

LA FORET SEMPERVIRENTE : CADRE DE L'ENTOMOLOGIE FORESTIERE

Yves Gillon ¹

INTRODUCTION

Du point de vue de la richesse spécifique, une forêt dense humide n'est pas essentiellement peuplée de végétaux, mais d'insectes ! Toutefois, l'énorme diversité des insectes qui vivent dans ces forêts est liée à celle de la végétation. Le nombre d'espèces à prendre en compte est d'autant plus important qu'il ne faut pas considérer l'entomologie forestière comme la science des insectes xylophages, mais comme celle de tous ceux dont l'existence dépend du milieu forestier. Nous examinerons donc quelles sont les caractéristiques de ce milieu qui peuvent conditionner la présence des insectes "forestiers".

La richesse spécifique constitue à la fois un obstacle majeur aux recherches sur ces insectes et une raison impérative de les étudier. Cet obstacle, le nombre immense, et même, jusqu'à présent, incalculable, des espèces d'insectes, est malheureusement lié à d'autres difficultés considérables d'étude :

- Méconnaissance taxonomique. La majeure partie des espèces ne sont pas décrites, et celles qui le sont n'ont fait l'objet que de très rares synthèses, même partielles et régionales : quelques groupes spectaculaires ou d'intérêt médical.
- Rareté des individus dans chacune des espèces, à tel point que globalement, la forêt paraît peu "peuplée".
- Difficulté d'échantillonnage, et même d'accessibilité pour la collecte, en raison de la hauteur et de la structure de la végétation.

Il faut aussi savoir que lorsque l'on dit "connaître" une espèce, cela signifie seulement, le plus souvent, que quelques individus, adultes, parfois un seul en mauvais état, ont été affublés d'un binôme latin. Baptême accompagné d'une description sommaire de leur morphologie. Or l'ancienneté du milieu forestier et le nombre même des espèces en présence, font penser que l'évolution a pu se traduire par la différenciation de phénomènes biologiques très variés, inconnus ailleurs, qui restent à découvrir.

La vitesse à laquelle disparaissent les forêts donne une urgence à ces études. La forêt sempervirente de plaine étant un milieu condamné à relativement brève échéance, l'est donc aussi la grande majorité des espèces animales qui en vivent. Il ne faudrait pas en déduire que l'étude de son entomofaune est sans incidence pratique.

En effet, l'origine de la faune des milieux anthropisés pose problème. De plus sa dynamique ne peut s'expliquer en dehors des adaptations aux conditions originelles. Dans des forêts constituées d'une mosaïque de milieux différents, avec des chablis dispersés, et où les pieds d'une même espèce d'arbre sont séparés par d'autres végétaux, l'appauvrissement spécifique lié à l'extension des peuplements pionniers - sans compter les cas de sylviculture ou arboriculture monospécifiques - peuvent provoquer la prolifération d'insectes dont le potentiel biotique était adapté à des conditions intermittentes et discontinues.

¹ Chef du Département Milieux et Sociétés, ORSTOM, 213 rue la Fayette, 75480 Paris Cedex 10, France.



DISTRIBUTION

Etendue

La forêt sempervirente couvre près de la moitié de l'ensemble des forêts intertropicales (1.160 millions d'hectares sur 2.970 millions). Elle est centrée approximativement sur la bande équatoriale, mais peut atteindre, ou même dépasser, le tropique : en Chine au nord, à Madagascar et sur la côte australienne orientale au sud.

Les trois principaux massifs de forêt sempervirente ont en effet une distribution équatoriale. Ce sont :

- le bassin amazonien ($4,0 \times 10^6$ km²), qui couvre un tiers du continent sud américain et draine près de 20 pour cent des eaux douces du globe ;
- le bassin congolais ($1,8 \times 10^6$ km²) en Afrique ;
- les îles et presque-îles indonésiennes ($1,5 \times 10^6$ km²) en Asie : Java + Kalimantan + Sumatra + Nouvelle Guinée...

Ces valeurs ne doivent pas être considérées comme absolues car les limites entre forêts sempervirentes et semi-caducifoliées sont progressives. Aussi les chiffres sont-ils assez variables suivant les auteurs.

Trois pays seulement sont couverts par la moitié des forêts sempervirentes du globe : le Brésil, le Zaïre et l'Indonésie. Cependant, le nombre des pays où l'on trouve ce type de forêts est bien plus élevé : 37 en Afrique, 23 en Amérique et 16 en Asie.

En plus de leurs limites latitudinales, ces forêts sont d'autant plus limitées par l'altitude que le climat est plus sec ; sécheresse qui varie considérablement suivant l'exposition. Elles peuvent, à l'Equateur, dépasser 2.000 m d'altitude.

La biomasse que constitue cet écosystème atteint 205×10 tonnes si l'on se base sur une extrapolation à partir des volumes.

Variations temporelles

Un écosystème de type forestier humide a pu se maintenir sans discontinuité, par endroit, depuis 50 millions d'années. Cependant Coole a trouvé des strates de pollens de plantes de savane en forêt amazonienne et des sables d'origine éolienne dans le bassin inférieur du Zaïre. A l'échelle de temps humaine on voit, sans action directe de l'homme, fluctuer le tracé des lisières. L'étendue des forêts a donc varié considérablement au cours des temps. La vitesse de disparition actuelle de la forêt, du fait de l'homme, est évaluée au minimum à 11,4 millions d'hectares par an : 20 ha/minute ! Cette moyenne recouvre des réalités très différentes suivant les pays. Les déforestations les plus rapides s'observent actuellement en Indonésie (500.000 ha/an), en Thaïlande (333.000 ha/an) et au Brésil.

Pour Eisner, la surface totale de ce type de forêt a déjà été réduite de moitié depuis un siècle, et pour Holden, il n'en restera rien, en plaine, avant 50 ans.

Les causes de ces destructions sont variées, mais l'exploitation du bois n'en représente qu'une faible fraction. Les forestiers qui exploitent les essences commercialisables ne sont pas directement responsables de la déforestation, mais, en ouvrant des pistes, ils ouvrent la forêt à l'agriculture itinérante sur brûlis.

De grandes étendues sont aussi déforestées au profit de plantations monospécifiques (*Hevea* et *Elaeis* en particulier). Les "squelettes" des arbres abattus, disposés en lignes (andins) par les engins mécaniques (dont le rôle néfaste sur les sols a été démontré), se désagrègent sur place sans profit pour personne. On a pu parler des forêts surexploitées et sous utilisées.

