

# Structure quantitative, architecture et dynamique de la forêt

Francis Kahn

La forêt du Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire avait fait l'objet de quelques études générales, floristiques, écologiques (Guillaumet\*, 1967) et structurales (Huttel\*, 1975). La plupart des études dont les résultats sont brièvement rapportées ci-dessous ont été menées dans le bassin de Taï, à la Station écologique.

## STRUCTURE QUANTITATIVE : SURFACE TERRIERE, BIOMASSE, DENSITE

L'ensemble des travaux effectués ont pris comme base d'échantillonnage la toposéquence. Les relevés sont disposés selon les situations topographiques suivantes : sommet, haut de pente, mi-pente, bas de pente et bas-fond. Le Tableau 40 présente les principales données de la structure du peuplement arborescent forestier en fonction des différents sites topographiques (Huttel, 1977). Comme le souligne l'auteur, "la disparité des chiffres par site est très grande". Les différences ne sont significatives qu'entre les valeurs obtenues sur les hauts de pente et les bas de pente et celles du bas-fond. De ces valeurs, la biomasse déduite (poids sec) varie de 350 à 560 t ha<sup>-1</sup>.

La densité est d'environ 260 arbres ha<sup>-1</sup> et varie peu à l'intérieur d'un même site topographique. Les différences entre les sites sont peu sensibles et on note que les densités sont significativement plus fortes dans les deux positions topographiques extrêmes, sommets et bas-fonds, et dans les sites de fortes pentes. Le dénombrement des lianes a été effectué sur plusieurs séquences topographiques. Les lianes inférieures à 1 m représentent, en nombre d'individus, 36 % de l'ensemble de la végétation, elles passent par un minimum jusqu'à 15 m puis atteignent 30 % au-dessus (de Namur, 1980). La photo 18 présente un aspect du sous-bois à partir d'un layon.

## "DYNAMISME INTERNE"

Sous la rubrique "Dynamisme interne" sont incluses des opérations de recherche articulées dans une constante relation système-individu. Dans un premier temps, le cadre architectural est établi : sa variation dans l'espace en fonction du cycle silvigénétique (répartition et quantification des chablis) et de la topographie ; son évolution au cours du temps par l'analyse des processus de cicatrisation du chablis. Dans un second temps, des études plus écophysologiques définissent le tempérament des essences utiles, d'autres analysent le comportement des lianes qui peuvent interférer sur le développement des essences arborées.

## ARCHITECTURE DE LA VEGETATION : METHODE DE DESCRIPTION MORPHO-STRUCTURALE

La forêt est une mosaïque architecturale où chaque îlot correspond à un stade de cicatrisation du chablis (Oldeman\*, 1974a et b, 1978, 1979 ; Whitmore\*, 1975, 1978 ; Torquebiau, 1981, etc.). La méthode morpho-structurale s'applique à deux volumes de végétation (Richard *et al.*, 1977 ; Kahn, 1978a ; Kahn et Guillaumet, 1978 ; Beaudou *et al.*\*, 1978 ; Guillaumet et Kahn, 1979 ; Kahn, 1983) :

- le volume de végétation dont l'architecture est latéralement homogène : le phytoplexion. La dimension latérale de ce volume diminue de la voûte forestière au sous-bois. La photo 19 montre un aspect de la répartition des volumes végétaux. Selon les forêts primaires, l'architecture du niveau arborescent supérieur est homogène sur 600 à 1200 m<sup>2</sup>. Dans les forêts secondaires, au stade pré-climacique, le niveau arborescent est latéralement homogène sur l'ensemble de



(ORSTOM)

Photo 18. Aspect de l'intérieur de la forêt à partir d'un layon destiné à l'observation des singes

la parcelle ; la mort des premiers arbres hétérogénéisera l'architecture, plusieurs phytoplexions pourront être distingués et décrits. Le phytoplexion peut être défini comme l'architecture à un moment donné de la silvigénèse ;

- l'unité de stratification du phytoplexion : l'hoplexol<sup>1</sup> qui sera le volume observé.

La stratification "à l'échelle du phytoplexion" est démontrée par de nombreux travaux : Oldeman\* (1974a)\* en dévoile la signification silvigénétique, plus largement exposée par Hallé *et al.*\* (1978) ; Kira\* (1978) arrive aux mêmes conclusions, Kahn (1983) réconcilie les partisans de la strate et ses opposants dans la compréhension du cycle silvigénétique et de ses manifestations architecturales.

