



Aspects de la régénération naturelle en forêt dense de Côte-d'Ivoire

D. Y. ALEXANDRE

RÉSUMÉ

ALEXANDRE, D. Y. (1982). Aspects de la régénération naturelle en forêt dense de Côte-d'Ivoire. *Candollea* 37: 579-588. En français, résumé anglais.

La régénération apparaît comme un processus discontinu. Le peuplement intact n'évolue que lentement. Seule la disparition d'une partie du couvert permet l'apparition de nouveaux individus ou le démarrage de ceux qui restaient inhibés. Les éléments de la nouvelle phase préexistaient sous forme potentielle de trois manières différentes: à l'état végétatif, sous forme de graines dormantes dans le sol ou par la présence de semencier à l'extérieur de la station. C'est l'interaction de ces trois ensembles floristiques avec les modalités de la perturbation qui conditionnent tout l'avenir du recru et ce pendant la courte période qui précède la refermeture du peuplement.

ABSTRACT

ALEXANDRE, D. Y. (1982). Natural regeneration aspects of the dense forest of Ivory Coast. *Candollea* 37: 579-588. In French, English abstract.

We have considered natural regeneration as a discontinuous process marked by the event of an opening in the cover. Historical events preceding this opening contribute to the accumulation of a floristical potential which can be organized in three groups; vegetative, soil-seed and surrounding advective potentials. The opening by its timing, size and effects upon top-soil conditions determines almost all future events of the local secondary succession by the selection applied upon the potentials.

La forêt est une des principales richesses de nombreux pays de la zone intertropicale humide mais c'est une richesse en train de disparaître rapidement devant la pression démographique et les cultures industrielles

CODEN: CNDLAR 37(2) 579 (1982)
ISSN: 0373-2967

© CONSERVATOIRE ET JARDIN
BOTANIQUES DE GENÈVE 1982

28 OCT. 1983

O. R. S. I. O. M. Fonds Documentaire

N° : 3579 ex1

Cote : B

B3579 ex1

d'exportation. Ainsi, selon les estimations officielles, le rythme de déboisement atteindrait actuellement en Côte-d'Ivoire 600 000 hectares par an. C'est dire qu'il est plus que jamais urgent de songer au reboisement.

Deux voies de reboisement sont possibles: les plantations et l'enrichissement des forêts classées.

Le coût des plantations est toujours très élevé et leur rentabilité bien souvent douteuse. Les techniques plus extensives semblent préférables mais se sont heurtées jusqu'à maintenant à un défaut de connaissances sur la régénération naturelle (CATINOT, 1965; FOX, 1976; ASHTON & al., 1979).

Nous avons eu l'occasion pendant 7 ans de faire des observations sur la régénération naturelle de deux forêts denses de Basse Côte-d'Ivoire, la forêt du Banco et celle de Taï. L'expérience que nous en tirons, tout-à-fait infime devant l'immensité du sujet, va nous permettre de proposer quelques hypothèses que nous pensons utiles pour orienter les recherches en matière d'aménagement agro-sylvicole.

1. Quelques schémas simplificateurs nécessaires

La première hypothèse que nos observations nous ont conduit à formuler était en fait déjà connue sous le nom de théorie de la "composition floristique initiale" (EGLER, 1954) et est défendue par un nombre croissant d'écologistes (fig. 1).

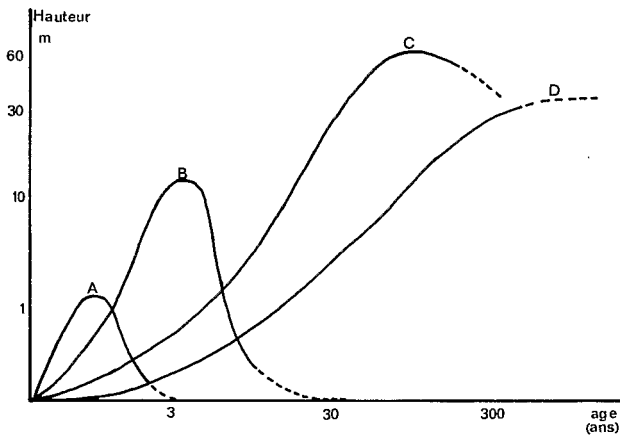


Fig. 1. — Stades successifs de la reconstitution selon la théorie de la composition floristique initiale.

