

A black and white photograph of a forest floor. The ground is covered with a dense layer of fallen leaves, some of which are large and have prominent veins. In the center of the image, there is a cluster of small, round, light-colored objects, possibly fruits or seed pods, attached to a stem. The lighting creates strong shadows, highlighting the textures of the leaves and the cluster.

**ARCHITECTURE COMPAREE  
DE FORETS TROPICALES HUMIDES  
ET DYNAMIQUE DE LA RHIZOSPHERE**

**Francis KAHN**

A C A D E M I E     D E     M O N T P E L L I E R

UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC

T H E S E

présentée à l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc pour  
obtenir le grade de :

- Docteur d'Etat mention Sciences

ARCHITECTURE COMPARÉE DE FORÊTS TROPICALES HUMIDES

E T

DYNAMIQUE DE LA RHIZOSPHERE

Francis K A H N

soutenue le 19 décembre 1983 devant la Commission d'Examen.

J U R Y : L. THALER

Président

M. GODRON

F. HALLÉ

R.A.A. OLDEMAN

B. SAUGIER

" En biologie, il faut changer de point de vue,  
inverser celui du sens commun."

Stéphane LUPASCO  
La Tragédie de l'Energie

PHOTOGRAPHIE DE COUVERTURE :

*Ce palmier acaule abonde dans le sous-bois  
de la forêt d'Amazonie centrale qu'il envahit  
de ses grandes feuilles au rachis épineux.  
Son tronc est enfoui dans le sol.*

*Astrocaryum javarense* Trail ex Drude  
(cf. Note 31).

Cliché A. CASTRO SANTOS.

Il serait faux d'écrire que ce travail ne m'a pas coûté, mais il n'est vraiment rien devant les trop nombreuses années de labeur quotidien, de courage et d'abnégation qui ont assuré ma scolarité au collège, au lycée, puis à l'Université.

Je voudrais tant, comme l'écrivain, imaginer Sysiphe heureux.

A ma très chère Mère,

Paulette KAHN, pour tant de sacrifices.

A

Gilbert COURROUYAN qui m'a initié  
à la lecture.

## AVANT - P R O P O S

L'homme a marché sur la lune, mais il ne sait toujours pas exploiter les forêts tropicales et maintenir leurs potentialités ; il n'a su que les détruire. Et si la lune restera toujours là pour nous inspirer, le patrimoine forestier des pays tropicaux est déjà fortement entamé.

L'histoire de cette exploitation irraisonnée peut se réduire à deux attitudes. Les premiers exploitants forestiers étaient des alchimistes qui transformaient les grands arbres en monnaie sonnante. Ils se souciaient peu des végétations dégradées qu'ils laissaient derrière eux. Pour sortir les grumes, ils ouvraient des pistes que des myriades d'hommes déracinés, à la recherche de nouvelles terres, ont empruntées pour atteindre la forêt et la couper. Ces fronts pionniers ont achevé l'oeuvre des marchands de bois. De vastes domaines forestiers sont ainsi partis en fumée. La deuxième attitude fut de planter pour rentabiliser l'espace. Les plantations d'arbres pour leur bois et les cultures arbustives de rente, caféiers, cacaoyers, etc..., se multiplièrent, mais loin d'être limitées aux végétations secondaires, elles furent un prétexte à de nouvelles déforestations. Et dans certaines régions, la forêt disparut.

Une troisième attitude est en train de naître. Une évidence est timidement suggérée, à peine lisible sur les lèvres de quelques responsables éclairés : poser la maîtrise des lois biologiques et écologiques comme préalable à toute intervention sur le milieu forestier. Mais ce n'est tout juste qu'un murmure, une faible lueur d'espoir devant un bien sombre avenir dominé par les perspectives d'un système économique qui ignore les évidences écologiques. L'aménagement rationnel du milieu forestier, c'est-à-dire une exploitation qui maintienne ses potentialités au lieu de les épuiser, ne peut se poser qu'en termes d'écodéveloppement.

Entre le scientifique et l'homme de décision, le responsable économique ou politique, il ne s'établit trop souvent qu'un dialogue de sourd.

Peut-être la biologie et l'écologie devraient-elles devenir les matières principales enseignées dans les écoles et s'imposer comme les bases d'une nouvelle culture ?