L'hoplexol peut être présenté comme un niveau horizontal et continu du phytoplexion, d'épaisseur variable de la litière à la voûte, qui sera identifié par la nature et l'importance spatiale des éléments végétaux le constituant (Fig. 50). Nous ne présenterons pas ici les éléments végétaux retenus pour la description et renvoyons à Kahn et Guillaumet, 1978 ; Guillaumet et Kahn, 1979. Chaque hoplexol fait l'objet de trois diagnostics :

- diagnose majeure : reconnaissance et quantification relative des éléments végétaux ;
- diagnose structurale : description de la distribution des éléments végétaux au sein de l'hoplexol (établie par le rapport des volumes végétaux au volume de l'air ambiant) ;
- diagnose complémentaire : relevé floristique au sein de chaque hoplexol, données quantitatives...

Cette méthode appliquée en forêt de Taï a permis de vérifier et d'affiner le modèle forestier défini par Oldeman\* (1974) en Guyane française (Vooren, 1979 ; Bourgeron et Guillaumet, 1982 ; Kahn, 1983).

## PARTIE SOUTERRAINE DES VEGETATIONS

Une nette relation existe entre les comportements racinaires et aériens des arbres et arbustes forestiers (Kahn, 1978c, 1980). Une deuxième vague de production d'axes racinaires plagiotropes

<sup>1</sup> On doit ce terme à J-F. Richard (Richard *et al.*\*, 1977). Il présente l'intérêt d'unifier les terminologies se rapportant aux "couches" décrites dans les diverses disciplines et de souligner ainsi l'organisation fondamentale du paysage. Qu'il s'agisse du pédologue (les horizons), du botaniste (les

strates, interstrates, sous-strates), voire le géologue, ils procèdent tous, en décrivant le milieu naturel, par observation de couches horizontales. Cette méthode morphostructurale a été conçue dans le cadre d'une réflexion pluridisciplinaire (Beaudou *et al.*, 1978).

*Structure quantitative, architecture et dynamique de la forêt*

TABLEAU 40. *Structure du peuplement arborescent (arbres de circonférence supérieure à 10 cm)*

	Sommets	Hauts de pente	Milieu de pente	Bas de pente	Bas-fonds	Forte pente
<u>Arbres de plus de 40 cm de circonférence</u>						
Surface inventoriée (ha)	2,02	2,05	2,06	2,02	2,16	0,81
Densité (arbres ha <sup>-1</sup> )						
moyenne	269	250	252	252	293	253
extrêmes	235-318	224-284	224-301	208-299	222-404	199-320
Aire basale (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )						
moyenne	26,0	29,3	30,7	27,8	27,4	27,6
extrêmes	19,6-36,2	22,8-36,6	18,1-52,8	19,1-41,0	13,6-34,8	22,6-30,7
<u>Arbres de plus de 120 cm de circonférence (%)</u>						
moyenne	16,5	22	21,5	24	20,5	19
extrêmes	12-25	15-34	14-27	16-33	11-31	9-27
Cubage de bois fort (m <sup>3</sup> ha <sup>-1</sup> )						
moyenne	539	662	538	394	414	513
extrêmes	265-764	328-1301	270-746	206-617	95-782	378-680
Nombre d'espèces par relevé (0,25 ha)						
moyenne	22	26	26	28	19	25
extrêmes	18-24	23-30	21-30	24-31	13-25	21-28
<u>Arbres de 11 à 40 cm de circonférence</u>						
Surface inventoriée (are)*	42-54	44-53	45-54	45-53	45-54	21-27
Densité moyenne par are	17,5	19,6	18,6	18,7	17,9	20,1
Aire basale (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	5,0	5,9	5,2	5,4	5,6	5,1
Nombre moyen d'espèces par relevé (600 m <sup>2</sup> )	33	38	31	31	31	33

\* Le premier chiffre correspond aux surfaces dans lesquelles on a compté les individus de 11 à 40 cm de circonférence ; le deuxième chiffre comprend ces premières surfaces plus quelques carrés dans lesquels on n'a inventorié que les individus de 21 à 40 cm de circonférence.

semble liée à la "réitération adaptative" de l'appareil aérien. L'absence de cette deuxième vague racinaire et des processus réitératifs aériens, constatée chez certaines espèces arborescentes et arbustives, conduit à plusieurs considérations sur l'évolution des plantes ligneuses au sein du massif forestier.