A = Herbacées; B = Arbustes pionniers; C = Grands arbres héliophiles; D = Arbres sciaphiles.

Brièvement, on considère la régénération comme un processus discontinu composé d'une alternance de deux phases: une phase de croissance, d'évolution structurale et de vieillissement, sans augmentation de la richesse floristique, et une phase dynamique, d'évolution rapide de la composition spécifique, pendant laquelle s'installent tous les éléments de l'évolution ultérieure du peuplement, dont l'expression, c'est-à-dire le développement, peut n'être que tardive. Pour qu'apparaisse cette phase de réorganisation, il faut un rajeunissement du peuplement, c'est-à-dire une ouverture du milieu (petit ou grand chablis, champ, etc.); il y a recolonisation et les éléments qui s'installent freinent et sélectionnent, par des barrières physiques et chimiques, l'arrivée des nouveaux venus: le milieu se ferme. La fermeture n'est cependant pas absolue dans la mesure où l'on peut assister à des rajeunissements partiels localisés: terre meuble et vierge rapportée par les animaux du sol (vers, fourmis) ou les gros animaux fouisseurs (hylochères).

Les trous et chablis, de taille variable, que ce soit au sein d'une forêt adulte ou du recrû sur défrichement abandonné, se succèdent et se recoupent ou se superposent: on a une imbrication de parcelles à des stades évolutifs différents. Dans les peuplements évolués, la difficulté qu'il y a à reconnaître les différents morceaux du puzzle est telle qu'on pourrait parler d'intrication. Mais, aux échelles de temps et d'espace qui nous sont accessibles, on ne commet pas, en ne considérant que le devenir des premiers arrivants, une erreur suffisante pour ne pas retenir cette indispensable simplification.

Parmi les éléments floristiques du recrû, certains peuvent survivre de la phase précédente, d'où le nom de potentiel végétatif; d'autres peuvent provenir de graines qui préexistaient à l'endroit dans le sol, c'est le potentiel séminal édaphique; enfin venir de l'extérieur sous forme de propagules, c'est le potentiel extérieur ou advectif. Le type d'"ouverture" affecte toute la régénération qui va suivre en freinant ou stimulant l'expression de tel ou tel potentiel.

A chacun des potentiels correspond une stratégie bien différente dont nous allons envisager un exemple représentatif.

Turraeanthus africana

C'est un arbre caractéristique de la forêt climacique. Nous ne retiendrons ici que l'essentiel de son écologie que nous avons décrite par ailleurs (ALEXANDRE, 1977).

La graine de cette espèce est tellement sensible au dessèchement que la germination ne peut se faire qu'en sous-bois où le taux d'humidité est très élevé mais où la lumière est très faible. Nos mesures ont montré en effet un éclaircissement diffus relatif ou "daylight factor" de 0.45% en moyenne seulement (ALEXANDRE, 1981a). La plantule produite est

cependant suffisamment tolérante à l'ombrage pour survivre à ces conditions d'extrême rareté de l'énergie mais sa croissance reste très faible (environ 2 cm par an). La plante ne peut croître et atteindre la voûte qu'à la faveur d'une petite trouée de chablis où elle montre une croissance tout à fait remarquable (jusqu'à 2 m par an). Incapable de réguler efficacement son bilan hydrique, elle ne survit pas à des conditions plus ensoleillées. Par contre, dans une petite clairière, elle profite au maximum de la courte période d'éclairement intense grâce à ses échanges potentiellement très rapides. L'espèce montre ici une adaptation écologique remarquable qui mériterait d'être étudiée en détail.