## II

Ce travail s'inscrit dans la problématique de l'aménagement du domaine forestier tropical humide. Il n'apportera guère de solution, il ne constitue qu'une modeste et nécessaire étape vers une meilleure connaissance de la biologie et de l'écologie des forêts tropicales.

L'étude de la forêt tropicale se heurte, en effet, à de sérieux obstacles : l'espace, le temps, la méconnaissance floristique, l'ignorance de la biologie de la plupart des espèces et de leurs exigences écologiques. Il manque tant de pièces au puzzle que la synthèse scientifique semble condamnée. De plus, la pluralité des études forestières en des voies très diverses qui, souvent, ne sont pas initialement articulées, rend délicate l'intégration des données.

Dans ce contexte, les tentatives pour établir et affiner des modèles forestiers sont de première importance, car elles orientent les approches et, progressivement, cimentent les faits acquis.

"But our forest of ignorance is deep and vast..." (ASHTON 1977).

Tout au long de ces pages, il faudra garder à l'esprit ce halot d'inconnus qui voile la sylve tropicale, comme les brumes matinales estompent les ramures des grands arbres. C'est d'un prudent pas de funambule, sur un fil bien mince, que je tenterai de pénétrer quelques-uns de ses secrets.

Cette démarche serait, à coup sûr, plus périlleuse si je n'avais eu la chance, à la Faculté des Sciences de Paris, de recevoir l'enseignement de biologistes fameux : DEVILLERS, GALLIEN, GAUTHERET, GENET VARCIN, HELLER, HOOFSTETTER, HOUILLON, LACROIX, LANCE, POSSOMPES, MONNIER, NOUGAREDE, STOLKOWSKI, et tant de leurs élèves, et si je n'avais suivi attentivement les layons ouverts par mes Maîtres, F. HALLE et R.A.A. OLDEMAN. L'un m'apprit le métier, l'autre me montra le chemin.

M. le Professeur HALLE m'a initié à la botanique. Il m'a toujours encouragé à la créativité, à poser les hypothèses les plus hardies, souvent les plus productives. Il m'a transmis son enthousiasme, stimulé ma passion pour les Tropiques humides. Ce texte a été amélioré par ses innombrables critiques et suggestions, le débat scientifique s'est considérablement élargi à la lumière de sa remarquable connaissance des végétations et des plantes tropicales.

### III

M. le Professeur OLDEMAN m'a apporté les riches concepts qui ont catalysé mes recherches ; ce travail est né de son oeuvre.

M. le Professeur GODRON dont les études sur la structure de la végétation font autorité, et M. le Professeur SAUGIER qui avait jugé mon Doctorat de 3ème Cycle me confirment, en acceptant de faire partie de ce jury, que l'entreprise devait être menée à bien.

M. le Professeur THALER trouvera quelques modestes réflexions sur l'évolution des plantes forestières.

A tous, je vous prie de croire en ma profonde gratitude pour bien vouloir juger cette thèse et l'enrichir de vos expériences consacrées.

Les résultats présentés ont été obtenus dans le cadre de mes activités à l'Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer :

- en Côte d'Ivoire de 1975 à 1979 au centre O.R.S.T.O.M. d'Adiopodoumé, dans le cadre du Projet Tai (Projet MAB - U.N.E.S.C.O./ M.R.S. de Côte d'Ivoire) ;
- en Amazonie brésilienne depuis 1980 à l'Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, dans le cadre d'une convention établie entre l'O.R.S.T.O.M., le C.N.R.S. pour la France et le C.N.Pq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) pour le Brésil.

Je remercie le Directeur Général de l'O.R.S.T.O.M., M. CAMUS, et actuellement, M. RUELLAN, pour avoir toujours mis à ma disposition les moyens nécessaires aux recherches entreprises.

Je sais gré à M. le Professeur CHEVAUGEON, Responsable pour le C.N.R.S., au Directeur de l'I.N.P.A., M. SALATI, actuellement M. BERGAMIN FILHO, d'avoir, en toutes circonstances, facilité mes activités de recherche, à M. SCHUBART, Directeur Adjoint, pour ses encouragements dans les études conduites, à MMes GOES RIBEIRO et WALKER pour leur précieux et constant appui.

J'évoquerai, non sans plaisir, ma rencontre avec J.F. RICHARD, et cette captivante année 1976 de travail en commun.

