Production de CO₂ par le sol incubé en étuve, en mg CO₂/7 jours.

Profondeur cm	Banco I		Banco II		Yapo *	
	mg/g sol	mg/g C	mg/g sol	mg/g C	mg/g sol	mg/g C
0 - 3	1,37	17	0,28	13	1,37	22
3 - 10	0,25	3	0,12	12	0,72	43
10 - 30	0,05	3	0,10	11	0,51	62
30 - 50	0,03	3	0,08		0,52	

* Par rapport à la terre fine.

Au Banco le dégagement de CO₂ est très faible au-dessous de 10 cm, alors qu'à Yapo il reste relativement élevé. Cette activité importante de la microflore à Yapo pourrait expliquer le faible stock de matière organique dans le sol (tableau XVIII).

D'après Bachelier (1968) l'humidité est un facteur limitant important. Les mesures que nous avons faites sur les sols du Banco montrent que l'humidité est défavorable au-dessous de 12 % (Banco I) et 7 % (Banco II), valeurs qui ne se rencontrent qu'exceptionnellement sur le terrain.

3) ACTIVITÉ DE LA FAUNE. — Le rôle de la faune dans le cycle de la matière organique est important, mais mal connu en forêt tropicale. Il n'était pas de notre compétence de l'étudier ici, et les tentatives qui ont été faites sont très limitées ; elles permettront cependant d'évaluer l'importance de certains éléments de la faune et de comparer les trois sites étudiés.

a) *Les vers de terre.* — La station de talweg du Banco est caractérisée par la présence d'une grande quantité de turricules de vers de terre, qui sont très rares dans la station de plateau ainsi qu'à Yapo. Ces turricules sont approximativement cylindriques, de 5 à 12 cm de haut pour 1 à 3 cm de large. Pour estimer leur importance au Banco II, on a prélevé sur dix surfaces de 1 m² la totalité des turricules reconnaissables et on les a pesés. Ceci a été fait en décembre, pendant une période relativement pluvieuse. Les résultats montrent une grande variabilité. La moyenne est de 2 600 g/m² avec un écart type de 450 g.

Les analyses faites sur ces turricules ont montré qu'ils contenaient un peu plus d'argile et de limon et un peu moins de sable grossier que la surface du sol (0-10 cm). La densité apparente des turricules est très élevée : 2,20 ± 0,1 alors que celle du sol est de 1,3 entre 0 et 10 cm, 1,5 vers 100 cm ; ceci explique que les turricules, même lorsqu'ils ne sont plus en activité, ne soient pas pénétrés par les racines malgré leur richesse en certains éléments.

Quelques caractères chimiques des turricules sont comparés à ceux du sol superficiel au tableau XX. Ces différences concer-

TABLEAU XX

Comparaison des teneurs en éléments minéraux des turricules et du sol superficiel.

	C ‰	N total ‰	P total ‰	Bases éch., m. év./100 g sol				pH
				Cap. éch.	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 0 - 10 cm	13,2 *	0,96 *	0,45	4,6	0,33	0,08	0,30	4,3 ± 0,2
			0,37	4,8	0,14	0,19	0,39	

* Moyenne annuelle.

nent essentiellement la matière organique et corrélativement la capacité d'échange.

Des résultats similaires ont été obtenus par Bates (1960) et Madge (1965) en forêt au Nigeria, par Nye (1955) en recru secondaire au Ghana et par Tran-Vinh-An (1973) sur une pelouse au Nigeria.

L'activité biologique globale, mesurée par le dégagement de CO_2 , n'est pas significativement différente dans la terre des turricules et dans le sol superficiel. La minéralisation de l'azote en étuve (tableau XXI) est plus élevée dans les turricules. On

TABLEAU XXI

Minéralisation de l'azote en étuve dans le sol superficiel et la terre des turricules. Moyennes de quatre prélèvements (février).

	Turricules		Sol 0-10 cm	
	N- NO_3	N- NH_4	N- NO_3	N- NH_4
Teneur initiale, en ppm	27	12	5	5
Gain en deux semaines	26	— 3	13	2

observe d'autre part que la teneur en azote minéral y est très élevée : en effet l'azote minéral produit n'est pas utilisé par les racines et la forte densité empêche un lessivage efficace par les pluies.