Son cycle obligatoire est donc: plantule sous forêt et démarrage de cette plantule à l'occasion des petites trouées qui sont une des caractéristiques de toute forêt dense. *Turraeanthus* est donc présent sous forme végétative au moment de l'ouverture; il ne peut faire partie que du potentiel végétatif. Présent dans la forêt, il se régénère dans cette forêt: c'est un exemple de stratégie forêt-forêt rendue possible par la tolérance à l'ombrage du petit plant.

Trema guineensis

C'est un arbuste caractéristique des premiers stades de la reconstitution, dont l'essentiel de l'écologie réside dans les particularités germinatives (ALEXANDRE, 1978b). En effet, la graine présente une dormance photolabile qui lui permet de rester en attente dans le sol aussi longtemps que le couvert reste intact. Sous un couvert végétal, le spectre de la

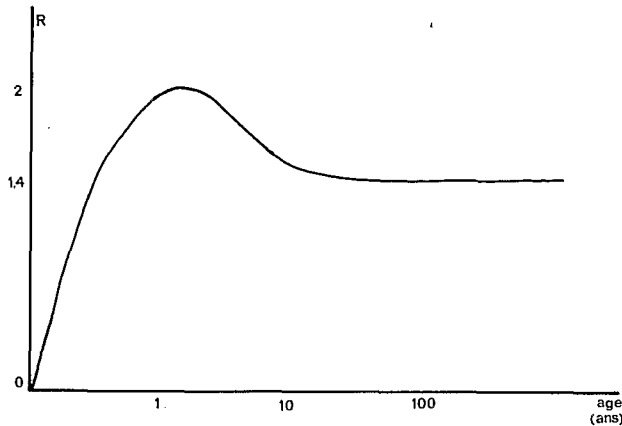


Fig. 2. — Evolution spectrale de la lumière transmise par les stades successifs de la reconstitution. R = quotient des rapports des mesures visible/global à l'extérieur et sous couvert. Les échelles sont logarithmiques.

lumière est relativement enrichi en rouge sombre (ALEXANDRE, 1981b) et pour germer la graine attend de recevoir une lumière de spectre normal ce qui lui permet de ne germer qu'avec la certitude de rencontrer des conditions de croissance favorables, la plante étant très héliophile (HENDRICKS, 1968; ALEXANDRE, 1978b).

La résistance très grande de la graine dans le sol est sans doute rendue possible par la dureté de la coque du noyau mais elle s'accompagne d'une germination lente (deux mois sur le terrain). Les espèces à germination plus rapide peuvent donc la surcimer ou même l'empêcher de germer. L'évolution spectrale sous couvert est en effet très rapide (fig. 2) (ALEXANDRE, 1981b).

La plante démarre donc essentiellement de graines du sol et l'espèce peut faire partie du potentiel séminal édaphique. Ephémère, elle n'est présente à l'état végétatif qu'au moment des trouées. Elle illustre une stratégie trouée-trouée basée sur la persistance des graines dans le sol.

Entandrophragma utile

Connu sous le nom de sipo, il s'agit cette fois d'un émergent, d'un de ces géants qui dominant la forêt à l'état disséminé.

Si le *Turraeanthus* était caractéristique de l'arbre sciophile, constituant essentiel du climax, et *Trema guineensis* un arbuste représentatif des brousses secondaires, *Entandrophragma utile* illustre un autre groupe écologique renfermant la majorité des essences précieuses: celui des "cicatricielles durables" de Mangenot, des "nomades" de Van Steenis ou "secondaires tardives" de Budowski, ... Ce groupe se définit par deux caractéristiques majeures: anémochorie et stature élevée de l'adulte.

La taille d'un arbre est un des premiers critères de choix technologique, il n'est donc pas étonnant de rencontrer beaucoup d'essences précieuses dans le groupe des très grands arbres, groupe dont la moitié des espèces sont anémochores. Mais la grande taille de la majorité des essences précieuses ne suffit pas à expliquer que les quatre-cinquièmes d'entre elles soient anémochores. D'autres critères de choix technologiques sont vraisemblablement liés à l'anémochorie, par exemple une densité du bois moyenne. A contrario, beaucoup d'essences zoochores ont un bois dense et lourd (*Tieghemella heckelii* ou makoré, *Nauclea trilesii* ou badi, *Chlorophora excelsa* l'iroko) et l'azobé, *Lophira alata*, anémochore au bois lourd fait exception. Anémochore (sa graine est en effet samaroïde mais en fait, elle est certainement partiellement disséminée par les animaux) également, le niangon (*Tarrietia utilis*) fait lui exception par sa taille modeste et sa sciophilie.