VARIATIONS LIEES A LA TOPOSEQUENCE

Vooren (1979) souligne que les sites de sommet supportent généralement une forêt moins développée dans l'espace. L'analyse des toposéquences des zones de Taï et Grabo (Kahn, 1983) montre que les parcelles de sommet ne présentent, au-



Photo 19. La répartition des volumes végétaux, feuillage et troncs, vus du sommet de la tour de 24 m

dessous de 15 m, qu'un à deux ensembles du présent tandis que les parcelles sur pente en ont généralement trois. Cette architecture plus perturbée vers le sommet doit être reliée à la nature plus gravillonnaire du sol, à des enracinements plus superficiels et à une plus grande exposition au vent.

#### AUTOREGENERATION PAR CHABLIS

La dynamique d'autorégénération de l'écosystème forestier par chute naturelle des arbres et cicatrisation de la trouée créée est le système de régénération de la forêt et, en ce sens, constitue une voie de recherches prioritaires : d'une part connaître les modalités de cicatrisation des trouées naturelles, d'autre part comprendre le comportement des différentes essences qui s'y développent,

évaluer leur démographie, enfin, étudier la répartition des chablis en forêt et tenter d'établir une typologie des différents chablis.

Vooren (1979) décompose les processus de cicatrisation de la trouée naturelle due à la chute naturelle des arbres selon quatre stades.

#### Le stade chablis

Il existe une grande variété de chablis dépendant du nombre et des dimensions des arbres complètement ou partiellement tombés. En forêt de Taï, la surface des chablis rencontrés n'excède pas 0,2 ha.

La population de jeunes individus dans ces chablis est principalement formée par des espèces ayant germé sous forêt antérieurement et redémarrant avec l'amélioration des conditions de croissance - changement qualitatif et quantitatif de la lumière, augmentation de la température, diminution temporaire de la compétition racinaire... - ainsi que de semis qui se sont installés après la formation du chablis. En plus d'une croissance rapide au centre du chablis, les individus en bordure, sortant de la pénombre, profitent également de l'amélioration de ces conditions. Les petits chablis causés par la chute d'une grande branche se referment uniquement par la croissance de ces bordures.

(ORSTOM)

#### Le stade transitoire 1

La population de jeunes individus du stade précédent forme une couche dense d'arbres en cours de croissance qui s'élèvent vigoureusement. Une compétition sévère existe entre les individus. Nombreux sont ceux qui sont surcimés et la gamme des différentes hauteurs augmente, ce qui correspond à un accroissement en épaisseur de la masse feuillée. En-dessous, les arbustes ont déjà atteint leur hauteur définitive et s'étendent