Mes remerciements vont à tous mes collègues qui m'ont guidé : GUILLAUMET qui a lu mon manuscrit et m'a fait part de ses critiques, CHATELIN qui, en 1976-77, m'a prodigué de bien utiles conseils durant la réflexion interdisciplinaire ; à tous ceux avec qui j'ai échangé des idées : en Côte d'Ivoire, ALEXANDRE et de NAMUR, botanistes, COUTURIER, entomologiste , BEAUDOU et COLLINET, pédologues, et, en Guyane française, de GRANVILLE sur l'écologie des palmiers, de FORESTA, LESCURE, PREVOST, sur les méthodes de description des forêts. A Manaus, combien de fois ai-je sollicité les compétences de LENA pour les problèmes humains, de CHAUVEL pour les sols, de de MERONA pour les aspects statistiques ?... Mais la liste serait bien longue, que les oubliés me pardonnent.

La forme finale de ce travail est due au talent de Mme HALLÉ, aux prouesses de M. BARBRY qui a su transformer les clichés parfois médiocres en de bonnes photographies, et à l'énergie de Mme BLANC qui a efficacement assuré la liaison Montpellier-Manaus. Je vous en suis reconnaissant.

Je ne puis oublier tous ces hommes dont j'ai partagé la vie en forêt et qui m'ont tant appris : H. GNESO TEHE et P. ZADI KOUBY en Côte d'Ivoire, Luiz COELHO en Amazonie, et ceux que je n'ai connu que le temps d'une mission.

Je tiens également à exprimer mon affectueuse reconnaissance à mon épouse et à nos deux fils pour tous les sacrifices qu'ils ont endurés sans le moindre reproche.

## TABLE DES MATIÈRES

### AVANT-PROPOS

|                                                      |    |
|------------------------------------------------------|----|
| PRÉSENTATION . . . . .                               | 1  |
| BUTS ET MOTIVATIONS . . . . .                        | 1  |
| LES FORETS ETUDIÉES . . . . .                        | 6  |
| 1. Amazonie brésilienne . . . . .                    | 6  |
| a) Amazonie du Pará . . . . .                        | 7  |
| * Situation . . . . .                                | 7  |
| * Climat . . . . .                                   | 7  |
| * Topographie et sols . . . . .                      | 14 |
| b) Amazonie centrale . . . . .                       | 14 |
| * Situation . . . . .                                | 14 |
| * Climat . . . . .                                   | 14 |
| * Topographie et sols . . . . .                      | 15 |
| 2. Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire . . . . .           | 15 |
| TRAITEMENT DE CES FORETS AU COURS DE L'OUVRAGE . . . | 18 |
| REMARQUES . . . . .                                  | 20 |

### PREMIÈRE PARTIE

#### L'ESPACE FORESTIER AÉRIEN

|                                                             |    |
|-------------------------------------------------------------|----|
| A, MÉTHODE DE DESCRIPTION DES FORÊTS . . . . .              | 23 |
| CHAPITRE I. MOSAÏQUE FORESTIÈRE ET STRATIFICATION . . . . . | 25 |
| LA MOSAÏQUE FORESTIÈRE . . . . .                            | 25 |

## II

|                                                                               |    |
|-------------------------------------------------------------------------------|----|
| 1. Le climax forestier . . . . .                                              | 26 |
| 2. La forêt, un organisme . . . . .                                           | 27 |
| 3. La structure . . . . .                                                     | 31 |
| LE VOLUME DE FORET STRATIFIEE : LE PHYTOPLEXION . . . . .                     | 33 |
| CHAPITRE II. DESCRIPTION MORPHO-STRUCTURALE . . . . .                         | 41 |
| L'HOPLEXOL : NATURE ET CONTENU . . . . .                                      | 41 |
| LE CODE DESCRIPTIF . . . . .                                                  | 44 |
| 1. Les feuillages . . . . .                                                   | 45 |
| a) Paliphyse . . . . .                                                        | 45 |
| b) Prophyse . . . . .                                                         | 52 |
| c) Propaliphyse . . . . .                                                     | 55 |
| d) Monophyse . . . . .                                                        | 58 |
| e) Pléiophyse . . . . .                                                       | 61 |
| 2. Les axes conducteurs . . . . .                                             | 62 |
| a) Stylagé . . . . .                                                          | 62 |
| b) Dendrigé . . . . .                                                         | 63 |
| c) Stipiagé . . . . .                                                         | 63 |
| d) Ophiagé . . . . .                                                          | 63 |
| 3. Systèmes assimilateurs et conducteurs confondus<br>dans l'espace . . . . . | 64 |
| a) Néophytion . . . . .                                                       | 64 |
| b) Gramen . . . . .                                                           | 64 |
| c) Phorophytion . . . . .                                                     | 64 |
| d) Kortode . . . . .                                                          | 64 |
| 4. La matière végétale morte . . . . .                                        | 65 |
| 5. En résumé . . . . .                                                        | 65 |
| DESCRIPTION DE L'HOPLEXOL . . . . .                                           | 66 |
| 1. Détermination des limites : les hauteurs . . . . .                         | 67 |
| 2. La diagnose majeure . . . . .                                              | 68 |
| 3. Les surfaces de relevés . . . . .                                          | 70 |
| 4. Considérations sur le relevé . . . . .                                     | 70 |