Aux destructions massives il faut ajouter les dégradations progressives, qui se traduisent par un assèchement du milieu (moindre évaporation et plus fort ruissellement) qui augmente les risques d'incendie. C'est ainsi que 3,5 millions d'hectares furent détruits à Kalimantan Est, dans un immense incendie qui dura de février à juin 1983.

Il existe, en théorie, une volonté internationale de protection de ces milieux. Cependant, les zones bénéficiant, ne serait-ce que sur le papier, d'un statut les protégeant couvrent au total moins de 2 pour cent des surfaces et sont choisies pour des raisons indépendantes de leur richesse biologique, puisque celle-ci est largement méconnue, mais pour des raisons de commodité ou d'opportunité.

LE CLIMAT DES FORETS SEMPERVIRENTES

La sécheresse et le froid sont les deux principaux facteurs climatiques limitant l'extension des forêts sempervirentes, mais la forêt modifie le climat à tel point qu'elle peut persister dans des conditions où sa réinstallation n'est plus possible après destruction.

En zone forestière, les mesures du macroclimat sont obligatoirement biaisées par les répercussions du microclimat. Les "conditions standard" des stations météorologiques (à 2 m du sol et à une distance au moins égale à la hauteur de la végétation) nécessitent la destruction de la forêt dans la station d'étude. Ces mesures "en clairière" n'ont pas de valeur pour la canopée, où l'albedo est moindre, donc l'absorption énergétique plus élevée.

Le macroclimat

Les principaux caractères du macroclimat sont d'ordre radiatif, thermique et hydrique. L'enneigement est généralement important, ce qui limite l'énergie incidente, donc la température et l'évapotranspiration, malgré la surface d'échange liée à la surface foliaire.

La proportion d'énergie solaire atteignant la végétation (la canopée lorsque la forêt est en place) représente souvent moins de la moitié du rayonnement incident au niveau de la troposphère : 58 pour cent à Samaru (Nigéria) ; 48 pour cent à Kinshasa (Zaïre) ; 44 pour cent à Abidjan (Côte d'Ivoire) ; 41 pour cent à Taï (Côte d'Ivoire).

Pour cette dernière station, la valeur moyenne recouvre de grandes différences. Les valeurs minimales de transmission s'abaissent à 15 pour cent (maximum d'enneigement après le solstice d'été et maximum de poussière atmosphérique lorsque la convergence intertropicale est en position australe), et les valeurs maximales s'élèvent à 62 pour cent, lorsque l'atmosphère est "lessivé" après les fortes pluies. Il en résulte que les périodes de rayonnement maximal coïncident, contradictoirement à première vue, avec les périodes de forte pluviosité : ce qui est favorable à la croissance végétale.

Les écarts thermiques saisonniers sont les plus faibles que l'on puisse observer en milieux terrestres. Les valeurs moyennes sont le plus souvent situées entre 25°C et 30°C. Les écarts nycthéméraux sont les plus faibles de la ceinture intertropicale.

Les pluies sont abondantes, mais leur distribution est plus importante que leur total annuel. Ainsi la forêt gabonaise ne reçoit que 1.750 m d'eau par an. En Asie, des zones à climat de mousson peuvent recevoir beaucoup plus d'eau, mais présenter une période sèche trop longue pour le maintien d'une forêt sempervirente.

Le minimum d'apport hydrique nécessaire dépend de l'évapotranspiration, qui atteint 1.200 à 1.500 mm par an dans ces zones climatiques.

C'est l'eau apportée aux racines plus qu'au feuillage qui importe, d'où une irrégularité de distribution des formations forestières en fonction du modelé du terrain : forêts en bas de pente ou au pied des inselbergs par exemple.

Le bilan hydrique s'exprime, en mm, par :

$$P = E + R + \Delta S$$

P = Précipitations

E = Evapotranspiration

Elle est élevée en raison de la persistance du feuillage, de la surface foliaire étagée, du manque de mécanismes s'opposant à la dessiccation. Elle reste pourtant inférieure à celle de l'eau libre.

On observe toujours des périodes où $E > P$.

L'existence de la forêt dépend de la durée et de l'intensité de la période déficitaire.

R = Ruissellement, qui dépend de la structure de la végétation et de la litière, mais aussi de la pente et de la nature du sol.

ΔS = Variation du stock édaphique. Le maximum (capacité au champ) est limité par l'espace disponible dans les pores du sol.

L'analyse décadaire permet, mieux que l'analyse mensuelle, la mise en évidence de périodes déficitaires.

Un autre facteur climatique localement important est le passage des cyclones. Leur trace dans la structure de la forêt s'observe pendant longtemps.

Microclimats

Pour l'homme, la forêt sempervirente est un milieu perpétuellement sombre, sans variations thermiques marquées. Cependant, le microclimat de la canopée est totalement différent de celui qui s'observe au pied des arbres. Un arbre participe donc à plusieurs microclimats (sans compter le milieu édaphique racinaire) et la couronne d'un individu traversera ces différentes conditions au cours de sa croissance.

Suivant la strate occupée par la faune, les microclimats possibles sont donc extrêmement variés. Durant le jour, lorsque l'insolation est forte, la température de la canopée est plus élevée que celle du sol, à l'inverse des conditions nocturnes.

La rosée peut se déposer sur les feuilles supérieures, lorsque leur température s'abaisse, mais non sur les feuilles inférieures. Cependant, l'évapotranspiration est si faible en sous-bois, où l'air est calme et saturé d'humidité, que les feuilles restent souvent mouillées entre deux pluies.

Le taux d'absorption de la lumière est évidemment d'autant plus élevé que la couche de végétation est plus épaisse, donc que l'on est plus proche du sol et que la position du soleil est plus éloignée du zénith.

Une moyenne de 2 pour cent correspond à la majorité des valeurs mesurées au sol sous végétation en pleine journée. Près de la moitié de ce rayonnement provient des taches solaires. On a cru longtemps que la trace au sol de ces taches solaires permettait seule d'atteindre une intensité suffisante pour être utilisable par la photosynthèse. Il semble que pour certaines plantes, bien adaptées à la pénombre du sous-bois, ces courtes périodes d'éclairement intense saturent les possibilités d'utilisation des plantes et ne soient pas favorables. Ces modifications brutales d'intensité sont associées à des différences de la composition spectrale du rayonnement.

L'éclairement direct des trouées provoquées par les châblis est trop intense pour les espèces d'ombre, mais profite à des essences particulières qui se développent rapidement à partir de graines ou des germinations "en attente" dans le sous-bois.