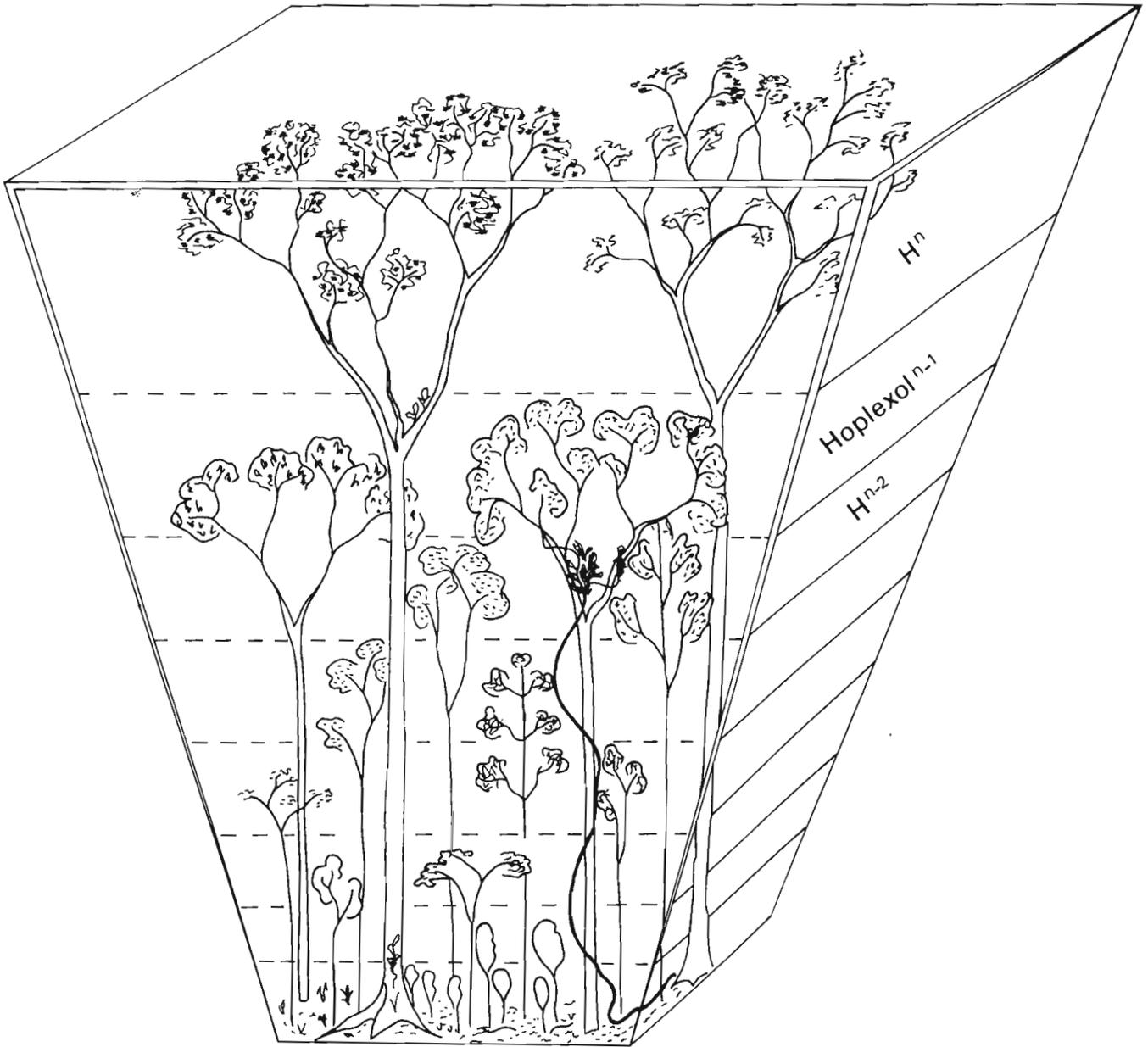


FIGURE 50. Représentation schématique d'un phytoplexion (Kahn, 1983)