### III

|                                                                                         |     |
|-----------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| CONCLUSIONS SUR LA METHODE MORPHO-STRUCTURALE . . . . .                                 | 71  |
| LE PROFIL FORÊSTIER ET LA METHODE DE LA MOSAIQUE . . . . .                              | 72  |
| CONVENTIONS UTILISEES POUR L'ILLUSTRATION ET LA<br>PRESENTATION DES RESULTATS . . . . . | 75  |
| B. LA VARIABILITÉ DE L'ARCHITECTURE FORESTIÈRE . . . . .                                | 77  |
| CHAPITRE III. CYCLE SYLVIGÉNÉTIQUE ET EFFET DE PENTE. . . . .                           | 79  |
| PREMIER EXEMPLE : FORÊT DE LA ZONE 1 . . . . .                                          | 79  |
| 1. Topographie . . . . .                                                                | 79  |
| 2. Composition floristique . . . . .                                                    | 79  |
| 3. Echantillonnage et paramètres quantitatifs . . . . .                                 | 81  |
| LES ENSEMBLES ARBORESCENTS SUPERIEURS . . . . .                                         | 83  |
| 1. La mosaïque architecturale . . . . .                                                 | 83  |
| a) Relevés de sommet . . . . .                                                          | 83  |
| b) Relevés de haut de pente . . . . .                                                   | 84  |
| c) Relevés de pente . . . . .                                                           | 85  |
| d) Relevés de bas-fond . . . . .                                                        | 91  |
| e) En résumé . . . . .                                                                  | 91  |
| 2. Le cycle sylvigénétique . . . . .                                                    | 92  |
| 3. L'effet de pente . . . . .                                                           | 103 |
| a) Les données architecturales . . . . .                                                | 103 |
| b) Les données quantitatives . . . . .                                                  | 104 |
| * Répartition en classes diamétriques . . . . .                                         | 104 |
| * Surface terrière . . . . .                                                            | 105 |
| * Volume . . . . .                                                                      | 106 |
| * Le cas des bas-fonds . . . . .                                                        | 107 |
| c) Conclusion . . . . .                                                                 | 110 |

#### IV

|                                                                                                  |     |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| LES ENSEMBLES SOUS-JACENTS . . . . .                                                             | 110 |
| SUR LA VARIATION DU NOMBRE D'HOPLEXOLS . . . . .                                                 | 114 |
| INFLUENCE DE LA PENTE ET DE L'ARCHITECTURE FORESTIERE<br>SUR LA POPULATION DE PALMIERS . . . . . | 115 |
| DEUXIÈME EXEMPLE : UNE FORÊT SUR RELIEF PLAT . .                                                 | 119 |
| 1. Situation et échantillonnage . . . . .                                                        | 119 |
| 2. Composition floristique . . . . .                                                             | 120 |
| 3. Architecture et paramètres quantitatifs . . . . .                                             | 122 |
| TROISIÈME EXEMPLE : UNE FORÊT SUR<br>AFFLEUREMENT ROCHEUX . . . . .                              | 124 |
| 1. Topographie . . . . .                                                                         | 124 |
| 2. Composition floristique . . . . .                                                             | 124 |
| 3. Architecture et paramètres quantitatifs . . . . .                                             | 126 |
| EN CONCLUSION . . . . .                                                                          | 128 |
| CHAPITRE IV. ARCHITECTURE FORESTIÈRE ET SÉQUENCE<br>TOPOGRAPHIQUE . . . . .                      | 131 |
| REMARQUE PREMIMINAIRE . . . . .                                                                  | 131 |
| EXEMPLE EN AMAZONIE CENTRALE . . . . .                                                           | 131 |
| 1. Les ensembles arborescents supérieurs . . . . .                                               | 131 |
| a) Relevés de sommet . . . . .                                                                   | 131 |
| b) Relevés de haut de pente . . . . .                                                            | 137 |
| c) Relevés de pente . . . . .                                                                    | 137 |
| d) Relevés de bas-fonds hydromorphes . . . . .                                                   | 138 |
| 2. Les ensembles sous-jacents . . . . .                                                          | 138 |
| 3. En conclusion . . . . .                                                                       | 139 |
| 4. Les palmiers et la séquence topographique . . . . .                                           | 142 |