Enfin, la composition de l'air est caractérisée par une teneur en CO² d'autant plus élevée que l'on s'approche du sol (dépassant 1.000 ppm), et par une faible teneur en poussières, pollens et spores.

On peut définir une "surface d'inversion" diurne, comme en milieu aquatique. Au-dessus de cette limite, les prélèvements de CO² par photosynthèse dépassent les dégagements par respiration, au contraire de ce qui a lieu en-dessous. La canopée, "centrale énergétique solaire" de l'ensemble de l'écosystème forestier, est située au-dessus de la surface d'inversion (Fig. 1).

RICHESSSE SPECIFIQUE

On estime connaître environ un sixième des espèces vivantes, bien plus en zone tempérée et dans le monde végétal, bien moins en zone tropicale et dans le monde des insectes. Or, la moitié des espèces vivantes terrestres environ se trouve en forêt sempervirente.

La diversité biologique est non seulement grande en forêt par la richesse en espèce, mais aussi par une équitabilité élevée, les peuplements étant constitués d'un très grand nombre d'espèces peu abondantes, sans dominance nette comme en forêts tempérées ou en forêts tropicales à forte contrainte abiotique (sols salés de mangroves, sols hydromorphes de bas-fonds). De plus, cette diversité des espèces est accompagnée d'une complexité de la structure du milieu et d'une multiplicité d'interactions, qui se traduisent par des modes de vie variés.

Richesse de la flore

Les mesures de la richesse spécifique sur une aire donnée ont toujours à trouver un compromis entre la nécessité de prospecter une grande étendue pour rencontrer la majorité des espèces d'arbres dans une région, et la nécessité d'étudier de petites surfaces pour pouvoir prendre en compte toutes les espèces végétales présentes : lianes, épiphytes, buissons et herbacées... en plus des arbres (Fig. 2 B).

Autant dire que les inventaires réalisés sont rarement comparables. Les forestiers tendent à privilégier la première approche, en se limitant aux arbres dont le diamètre de base dépasse 20 ou 30 cm (la largeur d'une planche), et les botanistes la seconde.

Ainsi, au Gabon, en forêt de Bélinga, N. Halle dénombre sur 400 m² 150 espèces végétales dont 75 espèces (la moitié) sont des arbres et 25 espèces des lianes. Mais dans cette forêt cohabitent 3.000 espèces végétales au total.

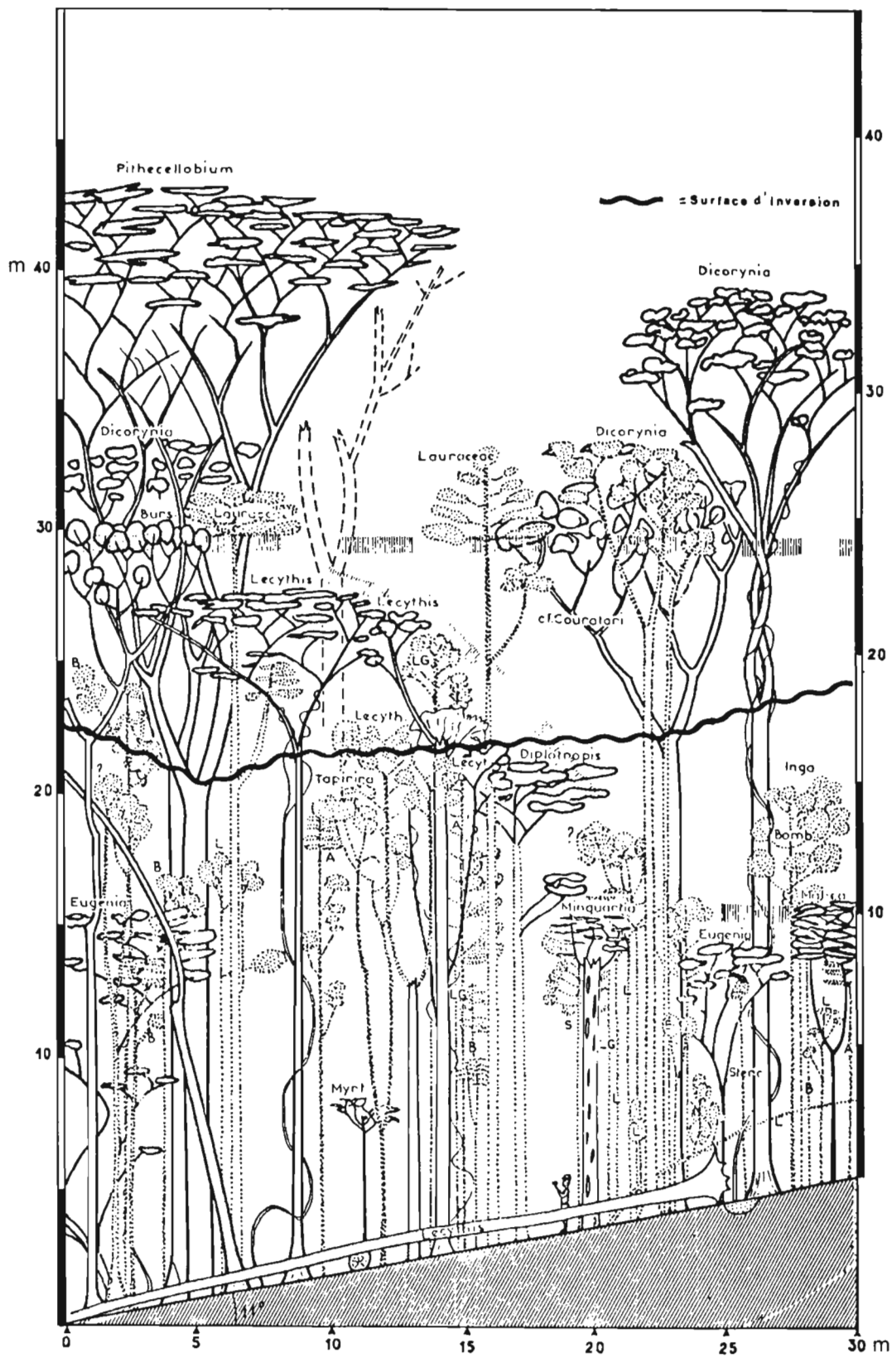
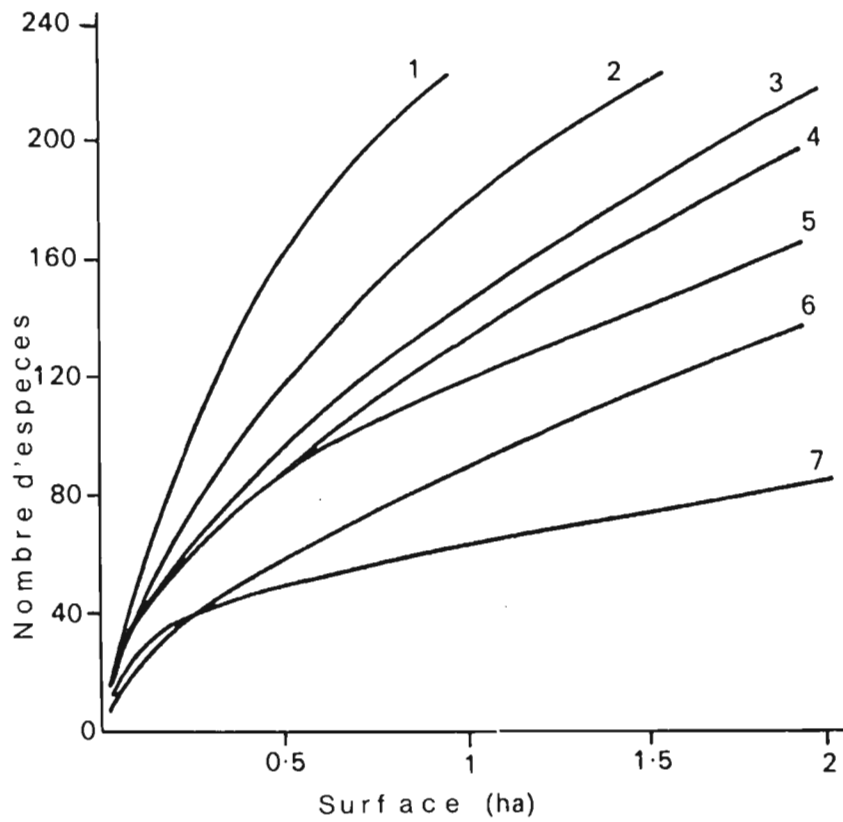
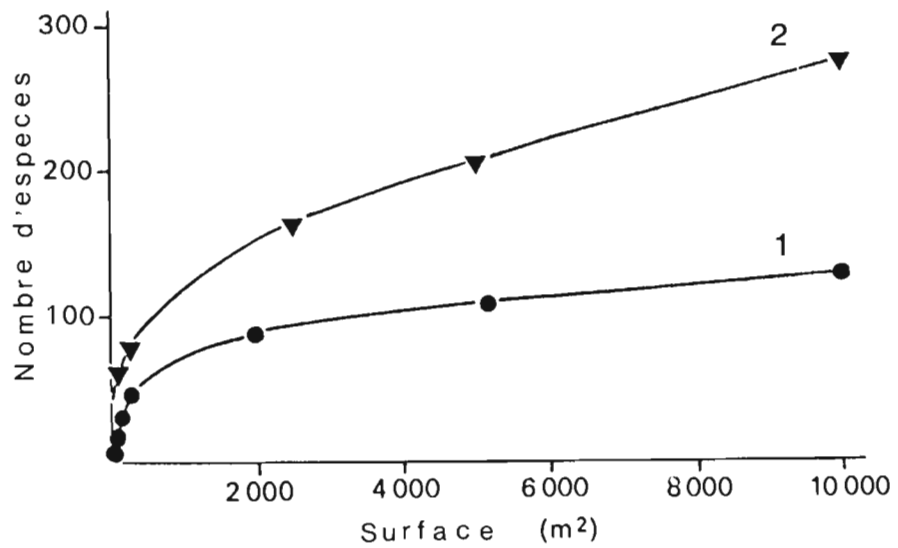