Le rôle des turricules a donc deux aspects : l'importance des remontées mécaniques, déjà montré en zone tropicale par Nye (1955), la minéralisation active et accumulation de l'azote minéral ; cette terre sera réincorporée au sol lors de la destruction du turricule, et ce phénomène peut expliquer en partie le taux de minéralisation plus élevé au Banco II que dans les autres stations. Par contre il semble, d'après Madge (1965), que les vers ne consomment pas la litière directement. Madge (1969) a reconnu qu'ils étaient sensibles au pH et intolérants, en milieu liquide, à un pH inférieur à 4 ; le pH faible du sol du plateau au Banco pourrait expliquer l'absence de ces vers de terre.

b) *Les microarthropodes du sol.* — En l'absence d'un systématique, seules ont été faites des numérations globales des arthropodes de l'horizon humifère du sol.

Quatre prélèvements ont été faits dans chaque site en découpant à la surface du sol des carrés de 10 centimètres de côté d'une épaisseur moyenne de 3 centimètres. La faune a été extraite par la méthode de Berlèse, en séchant le sol en quatre jours sous des lampes à infra-rouge soumises à une faible intensité. Après extraction, la matière organique a été dosée par la perte au feu (avec correction pour les argiles pour le sol de Yapo). Les résultats sont donnés au tableau XXII.

TABLEAU XXII

Numération des microarthropodes dans l'horizon humifère (juin).

	Banco I	Banco II	Yapo
Nombre par dm ² (4 répétitions)	530	130	335
	920	260	247
	270	170	342
	450	140	113
Nombre par dm ² , moy.	542	175	259
Nombre pour 100 g de sol, moy.	232	42	106 *
Nombre par g de mat. org., moy.	12,9	7,6	8,4

* Par rapport à la terre fine (< 2 mm).

Rapportés à la matière organique, les résultats sont plus reproductibles et peu différents dans les trois stations. La figure 20 montre la relation entre le nombre d'arthropodes et la teneur en matière organique : le coefficient de corrélation est élevé (0,93). Ces valeurs, mesurées en saison des pluies (période où les arthropodes sont le plus nombreux), sont plus faibles que celles obtenues dans d'autres forêts d'Afrique (tableau XXIII). Il est possible que la durée d'extraction relativement rapide (quatre jours) utilisée ici intervienne.

Le rôle exact des arthropodes du sol dans la destruction de la litière et de la matière organique en forêt tropicale est très mal connu, bien que des études montrent son importance (Maldague 1970, Bachelier 1973, Bernhard-Reversat 1972).

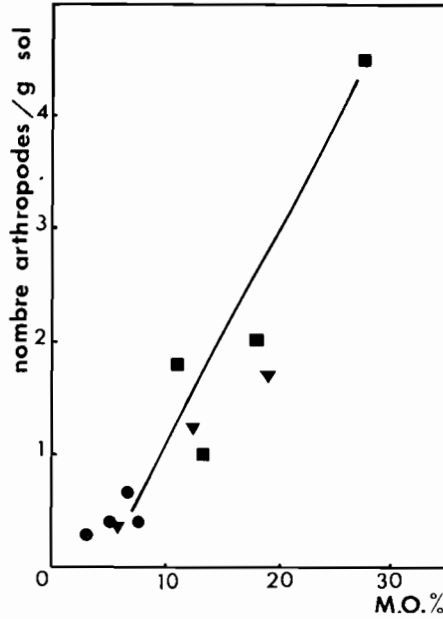


Figure 20. — Nombre d'arthropodes par gramme de sol en fonction de la teneur en matière organique entre 0 et 10 cm.

Carrés : Banco, plateau. Cercles : Banco, talweg. Triangles : Yapo.

c) *Les termites.* — L'importance des termites dans la pédogenèse des sols tropicaux a été mise en évidence par de nombreux auteurs et des revues bibliographiques ont été faites récemment (P. Boyer 1971 ; Bachelier 1973). Peu de données quantitatives

TABLEAU XXIII

Nombre de micro-arthropodes par m² en forêt ombrophile, dans l'horizon humifère.

Banco, plateau	54 000
Banco, talweg	17 500
Yapo	26 000
Zaïre (Maldague, 1970)	64 000 à 72 000
Nigeria (sol + litière) (Madge, 1969)	65 200
Porto Rico (Wiegert, 1970)	1 890 à 7 620
Amazonie (Beck, 1971)	14 700

concernent leur rôle sur la matière organique des sols forestiers.