|                                                                |     |
|----------------------------------------------------------------|-----|
| a) Sur sol drainé . . . . .                                    | 142 |
| b) Sur sol hydromorphe . . . . .                               | 146 |
| EXEMPLE DU SUD-OUEST IVOIRIEN . . . . .                        | 147 |
| 1. Données topographiques et pédologiques . . . . .            | 147 |
| 2. Les ensembles arborescents supérieurs . . . . .             | 147 |
| a) Relevés de sommet . . . . .                                 | 147 |
| b) Relevés de haut de pente . . . . .                          | 148 |
| c) Relevés de pente . . . . .                                  | 148 |
| d) Relevés de bas de pente . . . . .                           | 148 |
| e) Relevés de bas-fond hydromorphe . . . . .                   | 154 |
| 3. Les ensembles sous-jacents . . . . .                        | 154 |
| 4. En conclusion . . . . .                                     | 155 |
| LA VARIATION TOPOSEQUENTIELLE . . . . .                        | 156 |
| L'IMBRICATION DES ENSEMBLES STRUCTURAUX . . . . .              | 159 |
| LE DEPLOIEMENT VERTICAL DE L'ARCHITECTURE FORESTIERE . . . . . | 159 |
| RESUME SUR LA VARIABILITE ARCHITECTURALE . . . . .             | 167 |
| C, ARCHITECTURE COMPARÉE DES FORÊTS TROPICALES HUMIDES . .     | 173 |
| CHAPITRE V, L' ARCHITECTURE COMPARÉE DE DEUX FORÊTS            |     |
| AMAZONIENNES . . . . .                                         | 175 |
| LES FORETS DES MARGES DU TOCANTINS . . . . .                   | 178 |
| 1. Présentation des Zones 5, 6 et 8 .. . . .                   | 178 |
| 2. Architecture et composition floristique . . . . .           | 179 |
| a) Les ensembles arborescents supérieurs . . . . .             | 179 |

## VI

|                                                                                  |     |
|----------------------------------------------------------------------------------|-----|
| * L'architecture . . . . .                                                       | 179 |
| * Les principales composantes floristiques . .                                   | 180 |
| * Répartition en classes diamétriques . . . .                                    | 185 |
| * Surface terrière et volume . . . . .                                           | 185 |
| b) Les ensembles arborescents moyens . . . . .                                   | 187 |
| c) Les ensembles arbustifs . . . . .                                             | 189 |
| d) Les ensembles arbustifs inférieurs et herbacés                                | 191 |
| e) En résumé . . . . .                                                           | 191 |
| 3. Mosaïque forestière et dimensions des arbres . . .                            | 191 |
| a) La place du <u>Bertholletia excelsa</u> . . . . .                             | 193 |
| * Fréquence . . . . .                                                            | 193 |
| * Surface terrière et volume . . . . .                                           | 194 |
| * Tempérament et stratégie . . . . .                                             | 194 |
| b) La dynamique forestière . . . . .                                             | 200 |
| 4. Caractéristiques de l'architecture de ces forêts<br>du Tocantins . . . . .    | 202 |
| LES FORETS D'AMAZONIE CENTRALE . . . . .                                         | 203 |
| 1. Architecture, composition floristique et<br>paramètres quantitatifs . . . . . | 203 |
| a) Les ensembles arborescents supérieurs . . . .                                 | 203 |
| * L'architecture . . . . .                                                       | 203 |
| * Les principales composantes floristiques . .                                   | 204 |
| * Répartition en classes diamétriques et<br>surface terrière . . . . .           | 206 |
| b) Les ensembles arborescents moyens,<br>arbustifs et herbacés . . . . .         | 209 |
| 2. Dynamique et mosaïque des forêts d'Amazonie centrale                          | 210 |
| DEUX ARCHITECTURES BIEN DIFFERENTES . . . . .                                    | 210 |
| MOSAÏQUE FORESTIERE ET TYPES BIOLOGIQUES . . . . .                               | 212 |