Fig. 1. Profil d'une parcelle de forêt de 20 x 30 m, à une altitude de 300 m, dans la région de Saül (Guyane). D'après Oldeman, 1974.



A



B

Fig. 2. Relation entre le nombre d'espèces d'arbres et la surface en forêt tropicale humide.
 A. D'après Ashton, 1964 : 1 et 2 Malaisie ; 3 et 4 Bornéo ; 5 Suriname ; 1, 2 et 5 pour diamètre ≥ 10 cm ; 3, 4, 6 et 7 pour diamètre ≥ 30 cm.
 B. D'après Lawson et al., 1970. 1 - espèces arborées ; 2 - ensemble des plantes vasculaires.

En se limitant aux ligneux dont le diamètre à la base est au moins égal à 2,5 cm, A. Hladik trouve au Gabon 117 et 135 espèces, dans deux échantillons de 1.000 m² ; et Gentry trouve, sur la même surface, 110 espèces au Brésil, 117 en Equateur et 167 à Panama.

Une comparaison à partir des individus de 5 cm de diamètre donne 92 espèces/4.000 m² au Gabon (A. Hladik) ; 101 espèces/5.000 m² en Guyane (H. Puig).

Pour un diamètre minimal de 30 cm, on a trouvé en moyenne par ha à partir d'inventaires régionaux 40 espèces à M'passa et 50 espèces à Bélinga (Gabon) ; 30 espèces à Taï (Côte d'Ivoire) ; 26 à 38 espèces à Barro Colorado (Panama). Il ne semble donc pas y avoir de différence marquée de diversité des espèces ligneuses entre l'Afrique et l'Amérique.

Dans tous les cas le nombre d'espèces augmente avec la surface prospectée et l'aire minimale asymptotique n'est jamais atteinte (Fig. 2).

Une conséquence de la forte diversité est la nécessité de préserver de vastes zones si l'on veut conserver la majorité des espèces. Ainsi dans une réserve de 1.000 ha délimitée à Bornéo, on a recensé 377 espèces d'arbres, dont 81 pour cent représentées par dix individus au maximum et 38 pour cent (143) par un seul individu.

Les différences taxonomiques sont énormes d'un continent à l'autre. Moins de 100 arbres sont communs à l'Afrique et à l'Amérique, mais on retrouve les mêmes familles parmi les dominantes (Tab. 1). En Asie, la famille dominante dans la strate arborée est celle des diptérocarpacées.