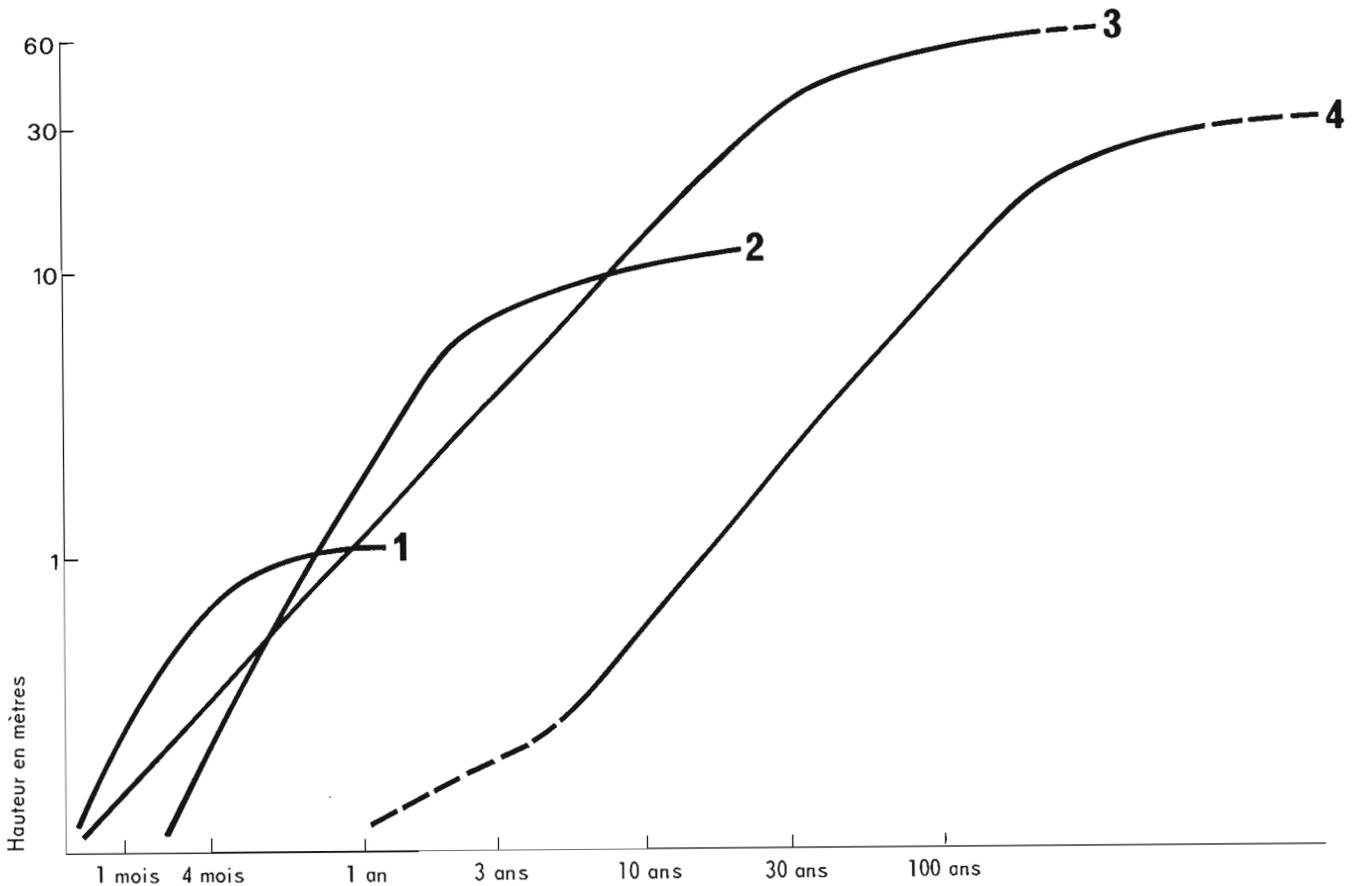


FIGURE 51. Les quatre groupes d'espèces "potentiellement dominantes" dans la régénération d'une trouée naturelle en forêt (se référer au texte pour explications) (Alexandre, 1976)

latéralement. Au sol s'installe un tapis de plantules et jeunes plants.

### Le stade transitoire 2

Les espèces arborescentes poursuivent leur croissance et prennent leur place définitive dans la voûte. Elles dominent des arbres de plus faible taille qui tendent déjà vers leur expansion maximale. De haut en bas, on trouve alors des individus de plus en plus développées parmi lesquels se fauillent des arbres d'avenir.

### Le stade en équilibre

Il se caractérise par la présence, aux différents niveaux, d'individus présentant leur expansion maximale.

L'auteur donne la surface relative occupée par chaque stade de régénération :

- stade chablis	12,5 ± 5,2 %
- stade transitoire 1	22,6 ± 6,5 %
- stade transitoire 2	35,2 ± 7,3 %
- stade en équilibre	29,7 ± 7,0 %

Il apparaît que seules les variations topographiques majeures sont susceptibles d'induire des changements notables dans la fréquence des chablis. La composition floristique de ceux-ci est indépendante de leur taille ; mais les espèces pionnières seront d'autant plus nombreuses que la trouée est plus grande (Bonnis, 1980).

L'essentiel de la flore des chablis est constitué des éléments préexistants (Nierstrasz, 1975). Alexandre (1977b) propose un modèle simplifié de régénération des espèces "potentiellement dominantes", applicable dès l'ouverture du milieu. Il distingue quatre groupes principaux (Fig. 51)

dont il précise un certain nombre de caractéristiques : herbacées héliophiles (1), arbustes héliophiles (2), arbres héliophiles (3) et arbres sciaphiles (4).