Une étude quantitative a été faite par Maldague (1970) en forêt ombrophile au Zaïre. L'auteur a dénombré 105 termitières pour 1 200 m² (soit 870 par ha) représentant une masse de 16 t/ha. L'auteur estime que 2,6 t de matière organique par ha sont immobilisées dans les termitières, avec 0,7 t de C/ha et 61 kg N/ha. Il calcule d'autre part que pour leur métabolisme les termites consomment environ 6 t de matière organique par ha et par an, soit avec la construction des nids 8 t/ha/an ; ceci représenterait les trois quarts de la matière organique retournant au sol par la litière.

Au Banco et à Yapo, on a dénombré les termitières épigées (1) afin d'évaluer leur rôle en se basant sur les données de Maldague. Les comptages ont été faits sur vingt surfaces de 50 m² réparties au hasard dans chaque station, et la précision obtenue est faible (tableau XXIV). Deux espèces humivores, *Cubitermes fungifaber*

TABLEAU XXIV

Densité de termitières épigées pour 1 000 m².

	Banco I (plateau)	Banco II (talweg)	Yapo
<i>Cubitermes fungifaber</i> + <i>Thoracotermes</i> sp.	45	69	13
<i>Cephalotermes rectangularis</i>	4	1	4
<i>Noditermes</i> sp.	2	2	1
<i>Protermes</i> sp.	0	3	0
<i>Procubitermes</i> sp.	0	0	2
Indéterminées	6	—	3
Total par 1 000 m ² (et écart-type)	57 (8,4)	75 (8,6)	23 (4,6)
Intervalle de confiance à 5 %, en nb/ha	390-750	590-930	134-326

et *Thoracotermes* sp. (dont il est difficile de différencier les nids) dominant nettement. L'abondance des termites humivores en forêt ombrophile avait été signalée par Noirot (1958) et Maldague (1970).

(1) Nous remercions vivement ici M. Bordereau, qui nous a appris à reconnaître les termitières les plus répandues dans les forêts étudiées.

L'analyse de variance sur le total montre une différence entre forêts significative (seuil 1 %) : la densité est plus faible à la station de Yapo. Si une différence existe entre le plateau et le talweg du Banco, elle n'a pas été mise en évidence significativement. Par contre les termitières de *Cubitermes* ou *Thoracotermes* rencontrées au Banco I sont généralement plus petites et moins bien formées que celles du Banco II. S'il existe une différence quantitative entre les populations de termites des deux stations, elle peut expliquer en partie qu'il y ait moins d'humus dans le talweg, mais elle nous semble insuffisante pour être seule responsable.

La densité moyenne de 750 termitières par ha au Banco II est du même ordre que les 870 trouvées par Maldague (1970). Cependant, au Banco II, où l'apport annuel de matière organique par la litière est d'environ 9 t/ha, il nous semble qu'une consommation par les termites de 8 t de matière organique par ha et par an, selon l'estimation de cet auteur, est surestimée, étant donné l'existence d'autres saprophages; les 26 t par ha de turricules de vers représentent à eux seuls 1,2 t de matière organique par ha. On peut cependant conclure que les termites consomment une grande partie de l'humus formé annuellement au Banco, et que leur rôle est moindre dans la station étudiée à Yapo.

BIBLIOGRAPHIE

- BACHELIER, G. (1968). — Contribution à l'étude de la minéralisation du carbone des sols. *Mémoires O.R.S.T.O.M.*, 20, 145 p.
- BACHELIER, G. (1973). — Faune des sols et termites. In : *Les sols ferrallitiques*, T. IV. *Initiations et Documents Techniques*, n° 21, O.R.S.T.O.M. Paris, 107-142.
- BARTHOLOMEW, W.V., MEYER, J. et LAUDELOUT, H. (1953). — Mineral nutrient immobilization under forest and grass fallow in the Yangambi region, with some preliminary results on the decomposition of plant material on the forest floor. *Publ. I.N.E.A.C.*, Sér. Scient., 57, 27 p.
- BATES, J.A.R. (1960). — Studies on a Nigerian forest soil. I. The distribution of organic matter in the profile and in various soil fractions. *J. soil Sci.*, 11, 246-256.
- BECK, L. (1971). — Bodenzoologische Gliederung and Charakterisierung des amazonischen Regenwalder. *Amazoniana*, 3 : 69-132.
- BERNHARD, F. (1970). — Etude de la litière et de sa contribution au cycle des éléments minéraux en forêt ombrophile de Côte-d'Ivoire. *Æcol. Plant.*, 5 : 247-266.
- BERNHARD-REVERSAT, F. (1972). — Décomposition de la litière de feuilles en forêt ombrophile de basse Côte-d'Ivoire. *Æcol. Plant.*, 7 : 279-300.
- BOISSEZON, P. de (1973). — Les matières organiques des sols ferrallitiques. In : *Les sols ferrallitiques*, t. IV, *Initiations et Documents Techniques*, n° 21, O.R.S.T.O.M. Paris, 9-66.
- BOYER, P. (1971). — Les différents aspects de l'action des termites sur les sols tropicaux In : *La vie dans les sols*, P. Pesson, (Ed.) Gauthier-Villars, Paris, pp. 279-334.