|                                                                                     |     |
|-------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| CHAPITRE VI. COMPARAISON AVEC D'AUTRES FORÊTS PRIMAIRES<br>ET SECONDAIRES . . . . . | 227 |
| FORETS DU SUD-OUEST IVOIRIEN . . . . .                                              | 227 |
| 1. Le niveau arborescent supérieur . . . . .                                        | 227 |
| 2. Le niveau arborescent moyen . . . . .                                            | 230 |
| 3. Le niveau arbustif . . . . .                                                     | 231 |
| 4. Le niveau arbustif inférieur et herbacé . . . . .                                | 233 |
| 5. En résumé . . . . .                                                              | 234 |
| FORETS DE GUYANE FRANCAISE ET DU MEXIQUE . . . . .                                  | 235 |
| 1. En forêt guyanaise . . . . .                                                     | 235 |
| 2. En forêt mexicaine . . . . .                                                     | 240 |
| FORETS SECONDAIRES AGEES . . . . .                                                  | 242 |
| RESUME DE L'ANALYSE ARCHITECTURALE COMPAREE . . . . .                               | 255 |
| D. ARCHITECTURE FORESTIERE ET COMPORTEMENTS DES PLANTES , ,                         | 257 |
| CHAPITRE VII. DES PLANTES LIGNEUSES ET DES PALMIERS. , , ,                          | 259 |
| DYNAMIQUE SPATIALE ET ARCHITECTURE FORESTIERE . . . . .                             | 259 |
| 1. Les ensembles structuraux supérieurs . . . . .                                   | 259 |
| 2. L'ensemble structural moyen . . . . .                                            | 260 |
| 3. Les ensembles structuraux arbustifs . . . . .                                    | 260 |
| 4. Les ensembles structuraux arbustifs inférieurs . . . . .                         | 261 |
| 5. Les arbres pionniers . . . . .                                                   | 268 |
| ARCHITECTURE FORESTIERE ET TENDANCES EVOLUTIVES . . . . .                           | 269 |
| 1. Chez les Dicotylédones arborescentes et arbustives . . . . .                     | 269 |
| 2. Chez les palmiers amazoniens . . . . .                                           | 275 |

## VIII

|                                                     |     |
|-----------------------------------------------------|-----|
| CONCLUSION SUR L' ESPACE FORESTIER AÉRIEN . . . . . | 287 |
|-----------------------------------------------------|-----|

## DEUXIÈME PARTIE

|                               |     |
|-------------------------------|-----|
| L' ESPACE FORESTIER RACINAIRE | 295 |
|-------------------------------|-----|

|                                                          |     |
|----------------------------------------------------------|-----|
| CHAPITRE VIII. LE MILIEU EXPLOITÉ ET LES AXES RACINAIRES | 299 |
|----------------------------------------------------------|-----|

|                              |     |
|------------------------------|-----|
| LE MILIEU EXPLOITE . . . . . | 299 |
|------------------------------|-----|

|                                                        |     |
|--------------------------------------------------------|-----|
| 1. L'eau . . . . .                                     | 299 |
| 2. La matière organique . . . . .                      | 300 |
| a) Dans le sol et la litière . . . . .                 | 300 |
| b) Dans la végétation . . . . .                        | 301 |
| c) Les animaux et l'exploitation racinaire . . . . .   | 308 |
| d) Matière organique et cycle sylvigénétique . . . . . | 308 |
| e) En conclusion . . . . .                             | 309 |

|                                                  |     |
|--------------------------------------------------|-----|
| LES AXES RACINAIRES ET LEURS FONCTIONS . . . . . | 309 |
|--------------------------------------------------|-----|