TABLEAU 1

Surface terrière comparée pour les principales familles d'arbres (par ordre décroissant) dans une forêt africaine (Gabon, M'Passa) et dans une forêt sud-américaine (Guyane, Piste St. Elie). Les légumineuses constituent ici 42% de la surface terrière totale au Gabon et 38% en Guyane

	FAMILLES	m ² /ha	% cumulés
G	Caesalpinaceae	8.2 m ²	35
	Myristicaceae	3.5	50
A	Burseraceae	2.3	60
	Mimosaceae	1.5	66
B	Euphorbiaceae	1.5	69
	Lecythidaceae (1 sp.)	1.0	73
O	Annonaceae	1.0	77
	Ulmaceae	0.8	80
N	TOTAL.....	23.3	
G	Caesalpinaceae	7.0	32
	Lecythidaceae	4.5	53
U	Chrysobalanaceae	2.4	64
	Sapotaceae	2.4	75
Y	Clusiaceae	0.8	79
	Mimosaceae	0.6	81
A	TOTAL.....	21.7	
N			
E			

Les épiphytes montrent une prospérité très variable suivant le type de forêt. Elles prennent leur importance maximale dans les forêts à humidité élevée constante et sur le continent sud-américain. Là, les broméliacées ont développé une grande diversité d'espèces adaptées à ce mode de vie (Tab. 2). En dehors de cette famille spécialisée, on trouve des espèces épiphytes dans des familles végétales variées. Inversement, les légumineuses qui dominent chez les arbres n'ont aucun représentant chez les épiphytes, et pratiquement pas non plus dans les herbes du sous-bois.

La diversité animale répond d'une part aux mêmes facteurs climatiques dont dépend la diversité végétale, d'autre part se trouve renforcée par l'existence même de cette diversité végétale.

TABLEAU 2

Nombre d'espèces épiphytes dans les familles de plantes vasculaires
(d'après Madison (1977), in Benzing (1983))

PTERIDOPHYTA		DICOTYLEDONAE	
Aspidiaceae	159	Aquifoliaceae	1
Aspleniaceae	400	Araliaceae	73
Davalliaceae	185	Asclepiadaceae	135
Hypenophyllaceae	500	Balsaminaceae	5
Lycopodiaceae	many	Begoniaceae	10
Ophioglossaceae	2	Bignoniaceae	3
Polypodiaceae	970	Cactaceae	133
Psilotaceae	8	Campanulaceae	18
Schizeaceae	2	Celastraceae	2
Selaginellaceae	many	Clusiaceae	92
Vittariaceae	142	Compositae	3
		Crassulaceae	4
		Cunoniaceae	3
		Dulongiaceae	1
		Elacocarpaceae	1
		Ericaceae	483
		Gentianaceae	1
		Gesneriaceae	549
		Griselinaceae	3
		Lentibulariaceae	12
		Marcgraviaceae	94
		Melastomataceae	483
		Moraceae	521
		Myrsinaceae	28
		Myrtaceae	7
		Nepenthaceae	6
		Onagraceae	3
		Piperaceae	710
		Pittosporaceae	5
		Potaliaceae	20
		Ranunculaceae	1
		Rosaceae	3
		Rubiaceae	217
		Scrophulariaceae	6
		Sclanaceae	33
		Urticaceae	41
		Vitaceae	4
		Winteraceae	1
GYMNOSPERMAE			
Gnetaceae	3		
Podocarpaceae	1		
Zamiaceae	2		
MONOCOTYLEDONAE			
Agavaceae	1		
Amaryllidaceae	1		
Apostasiaceae	1		
Araceae	850		
Bromeliaceae	919		
Burmanniaceae	2		
Cornelinaceae	3		
Costaceae	4		
Cyclanthaceae	31		
Gramineae	2		
Liliaceae	17		
Orchidaceae	20000		
Pandanaceae	4		
Philesiaceae	2		
Rapateaceae	6		
Zingiberaceae	14		

La comparaison des faunes fait apparaître un plus grand nombre d'espèces dans la plupart des groupes zoologiques forestiers sur le continent sud américain qu'en Afrique, à l'exception des mammifères (si l'on ne tient pas compte des chauve-souris). En ce qui concerne les insectes, la connaissance des faunes est trop faible pour se faire une idée globale.

Richesse de la faune entomologique

La richesse spécifique des insectes tient à la complexité du milieu forestier, qui combine une stratification, ou un gradient, des conditions verticales, avec une richesse particulière des hautes strates (Fig. 3), à une mosaïque de végétaux, imbriqués dans le plan horizontal.

La complexité de ce monde est tel, et nos connaissances si imparfaites, que nous nous limiterons à quelques remarques générales. Tout d'abord, il ne faut pas assimiler les insectes des forêts ombrophiles aux formes géantes. Il est vrai que les conditions abiotiques favorables permettent des développements continus qui aboutissent à des adultes de grande taille. Les plus gros coléoptères, les plus grands rhopalocères, les mantes et les phasmes les plus longs, proviennent de ce type de forêt, mais aussi les plus petits ! Un plus grand nombre d'espèces signifie une plus grande probabilité d'atteindre des tailles extrêmes, qu'elles soient petites ou grandes.

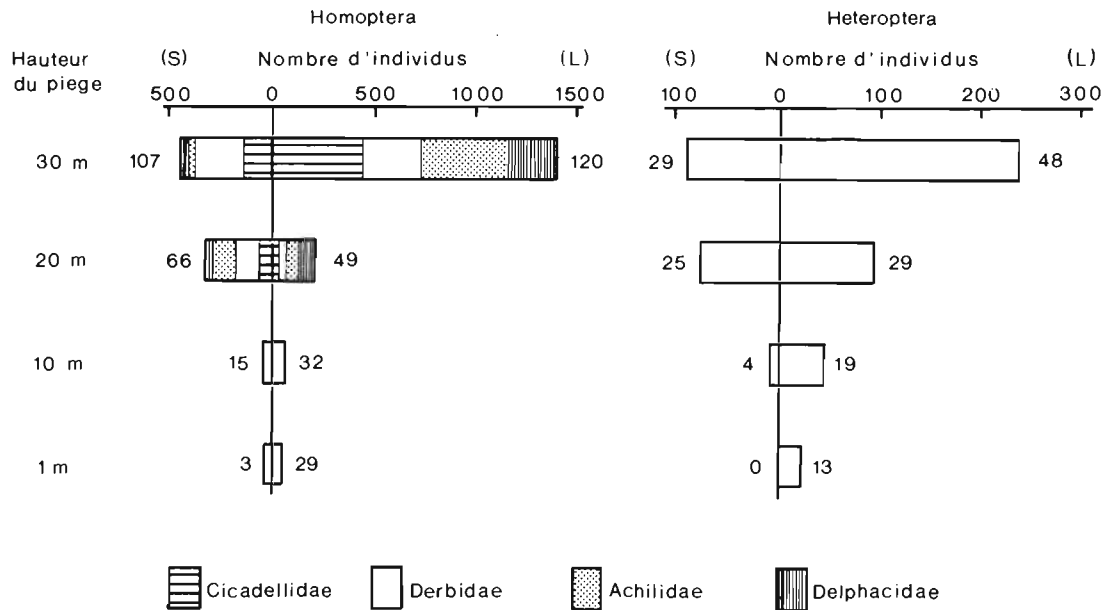


Fig. 3. Distribution verticale du nombre d'hémiptères capturés à différentes hauteurs dans la forêt primaire de l'est Sulawesi (Indonésie) entre 19 et 22 heures en février 1980. (S) = au piège à succion. (L) = à la lumière. Les valeurs de part et d'autre des barres horizontales représentent le nombre d'espèces distinguables par leur morphologie externe. (D'après Rees, 1983)