- BRAY, J.R., GORHAM, E. (1964). — Litter production in forests of the world. *Adv. Ecol. Res.* 2 : 101-157.
- BRISCOE, C.B., WADSWORTH, F.H. (1970). — Stand structure and yield in the Tabonuco forest of Puerto-Rico. In Odum, H.T. (Ed.), *A tropical rain-forest*, USAEC, B 79-B 89.
- C.T.F.T. (1968). — *Etude sur l'approvisionnement en bois de l'usine de pâte cellulosique de Yaou*. 1^{re} partie : Etude des potentiels en bois disponible. Document multigraphié, 126 p., Nogent-sur-Marne.
- DAUBENMIRE, R. (1972). — Some ecological consequences of converting forest to savanna in northwestern Costa Rica. *Trop. Ecol.*, 13 : 31-51.
- DAWKINS, H.C. (1967). — Wood production in tropical rain forest. *J. Ecol.*, 55 :
- DILMY, A. (1971). — The primary productivity of equatorial tropical forests in Indonesia. In : *Productivity of forest ecosystems*. Paris, Unesco, pp. 333-341.
- F.A.O. (1954). — *Etude des forêts et des produits forestiers*. N° 11 : *Les Eucalyptus dans les reboisements*. Rome, 394 p.
- GREENLAND, D.J., KOWAL, J.L. (1960). — Nutrient content of the moist tropical forest of Ghana. *Pl. and Soil*, 12 : 154-174.
- HALL, R.C. (1944). — A vernier tree growth band. *J. For.*, 42 : 742-743.
- HOPKINS, B. (1966). — Vegetation of the Olokemeji forest reserve, Nigeria. IV. The litter and soil, with special reference to their seasonal changes. *J. Ecol.*, 54 : 687-703.
- HOPKINS, B. (1970). — The vegetation of the Olokemeji forest reserve, Nigeria. VI. The plants on the forest site, with special reference to their seasonal growth. *J. Ecol.*, 58 : 765-793.
- HUTTEL, Ch. (1974). — Root distribution and biomass in three Ivory Coast rain forest plots. *Colloque d'Ecologie Tropicale*, Caracas, 1973, Golley et Medina Eds : 123-130.
- JENIK (1971). — Root structure and biomass in equatorial forests. In : *Productivity of forest ecosystems*, Paris, Unesco, pp. 323-331.
- JENNY, H., GESSEL, S.P., BINGHAM, F.T. (1949). — Comparative study of the decomposition rate of organic matter in temperate and tropical regions. *Soil Sci.*, 68 : 419-432.
- JORDAN, C.F. (1971). — Productivity of a tropical forest and its relation to a world pattern of energy storage. *J. Ecol.*, 59 : 127-142.
- KIRA, T., OGAWA, H. (1971). — Assessment of primary production in tropical and equatorial forests. In : *Productivity of forest ecosystems*, Paris, Unesco, 309-321.
- KIRA, T., SHIDEI, T. (1967). — Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the Western Pacific. *Jap. J. Ecol.*, 17 : 70-87.
- KIRA, T., OGAWA, H., YODA, K., OGINO, K. (1967). — 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. *Nature and Life in S.-E. Asia*, 5 : 149-174.
- KONRAD, V. (1965). — Resultados de la investigación del crecimiento de bosques naturales venezolanos. *Revista Florestal Venezolana*, 8 (12-13) : 65-94.
- LAUDELOUT, H., MEYER, J. (1954). — Les cycles d'éléments minéraux et de matière organique en forêt équatoriale congolaise. 5^e Congr. Int. Sci. Sol., 2 : 267-272.
- LIMING, F.G. (1957). — Homemade dendrometers. *J. For.*, 55 : 575-577.
- LOJAN, L. (1967). — The tendencies of the radial growth of 23 tropical forestal species. *Turrialba*, 18 : 275-281.