Tout groupe est artificiel et ne peut être vraiment homogène; ainsi si la dormance des graines n'est pas un caractère du groupe que nous avons envisagé, elle peut cependant se rencontrer chez des espèces par ailleurs typiques. C'est ainsi qu'il semble exister une dormance photo-

sensible chez *Ceiba pentandra* et que le framiré (*Terminalia ivorensis*) semble également présenter une dormance dans certaines circonstances. Notons d'ailleurs que c'est une espèce dont les graines se conservent particulièrement longtemps (plusieurs années) alors que l'espèce très voisine (*T. superba*) est justement remarquable par une conservation de très courte durée. Tous deux sont très héliophiles.

Ces quelques remarques suffisent à montrer la faible homogénéité du groupe représenté par le sipo. C'est sans doute que, alors que le *Turraeanthus africana* et le *Trema guineensis* occupent des niches écologiques extrêmes, le sipo occupe, lui, une niche de transition.

La graine du sipo est résistante au dessèchement mais a une durée de vie latente relativement courte, se chiffant en semaines. C'est une graine anémochore, donc dispersée au hasard, système qui a l'inconvénient de conduire à des pertes énormes mais permet inversement de s'installer dans un biotope non prédéterminable. Hormis le fromager (*Ceiba*) et le kondroti (*Bombax*), les essences anémochores de ce groupe que nous connaissons en Côte-d'Ivoire ont des graines relativement lourdes et leur dispersion par le vent excède rarement 100 m, mais en fin de saison sèche, époque principale de maturité (ALEXANDRE, 1980), les forts courants ascendants qui précèdent fréquemment les orages peuvent entraîner les semences à des distances tout à fait considérables.

Bien que tôt héliophiles, les jeunes plants de sipo tirent cependant bénéfice d'un ombrage léger et diffus au début de leur vie (parmi les quatre *Entandrophragma* de Côte-d'Ivoire, *E. utile* est sans doute le plus héliophile, *E. angolense* le plus sciaphile). Il existe donc une sorte d'opposition entre les besoins du jeune plant et ceux des individus plus âgés. Les conditions favorables sont donc rares, ce qui explique, partiellement, la rareté des arbres de cette espèce.

Comme elle ne possède ni une graine capable de survivre dans le sol ni une plantule résistante à l'ombrage, le point de départ de sa régénération est donc toujours une graine apportée de l'extérieur au moment de l'ouverture de la végétation: quand il est présent dans le recrû, l'arbre provient du potentiel extérieur. Comme d'autre part le vent ne disperse généralement les graines qu'à faible distance, on peut parler de potentiel de proximité ou voisinage. Ici le cycle vital passe d'un adulte en forêt à un jeune provenant de graine dans une trouée; voici une stratégie forêt-trouée.

Contrairement au *Turraeanthus* abondant en forêt évoluée grâce à la sciaphilie de la plantule et au *Trema* envahissant les trouées grâce à la longévité de sa graine, l'*Entandrophragma* se maintient grâce à la haute stature des adultes qui leur donne un accès permanent au plus limitant des facteurs mésologiques en forêt dense: la lumière.

Avec ces trois plantes, nous avons illustré trois formes de potentiel, trois stratégies reposant chaque fois sur un stade différent du développement de la plante.

Espèces	Potentiel	Stratégie	Stade clef
<i>Turraeanthus africana</i>	végétatif	forêt-forêt	petit plant
<i>Trema guineensis</i> ...	édaphique	trouée-trouée	graine
<i>Entandrophragma utile</i>	extérieur	forêt-trouée	adulte

Ces trois plantes et les groupes auxquels elles appartiennent ne donnent qu'un faible aperçu de l'immense richesse des forêts tropicales et de leur fonctionnement défiant l'analyse par sa complexité. Elles sont cependant très typiques et nous permettront d'aborder un exemple pratique intéressant: la richesse sylvicole des recrûs du bord des routes d'exploitation forestière autour de la station écologique de Taï, trois ans après la dernière intervention (ALEXANDRE & TEHE, 1980).