Une caractéristique comportementale des insectes forestiers semble être la sédentarité, à tel point que beaucoup d'entre ceux que l'on observe en sous-bois, orthoptères par exemple, sont brachyptères ou aptères. Cependant, les chasses de nuit à la lumière permettent la capture d'un grand nombre de formes ailées. Il est difficile actuellement de se faire une idée générale de l'amplitude des déplacements chez les populations d'insectes en forêt.

Par ailleurs, la diversité globale du couvert végétal ne doit pas masquer la réalité à l'échelle de l'insecte. En effet, les frondaisons des arbres émergents sont isolées les unes des autres. On a même parlé de la "timidité des cimes" pour les arbres de la strate supérieure à propos de l'espace laissé entre feuillages d'espèces différentes. Les insectes, à l'échelle individuelle, vivent donc dans une végétation monospécifique composée de la "population" des feuilles d'un même arbre. Un insecte phytophage vit donc en forêt dans un contexte trophique bien moins diversifié qu'un phytophage de milieu herbacé.

En forêt, l'apport de litière est continu, sinon régulier (quelques grammes par jour et par m²) (Fig. 4). Le rôle des termites et autres organismes détritiphages est essentiel pour le recyclage rapide des éléments minéraux.

Une autre particularité importante du monde forestier est l'irrégularité des floraisons et fructifications. Des lianes du genre *Leptoderris* peuvent rester des années sans fructifier. Comment, dans ces conditions, survivent les populations d'insectes spécialisés qui dépendent d'une espèce végétale donnée ? On l'ignore. Les contraintes abiotiques des milieux à forts contrastes saisonniers ont cet "avantage" d'imposer un même rythme à la flore et à la faune, facilitant les coïncidences de cycles.

Il n'est guère possible de considérer globalement les irrégularités de cycle de fructification comme des défenses contre les insectes séminivores spécialistes, car ce serait au détriment aussi des pollinisateurs. Les couples *Ficus*-agaonides donnent l'exemple de plantes à fructifications très irrégulières bien que la pollinisation dépende strictement d'un agaonide spécifiquement inféodé à un *Ficus*.

Une autre difficulté des théories concernant les défenses des végétaux vis-à-vis des insectes, dans le domaine des substances chimiques cette fois, est la grande diversité, et l'étroite spécificité souvent, des cérambycides. Pourquoi les branches ou arbres morts auraient-ils à se préserver d'attaques de larves xylophages au même titre que les graines ? Des comparaisons précises restent à établir.