- MADGE, D.S. (1965). — Leaf fall and litter disappearance in a tropical forest. *Pedobiologia*, 5 : 272-288.
- MADGE, D.S. (1969). — Field and laboratory studies on the activity of two species of tropical earthworms. *Pedobiologia*, 9 : 188-214.
- MALDAGUE, M.E. (1970). — Rôle des animaux édaphiques dans la fertilité des sols forestiers. *Publ. INEAC, Sér. Sci.*, n° 112, 245 p.
- MARIAUX, A. (1967). — Les cerne dans les bois tropicaux africains. Nature et périodicité. *Bois et Forêts des Tropiques*, 114 : 23-37.
- MORAES, V.H.F. (1970). — Periodicity in stem growth of trees of the amazonian forest. *Pesquis. Agropec. Brasil (Ser. Agr.)*, 5 : 315-320.
- MULLER, D., NIELSEN, J. (1965). — Production brute, pertes par respiration et production nette dans la forêt ombrophile tropicale. *Det Forstlige Forssvaesen i Danmark*, 29 : 69-160.
- MURPHY, P.G. (1970). — Tree growth at El Verde and the effects of ionizing radiations. In Odum, H.T. (Ed.), *A tropical rain forest*, USAEC, D 141-D 171.
- NYE, P.H. (1955). — Some soil forming processes in the humid tropics. IV. The action of soil fauna. *J. Soil Sci.*, 6 : 73-83.
- NYE, P.H. (1961). — Organic matter and nutrient cycles under moist tropical forest. *Plant Soil*, 13 : 333-346.
- NOIROT, Ch. (1958). — Remarques sur l'écologie des termites. *Ann. Soc. Roy. Belg.*, 89 : 151-169.
- OGAWA, H., YODA, K., OGINO, K., KIRA, T. (1965). — Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation in Thailand. II. Plant biomass. *Nature and life in southeast Asia*, 4, 51-81.
- OLSON, J.S. (1963). — Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology*, 44 : 322-331.
- POORE, E.D. (1968). — Studies on a Malaysian rain forest. I. The forest on triassic sediments in Junka Forest Reserve. *J. Ecol.*, 56 : 143-196.
- ROBIN, L.E., BAZILEVICH, N.I. (1967). — *Productivity and mineral cycling in terrestrial vegetation*. Oliver and Boyd, Edinburgh and London, 288 p.
- SINGH, K.P. (1968). — Nutrient status of forest soils in humid tropical regions of western Ghats. *Trop. Ecol.*, 9 : 119-130.
- SOERIANEGARA, I. (1967). — The primary productivity of selected forests in Indonesia. *Pacific Sci. Congr. Tokyo*.
- SULIT, C., ASIDDAO, F., REYES, M.R. (1962). — Growth of a tropical forest with special reference to the Philippine Dipterocarp forest. *Philipp. J. Forest.*, 18 : 69-99.
- TRAN-VINH-AN (1973). — L'action des vers de terre, genre *Hyperiodrilus africanus*, sur quelques propriétés pédologiques d'un sol sableux de la région de Kinshaza (Zaïre). *Cahiers O.R.S.T.O.M., Sér. Pédol.*, 11 : 249-256.
- WADSWORTH, F.H. (1947). — Growth in the lower montane rain forest of Puerto-Rico. *Caribb. Forest.*, 8 : 27-43.
- WALTERS, G.A. (1971). — A species that grew too fast : *Albizia falcataria*. *J. For.*, 69 : 168.
- WANNER, H. (1970). — Soil respiration, litter fall and productivity of tropical rain forest. *J. Ecol.*, 58 : 543-547.
- WECK, J. (1959). — Regenwälder, eine vergleichende Studie forstlichen Produktionspotential. *Die Erde*, 90 : 10-37.
- WIEGERT, R.G. (1970). — Effect of ionizing radiations on leaf fall, decomposition, and litter microarthropods of a montane rain forest. In : Odum, H.T. (Ed.), *A tropical rain forest*, Div. Techn. Inf. U.S. Atom. Energy comm., H 89-H 100.
- WILLIAMS, W.A., LOOMIS, R.S. et ALVIM, P. de T. (1972). — Environments of evergreen rain forest on the lower Rio Negro, Brazil. *Trop. Ecol.*, 13 : 65-68.