2. Analyse d'une situation fréquente

Les exploitants forestiers ont en effet coutume de dégager les bords des routes en forêt sur une assez grande largeur pour faciliter le ressuyage et limiter les risques d'obstruction des voies par les arbres abattus. Par la surface qu'ils occupent, ces bords de routes sont les zones perturbées les plus importantes, et par l'éclaircissement au sol, les plus intéressantes pour la régénération sylvicole.

L'ouverture de la forêt pour le passage de la route d'exploitation laisse un sol décapé mais par ailleurs intact, recevant environ 50% d'éclaircissement relatif. Le potentiel végétatif est en grande partie éliminé par le décapage, ce qui en revanche stimule le potentiel édaphique. Celui-ci avantagé par sa présence initiale, permet le développement d'une strate supérieure, haute d'une dizaine de mètres, à *Xylopiya aethiopica* et *Macaranga barteri*. C'est la strate des arbustes héliophiles qui supportent quelques lianes héliophiles: *Cissus*, ...

Plus bas, après une strate intermédiaire fréquente à *X. quintasii*, on rencontre la strate des arbustes sciaphiles (*Napoleona leonensis* est très fréquent) qui reconstitue déjà le sous-bois de la forêt dense. Beaucoup de ces arbustes proviennent en fait de rejets de racines (potentiel végétatif).

A l'ombrage déjà dense de cette strate, on rencontre la strate peu différenciée des arbres sciaphiles (*Parinari holstii*, *Calpocalyx brevibracteatus*, de nombreux *Diospyros*, etc.). Plus bas encore les néophytes (brins de semis juste après la germination) des grands arbres anémochores plus ou moins héliophiles où se recrute l'essentiel des espèces commercialisées. Leur place ici s'explique par une arrivée tardive due au petit nombre des semenciers dans la forêt, à leur fructification aléatoire, et à la mort

des semis trop exposés. Etant relativement héliophiles, ils peuvent tout au plus survivre dans les conditions déjà sombres où ils sont plongés mais leurs chances de percer sont voisines de zéro, même en tenant compte de la mort prochaine de la strate dominante.

Il est bien entendu impossible de prévoir exactement la suite de l'évolution d'un tel peuplement. Après la mort de la strate arbustive héliophile dominante que nous savons prochaine (durée de vie: 15 ans environ), le sous-bois déjà reformé peut souffrir mais il se reconstituera à nouveau. Parmi les petits plants sciaphiles des espèces plus grandes, certaines finiront par percer et par reconstituer une forêt à la fois différente taxonomiquement et indiscernable physionomiquement de la forêt environnante, mais répétons-le, où les espèces héliophiles commerciales seront très rares sinon absentes; le stade "forêt secondaire" sera peu marqué.

Face à une telle situation, que peut-on envisager pour améliorer la richesse de la régénération au point de vue sylvicole?

Après une destruction précoce du premier recrû au bulldozer, la strate dominante sera clairsemée ou absente par épuisement du potentiel édaphique. Les strates sciaphiles peuvent être freinées par l'excès de lumière et les conditions seraient remplies pour une bonne régénération d'essences précieuses si l'envahissement par des espèces hautement grégaires et compétitives comme certaines graminées n'était grandement à craindre. Cette méthode n'est donc pas une solution sûre.

On pourrait envisager de ne détruire que les strates supérieures d'arbustes, ce qui n'améliorerait peut-être pas grand chose pour un coût déjà élevé.

On peut également envisager d'abattre au coupe-coupe le recrû pour le brûler sur place, ce qui permettrait de limiter l'envahissement par les herbacées dont les graines résistent peu au feu: solution prometteuse à étudier.