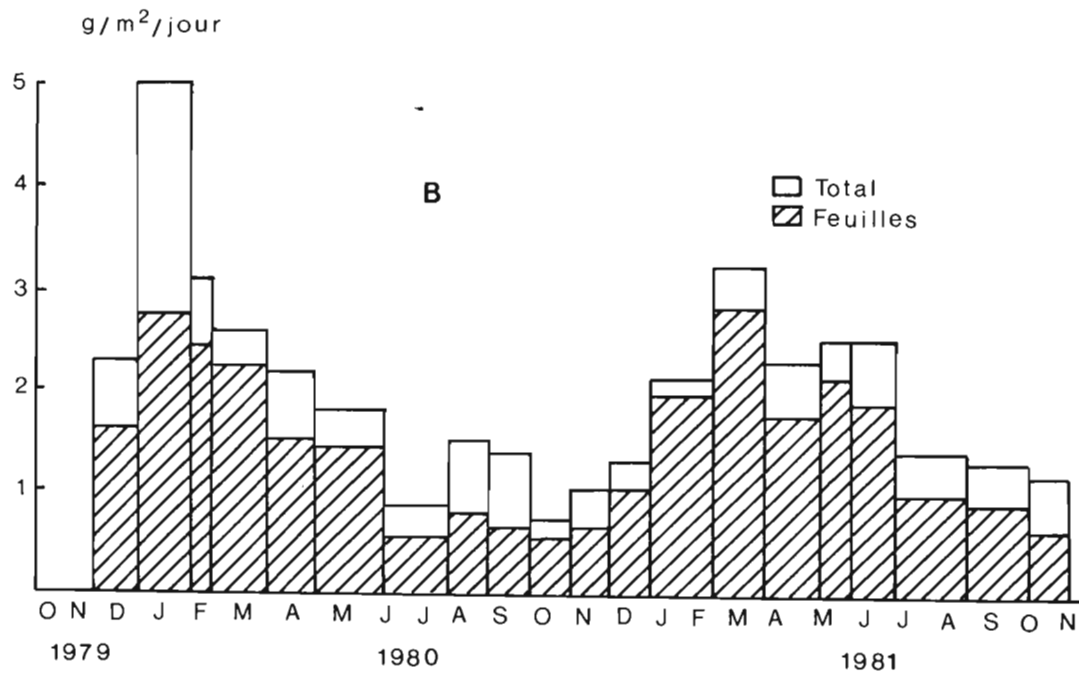
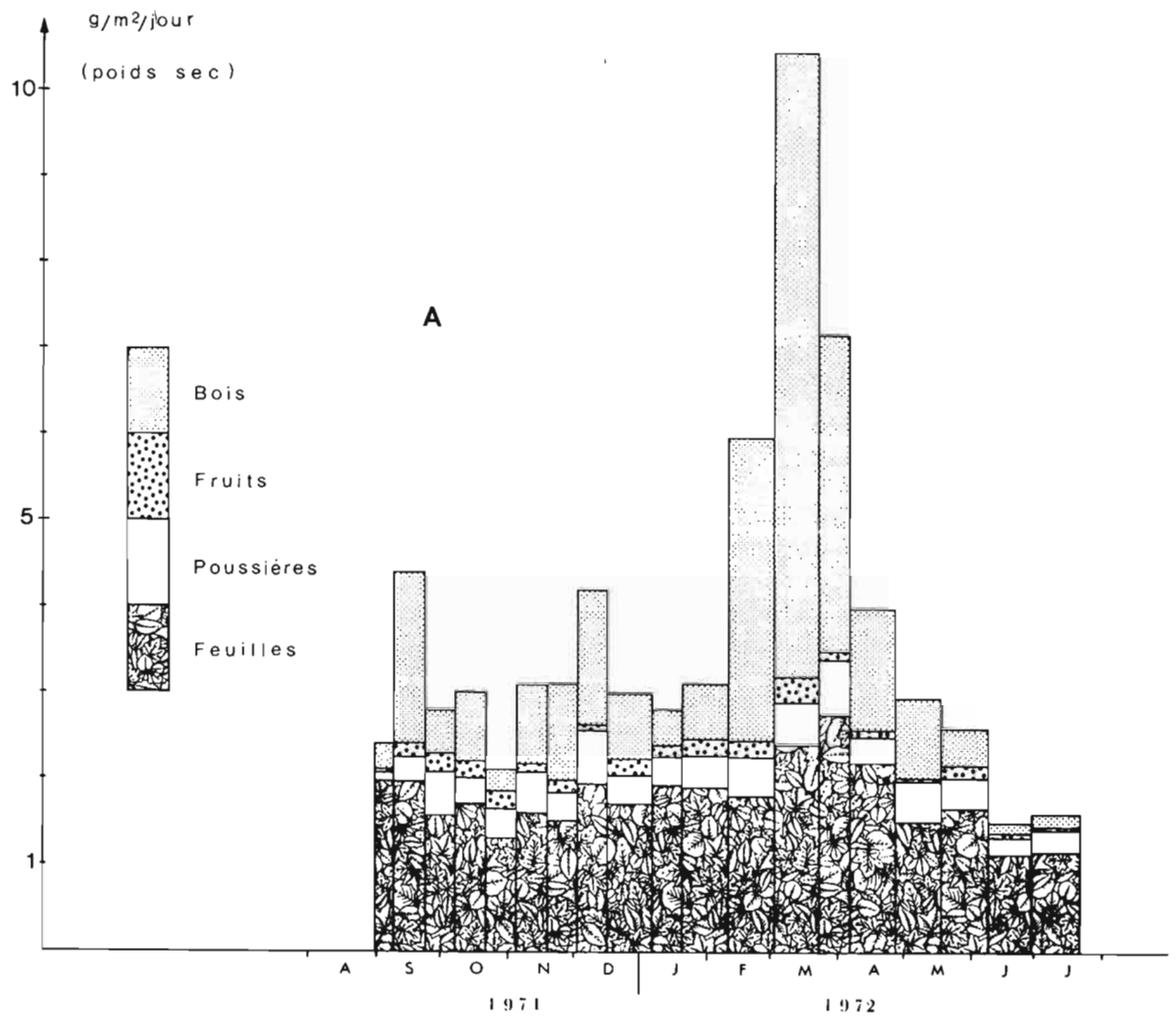


Fig. 4. Chute de litière en forêt dense humide. A. Au Gabon, M'Passa (d'après Hladik, 1978). B. En Malaisie, Penang, dans une forêt à Dipterocarpaceae (d'après Gong et Ong, 1983)

La distribution disséminée des individus dans une espèce végétale de forêt semble limiter les possibilités de prolifération des insectes qui y sont inféodés. Ainsi explique-t-on que l'on n'observe pratiquement jamais de défoliation en forêt sur l'ensemble des arbres appartenant à une espèce, et même rarement sur un arbre de forêt quel qu'il soit. Ce qui est moins rare en milieu ouvert où les populations de phytophages sont plus variables en effectifs.

La réponse démographique des insectes à l'éparpillement des plantes-hôtes semble être une forte hétérogénéité des pieds occupés, mais une assez grande constance des effectifs moyens, liée à une faible vitesse de renouvellement des populations. Ainsi, la durée de vie imaginale des acridiens de forêt serait très supérieure à celle des espèces de savane.

Ces observations encore fragmentaires tendent à confirmer l'idée que l'on se fait de l'écologie forestière : dans ces milieux à forte occupation biologique (compétition ?) et faibles contraintes abiotiques, les facteurs de régulation l'emportent sur les facteurs de perturbation.

Nous terminerons ce paragraphe entomologique par la comparaison que permettent de faire deux groupes relativement bien connus : les termites et les rhopalocères. On trouve en Afrique 570 espèces de termites, en Asie 525 et en Amérique 408. Tous ne sont pas forestiers mais la richesse spécifique est globalement similaire. Pour les rhopalocères, les différences d'un continent à l'autre ne sont pas non plus très importantes : 1912 espèces sud-américaines, 1353 en Indo-Australie et 1199 en zone éthiopienne.

Ces valeurs sont évidemment provisoires. Elles permettent tout de même de se faire une idée de la similitude entre continents, à latitude comparable, et du travail qu'il reste à accomplir pour connaître la fonction et les particularités biologiques de chacune des espèces.

CONCLUSION

La diversité des forêts sempervirentes a fait couler beaucoup d'encre. Plusieurs théories s'affrontent, ou se complètent, qui mettent en cause tant le facteur temps que la compétition entre les espèces (qui pousserait à la spécialisation) ou la prédation (qui empêcherait la saturation du milieu par chacune des espèces). Personne pourtant ne s'est jamais étonné que les espèces soient moins diversifiées en haut des montagnes qu'à leur pied. Plus les contraintes abiotiques sont sévères et moins élevé est le nombre d'espèces parvenues à s'y adapter. Le problème de la diversité des forêts sempervirentes serait donc un faux problème : un point de vue ethno-centrique lié à l'origine "tempérée" de la majorité des écologistes. En inversant la question : pourquoi les pays secs et les pays froids sont-ils si pauvres en espèces, le problème disparaît.

Pour des raisons similaires on peut augurer que les contrées désertiques ne le seront pas toujours. La vie en sortant des mers est parvenue à coloniser des terrains marécageux puis chauds et humides, s'avancant progressivement vers des conditions de plus en plus éloignées de celles d'origine. Si les déserts d'hier sont les forêts d'aujourd'hui, pourquoi les déserts d'aujourd'hui ne seraient-ils pas les forêts de demain ?