Selon l'état de perturbation du sol, la longueur de la phase sciaphile précédente et la composition de la végétation précédente, l'un ou l'autre pourra dominer :

- la trouée de chablis n'affecte ni le sol, ni les plantules : les plantules du quatrième groupe, arbres sciaphiles, démarrent et gagnent la voûte ;
- le sol est décapé superficiellement, les racines disparaissent, la végétation précédemment en place était ancienne : le groupe 2, arbustes héliophiles, s'installe et domine temporairement, le groupe des arbres héliophiles s'installe en même temps puis dominera tardivement ;
- le sol est entièrement décapé : le groupe des grands arbres héliophiles s'installe et domine.

Les espèces végétales apparaissant dans ces trouées naturelles, comme dans les champs abandonnés, proviennent de trois sources : le potentiel végétatif, ensemble des individus déjà présents avant la perturbation, le potentiel séminal édaphique, constitué à partir des graines viables présentes dans le sol avant ladite perturbation, leur germination est conditionnée par le changement du spectre lumineux et l'état pédologique, enfin le potentiel advectif ou ensemble des diaspores venues de l'extérieur dépendant, pour une part, de l'environnement floristique (Alexandre, 1979).

#### LA REGENERATION DES ESPECES

Vooren (1979) montre que le nombre moyen des semis dans les premiers stades de cicatrisation des chablis, immédiatement après la formation de la trouée, ne diffère pas du nombre moyen qui se trouve en forêt intacte et équilibrée. Par ailleurs, il ne semble pas y avoir de corrélation entre la composition floristique de la voûte forestière et les ensembles de germinations sous-jacents. Ceci est à mettre en relation avec les différentes modes de dissémination des fruits et graines. Alexandre (1978a) souligne l'importance des éléphants dans la dissémination des graines, surtout de grosse taille, des espèces de la voûte dans le massif forestier de Taï.

Ces espèces zoochores fructifient préférentiellement en décembre-janvier, c'est-à-dire en saison sèche. Les maximums de fructification des espèces anémochores et autochores se trouvent décalés en fin ou en début de saison sèche. Il s'ensuit que la fructification globale des arbres forestiers dans la région de Taï, si

elle est caractéristique d'une forêt dense humide à saison sèche marquée, présente "une rythmicité nette mais complexe" (Alexandre, 1980a).

La majorité des graines ne présentent pas de dormance et trouvent dans le sous-bois, constamment humide de la forêt dense, des conditions favorables à la germination. On y trouve aussi bien des plantules d'espèces peu adaptées au manque de lumière, et qui disparaîtront aussitôt leurs réserves épuisées, que des petits plants d'espèces mieux adaptées. Ceux-ci, profitant sans doute des taches de soleil, parviendront à un bilan photosynthétique positif qui leur permettront de survivre et parfois même de croître sensiblement. La moindre agression leur est cependant fatale et la mortalité est donc élevée.

La composition floristique de la régénération dépend du hasard des fructifications, de la dispersion et de la mortalité, elle est en perpétuel changement (Fig. 52). Mais, une fois encore, si le microclimat est modifié à l'occasion d'un chablis la croissance peut être très rapide, jusqu'à plus de 2 m en un an. "Ces performances étonnantes" soulèvent d'importants problèmes physiologiques dont la connaissance est indispensable à une silviculture rationnelle (Alexandre, 1982a et d).

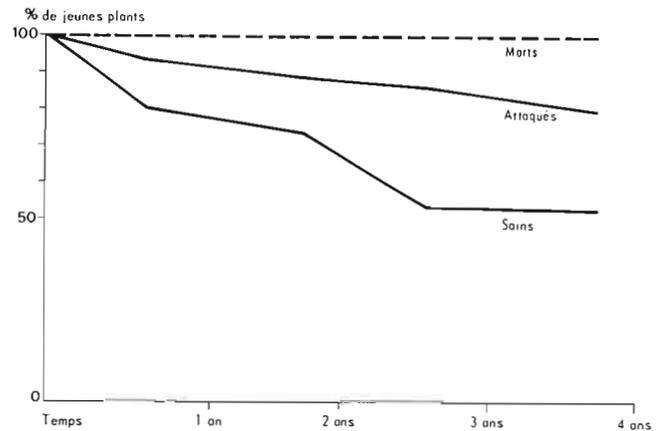


FIGURE 52. Le devenir des germinations en forêt (Alexandre, 1982a)