Enfin, on peut planter au sein du recrû des sujets suffisamment grands pour qu'ils échappent au surcimage par les arbustes sciaphiles: solution sûre mais de coût prohibitif.

Conclusion

L'étude autécologique détaillée d'espèces caractéristiques facilite une certaine compréhension de la synécologie des différentes formes de recrû. C'est cette compréhension qui est nécessaire pour aborder sur des bases objectives la mise en valeur de la forêt équatoriale.

Si nous faisons le bilan des quelques connaissances acquises et des lacunes les plus graves, des domaines de recherches prioritaires apparaissent.

L'étude de la physiologie d'espèces caractéristiques et particulièrement leurs besoins en lumière au cours des stades successifs de la croissance doit permettre de modéliser la croissance des individus utiles dans des gradients lumineux en évolution constante. C'est surtout un travail de laboratoire.

Dans un esprit de préservation du patrimoine génétique, on devra poursuivre l'analyse des phénomènes liés à la graine, sa dispersion, sa conservation et sa germination. Pour la Côte-d'Ivoire, il existe déjà l'ouvrage de DE LA MENSBRUGE (1966) qui fournit les bases indispensables à des études plus détaillées.

Tous les problèmes liés à la biologie florale restent pratiquement inexplorés et leur importance même est difficilement évaluable. Quant au vaste domaine des interactions biologiques de compétition ou d'entraide, voire de symbiose avec les mycorrhizes, il est également à peu près vierge.

Au total, encore aujourd'hui, on manque de toutes les bases indispensables pour espérer tirer profit de plantations expérimentales. C'est dans la nature que l'on doit chercher à découvrir les biotopes favorables aux essences précieuses. Le "simple" inventaire des problèmes fait sur le terrain doit encore être considéré comme prioritaire et ce d'autant plus que beaucoup de biotopes sont en train de disparaître sous l'effet de la pression anthropique.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALEXANDRE, D. Y. (1977). Régénération naturelle d'un arbre caractéristique de la forêt équatoriale de Côte-d'Ivoire: *Turraeanthus africana* Pellegr. *Oecol. Pl.* 12(3): 241-262.
- (1978a). Le rôle disséminateur des éléphants en forêt de Taï, Côte-d'Ivoire. *Terre & Vie* 32: 47-72.
 - (1978b). Observations sur l'écologie de *Trema guineensis* en Basse Côte-d'Ivoire. *Cah. ORSTOM Sér. Biol.* 13(3): 261-266.
 - (1980). Rythme de la fructification en forêt de Taï. *Terre & Vie* 34: 335-350.
 - (1981a). Etude de l'éclaircissement du sous-bois d'une forêt dense humide sempervirente (Taï, Côte-d'Ivoire). A paraître in: *Oecol. Gen.*
 - (1981b). Pénétration de la lumière au niveau du sous-bois d'une forêt dense tropicale. A paraître in: *Ann. Sci. For.*
 - & H. G. TEHE (1980). Le recrû après exploitation forestière dans la région de Taï (Côte-d'Ivoire). *Meeting IUFRO, Thessaloniki/Athen, "Sylviculture sous des conditions écologiques et économiques extrêmes"*: 349-366.
- ASHTON, P. S. & al. (1979). La forêt naturelle: biologie, régénération et croissance des arbres, in: *Ecosystèmes forestiers tropicaux*. UNESCO, recherches sur les ressources naturelles XIV, p. 194-232.
- CATINOT, R. (1965). Sylviculture tropicale en forêt dense africaine. Extraits de *Bois For. Trop.*: 100, 101, 103, 104.

- EGLER, F. E. (1954). Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition: a factor in old field vegetation development *Vegetatio* 4: 412-417.
- FOX, J. E. (1976). Constraints of the natural regeneration of tropical moist forest. *For. Ecol. & Management* 1(1): 37-65.
- HENDRICKS, S. B. (1968). How light interacts with living matter. *Sci. Amer.* 219(3): 174-186.
- MENSBRUGE, G. DE LA (1966). La germination et les plantules des essences arborées de la forêt dense humide de la Côte-d'Ivoire. *CTFT*: 26, 389 pp.