Si les interventions humaines n'étaient pas venues brutalement perturber cette marche de l'évolution, rien ne s'opposerait à un enrichissement progressif des milieux encore inhospitaliers... sur quelques centaines de millions d'années.

Les forêts sont-elles parvenues au degré maximal de complexité des communautés vivantes ? Tout semble dépendre du temps que peut durer une phase climatique compatible avec la forêt sempervirente. Il est clair en tout cas que l'écologie des milieux simples, qui est à l'origine de théories comme celle de l'exclusion compétitive, ou des alternances démographiques proies-prédateurs, rend bien mal compte des communautés complexes. Aucun modèle prédictif n'existe encore, ni sur la diversité des forêts continentales en fonction des conditions, ni sur la régulation des populations spécifiques.

L'écologie reste à inventer en forêt sempervirente. L'étude des insectes peut, comme dans les milieux mieux connus, contribuer fortement à la compréhension générale des lois de la nature.

REFERENCES CITEES ET OUVRAGES SUR LA FORET TROPICALE

- BAUR, G.N., 1968. *The ecological basis of rainforest management*. Government Printer, New South Wales, Australia.
- BENSING, D.H., 1983. "Vascular epiphyte survey with special references to their interactions with other organisms". In S.L. Sutton, T.C. Whitmore and A.C. Chadwick (dir. publ.) : *Tropical rain forest : ecology and management*, pp.25-41, Blackwell Scient. Publ., Oxford, 498 p.
- CARPENTER, R.A. (dir. publ.), 19 . *Assessing tropical forest lands. Their suitability for sustainable uses*. Tycooly, Dublin.
- DAVIDSON, J., 1985. *Economic use of tropical moist forests*. IUCN Commission on Ecology Papers, N° 7, IUCN, Gland.
- FARNWORTH, E.G. ; GOLLEY, F.B. (dir. publ.), 1974. *Fragile ecosystems. Evaluation of Research and Applications in the Neotropics*. Springer Verlag, New York.
- FOURNIER, F. ; SASSON, A. (dir. publ.), 1983. *Écosystèmes forestiers tropicaux d'Afrique*. Recherches sur les ressources naturelles, 19. ORSTOM-Unesco, Paris.
- GERDAT (CTFT) ; INRA ; MUSEUM ; ORSTOM, 1983. *Le projet ECEREX (Guyane). Analyse de l'écosystème forestier tropical humide et modifications apportées par l'homme*. Journées de Cayenne, 4-8 mars 1983. Multigr.
- GOLLEY, F.B. (dir. publ.), 1983. *Tropical rain forest ecosystems, structure and function*. Elsevier, Amsterdam.
- GOLLEY, F.B. ; MEDINA, E. (dir. publ.), 1975. *Tropical ecological systems : trends in terrestrial and aquatic research*. Springer Verlag, New York.
- GONG, W.K. ; ONG, I.E., 1983. "Litter production and decomposition in a coastal hill dipterocarp forest". In S.L. Sutton, T.C. Whitmore and A.C. Chadwick (dir. publ.), *op. cit.*, pp.275-285.
- HAMILTON, L.S. (dir. publ.), 1983. *Forest and watershed. Development and conservation in Asia and Pacific*. Westview, Boulder, Colorado.
- HLADIK, A., 1978. "Phenology of leaf production in rain forest of Gabon. Distribution and composition of food for folivores". In G. Gene Montgomery (dir. publ.), *The ecology of arboreal folivores*, Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., pp.51-71.
- HOLDRIDGE, L.R. ; GRENKE, W.C. ; HATHAWAY, W.H. ; LIANG, T. ; TOSSI, J.A., 1971. *Forest environment in tropical Life Zones*. Pergamon, New York.
- IUCN, 1968. *Conservation in tropical South East Asia*. IUCN Publ. New Ser. 10. IUCN, Morges.
- LANLY, J.P., 1982. *Tropical forest resources*. FAO Forestry Paper N° 30, FAO, Rome.
- LONGMAN, K.A. ; JENIK, J., 1974. *Tropical forest and its environment*. Longman, London.
- LOVEJOY, T.E., 1985. *Rehabilitation of degraded tropical forest lands*. Commission on Ecology Papers, N° 5, IUCN, Gland.
- MASSON, J.L., 1983. *Management of tropical moist forests. Preliminary assessment of present status*. FO/MISC/83/17. FAO, Rome.
- MYERS, N., 1985. *Utilization of non-timber products of tropical rainforests*. IUCN, Gland.
- OLDEMANN, R.A.A., 1974. *L'architecture de la forêt guyanaise*. Mémoire ORSTOM N° 73, ORSTOM, Paris.
- POORE, D., 1976. *Ecological guidelines for development in tropical rainforests*. IUCN, Morges.
- QURESCHI, A. ; HAMILTON, L.S. ; MUELLER-DOMBOIS, D. ; PERIERA, W.R.H. ; CARPENTER, R.A., 1980. *Assessing tropical forest lands : their suitability for sustainable uses*. East West Center, Honolulu, Hawaii.
- REES, C.J.C., 1983. "Microclimate and the flying Hemiptera fauna of a primary lowland forest in Sulawesi". In S.L. Sutton, T.C. Whitmore and A.C. Chadwick (dir. publ.), *op. cit.*, pp.121-136.
- RICHARDS, P.W., 1952. *The tropical rain forest*. Cambridge Univ. Press, London.
- SCHULZ, J.P., 1960. *Ecological studies on rain forest in Northern Suriname*. Noord Hollandsche Uitgevers, Maatschappij, Amsterdam.
- X SUTTON, S.L. ; WHITMORE, T.C. ; CHADWICK, A.C. (dir. publ.), 1983. *Tropical rain forest : ecology and management*. Blackwell, Oxford.
- TOMLINSON, P.B. ; ZIMMERMANN, M.H. (dir. publ.), 1978. *Tropical forests as living systems*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- IUCN, PNUE, WWF, 1980. *Stratégie mondiale de la conservation. La conservation des ressources vivantes au service du développement durable*. IUCN, Gland.
- UNESCO, 1984. "Plan d'action pour les réserves de la biosphère", *Nature et ressources*, 20(4), pp.11-12.
- UNESCO, 1979. *Écosystèmes forestiers tropicaux. Un rapport sur l'état des connaissances préparé par l'Unesco, le PNUE et la FAO*. Recherches sur les ressources naturelles, 14.
- X WHITMORE, T.C., 1975. *Tropical rain forests of the Far East*. Oxford University Press, London.