#### LE TEMPERAMENT DES ESPECES ET LEUR ECOLOGIE

Briceno (1979) a tout particulièrement considéré le tempérament du niangon (*Tarrietia utilis*). L'auteur analyse la répartition de l'espèce en fonction de la topographie, et pour chaque indivi-

du décrit la végétation sus-jacente. La fréquence et la distribution en classes de diamètres sont régulières dans les différentes situations topographiques. Mais l'abondance et la densité augmentent du sommet au bas-fond où la distribution verticale, en classe de hauteur, est plus régulière (Fig. 53, Photo 20). L'analyse architecturale de la végétation montre cependant que la lumière, plus que la position topographique, est le facteur déterminant, cette espèce se situant de préférence et se développant dans des zones bien éclairées.

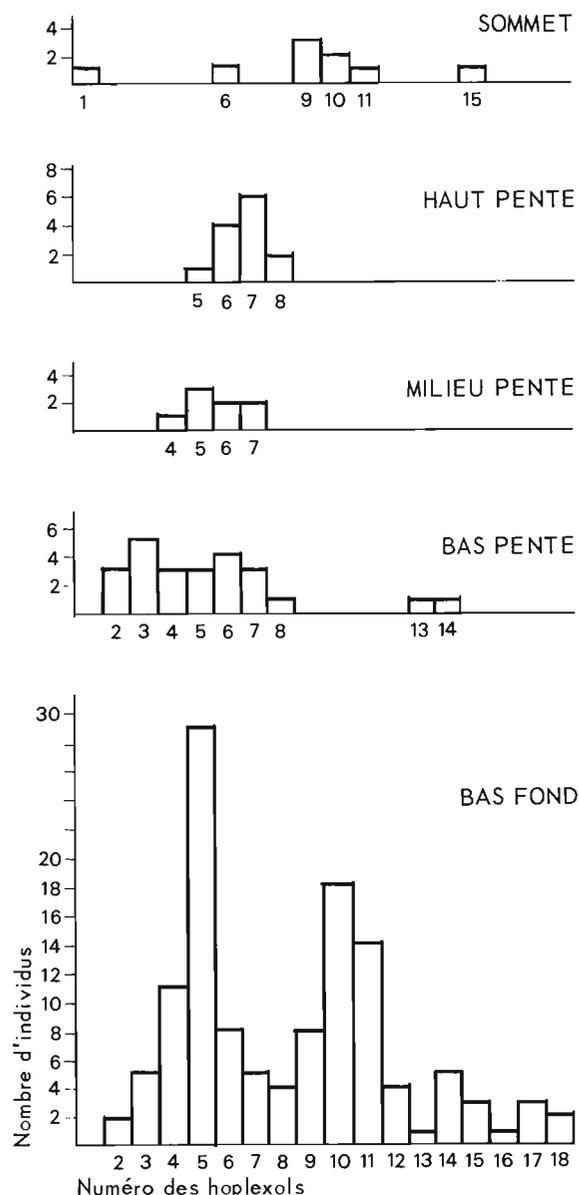


FIGURE 53. Répartition du niangon (*Tarrieta utilis* (Sprague) Sprague) en fonction de la topographie et situation dans les hoplexols (Briceno, 1979)

En fonction de la lumière, Vooren (1979) distingue quatre tempéraments :

	germination	croissance	développement
I	+	+	+
II	-	+	+
III	-	-	+
IV	-	-	-

- I. Les essences totalement héliophiles.
- II. Les essences qui germent à l'ombre mais croissent et se développent à la lumière.
- III. Les essences qui ne sont héliophiles que dans la phase ultime de leur développement.
- IV. Les essences totalement sciaphiles.

Une fois achevée la phase de germination où le jeune plant a une existence relativement autonome, généralement sciaphile, c'est l'énergie lumineuse qui devient le facteur primordial. Alexandre (1982) au terme d'une étude sur l'éclairage relatif diffus du sous-bois, l'importance des taches de lumière, leur évolution au cours de la journée et l'interaction entre la structure du couvert et la pénétration de la lumière, conclut que l'éclairage diffus relatif dans le visible, voisin de 0,5 %, suggère que "...les espèces qui survivent longtemps dans ces conditions sont sans doute à l'extrême limite des possibilités d'adaptation physiologique". La croissance ne peut être reprise que par rupture de la structure forestière supérieure.

Parallèlement à l'étude du tempérament des essences arborescentes, l'écologie des formes lianescentes a été abordée par de Namur (1979). Le rôle des lianes est important dans la cicatrization des trouées forestières naturelles et elles interfèrent sur le développement des arbres. La très grande majorité des grandes lianes ligneuses présentent un stade jeune sciaphile.

## EXPLOITATION ET AMENAGEMENT

On a vu au fil des lignes précédentes se dégager quelques voies qui devraient intéresser la recherche et l'application en silviculture : utilisation des chablis, création de trouées artificielles, aménagement facilitant la réception d'énergie lumineuse dans le sous-bois pour favoriser la croissance des espèces latentes.

Selon Alexandre et Gnésio Tché (1981) l'exploitation forestière modifie essentiellement l'éclairage et la surface du sol. Telle qu'elle est pratiquée actuellement, elle ne perturberait pas assez le milieu pour qu'il puisse s'en suivre une véritable régénération des arbres d'intérêt commercial. Un enrichissement par implantations de jeunes sujets dans les recrûs de 3 ans,



(ORSTOM)

le long des pistes forestières et chemins de tirage, dans l'espace structurellement vacant sous le niveau foliaire supérieur, est possible. Il serait "...plus intéressant si le volume de bois exploité atteignait le chiffre potentiel et souhaitable de  $50 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$  (dix fois le volume moyen actuel)".

Photo 20. Végétation caractéristique des bas fonds. On notera l'abondance des *Marantaceae* et la présence d'un jeune palmier de genre *Raphia*

## BIBLIOGRAPHIE

- BEAUDOU, A.G. ; BLIC, Ph. de ; CHATELIN, J. ; COLLINET, J. ; FILLERON, J.-C. ; GUILLAUMET, J.-L. ; KAHN, F. ; KOLI BI, Z. ; RICHARD, J.-F., 1978. Recherche d'un langage transdisciplinaire pour l'étude du milieu naturel. Travaux et Documents 91, ORSTOM, Paris.
- GUILLAUMET, J.-L., 1967. Recherches sur la végétation et la flore du Bas-Cavally (Côte d'Ivoire). Mémoire ORSTOM, 20 ORSTOM, Paris.
- HALLE, F. ; OLDEMAN, R.A.A. ; TOMLINSON, P.B., 1978. Tropical trees and forest. An architectural analysis. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- HUTTEL, Ch., 1975. 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*, 29, p. 178-191.
- KIRA, T., 1978. Community architecture and organic matter dynamics in tropical lowland rain forest of Southeast Asia, with special reference to Pasoh forest, West Malaysia. In : Tomlinson and Zimmerman (Eds) *Tropical trees and living systems*, p. 561-590. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- OLDEMAN, R.A.A., 1974a. L'architecture de la forêt guyanaise. Mémoire ORSTOM, 73. ORSTOM, Paris.
- OLDEMAN, R.A.A., 1974b. Ecotopes des arbres et gradients écologiques verticaux en forêt guyanaise. *La Terre et la Vie*, 28, p. 487-520.
- OLDEMAN, R.A.A., 1978. Architecture and energy exchange of dicotyledonous trees in the forest. In : Tomlinson and Zimmerman (Eds) *Tropical trees as living systems*, p.535-560, Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- OLDEMAN, R.A.A., 1979. Quelques aspects quantifiables de l'arborigénèse et de la silvigenèse. *Oecol. Plant.*, 14(3), p. 289-312.
- TORQUEBIAU, E., 1981. *Analyse architecturale de la forêt de Los Tuxtlas (Veracruz) Mexique*. Thèse, USTL, Montpellier.
- WHITMORE, T.C., 1975. Tropical rain forests of the Far East. Clarendon Press, Oxford.
- WHITMORE, T.C., 1978. Gaps in the canopy. In : Tomlinson and Zimmerman (Eds), *Tropical trees as living systems*, p. 639-655. Cambridge Univ. Press, Cambridge.

\* Pour les références citées sans astérisque dans le texte, on se référera à la liste des publications du Projet en fin d'ouvrage (Annexe 2).