|                                                 |     |
|-------------------------------------------------|-----|
| 1. Macrorhizes et brachyrhizes . . . . .        | 309 |
| 2. Le chevelu racinaire et la feuille . . . . . | 312 |
| 3. Pneumatophores et contreforts . . . . .      | 313 |
| a) Les pneumatophores . . . . .                 | 313 |
| b) Les contreforts . . . . .                    | 314 |

|                                                                              |     |
|------------------------------------------------------------------------------|-----|
| CHAPITRE IX. L' ARCHITECTURE ET LA DYNAMIQUE SPATIALE<br>RACINAIRE . . . . . | 321 |
|------------------------------------------------------------------------------|-----|

|                                                               |     |
|---------------------------------------------------------------|-----|
| LE CHAMP D'UNE ETUDE ARCHITECTURALE DES SYSTEMES RACINAIRES . | 321 |
|---------------------------------------------------------------|-----|

|                                                            |     |
|------------------------------------------------------------|-----|
| L'ENRACINEMENT DES PLANTES LIGNEUSES FORESTIERES . . . . . | 328 |
|------------------------------------------------------------|-----|

## IX

|                                                        |     |
|--------------------------------------------------------|-----|
| 1. Les Dicotylédones monocaules du sous-bois . . . . . | 328 |
| 2. Les arbustes ramifiés du sous-bois . . . . .        | 330 |
| 3. Les arbres de 10 à 25 mètres de hauteur . . . . .   | 331 |
| 4. Les grands arbres . . . . .                         | 331 |
| LA DYNAMIQUE SPATIALE RACINAIRE . . . . .              | 350 |
| 1. Les phases du développement racinaire . . . . .     | 350 |
| 2. Exploration et exploitation du milieu . . . . .     | 351 |
| 3. A la recherche de l'eau . . . . .                   | 353 |
| 4. Ecotopes racinaires et aériens . . . . .            | 357 |
| CONCLUSION SUR L' ESPACE FORESTIER RACINAIRE . . . . . | 361 |
| CONCLUSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES . . . . .          | 367 |
| N O T E S . . . . .                                    | 375 |
| BIBLIOGRAPHIE . . . . .                                | 384 |
| INDEX DES TAXONS CITÉS . . . . .                       | 414 |

## PRESENTATION

### BUTS ET MOTIVATIONS

---

Comparer l'architecture des forêts tropicales humides pour déceler leurs caractères communs et leurs divergences et établir un schéma d'organisation propre à ces formations végétales, tel est le premier but de ce travail. Le deuxième est d'appréhender le rôle de l'architecture forestière dans la spécialisation des espèces et tenter d'entrevoir l'évolution des formes arbustives et arborescentes. Le troisième, enfin, est d'illustrer une méthode nouvelle d'investigation sur la végétation forestière qui intègre les récentes données sur l'architecture des arbres et des forêts.

Notre approche découle en ligne droite des travaux de R.A.A. OLDEMAN (1974 a et b, 1978, 1979). Elle y puise les riches idées qui ont dévoilé et traduit les processus de sylvigénèse en forêt tropicale humide, processus pressentis, certes depuis longtemps, mais qui, exposés dans son oeuvre, offrent une vision globale de la dynamique forestière. Elle en diffère par une investigation non plus orientée de la partie au tout, mais du tout à la partie.

Ainsi, la compréhension du comportement de l'arbre conduit l'auteur à celle de la dynamique forestière. Notre démarche est inverse, elle fait abstraction de l'individu végétal, et ne considère que des parties de plantes (feuillages, branches, troncs, etc...) qui prennent une signification dynamique à la lueur de ses travaux : nous décrivons des volumes végétaux, indépendamment des individus et des espèces.

A la suite de nombreux auteurs, nous développerons l'analogie entre une forêt et un organisme ; elle aura ici des conséquences méthodologiques.

Cette analogie est limitée au plan floristique comme le souligne SCHNELL (1964), la composition floristique d'un groupement ne dépendant pas de facteurs génétiques : "bien des faits, dans la biologie d'une société végétale, ont pu susciter une comparaison avec celle d'un individu (...). Une différence fondamentale s'opposerait à pousser trop loin cette comparaison. L'individu, certes, dépend, dans une large mesure du milieu (il n'y a qu'à voir les structures d'ombre et de lumière que peut revêtir une même plante), mais sa constitution est déterminée génétiquement. Le groupement végétal, par contre - qu'il s'agisse d'association ou de groupement écologique - n'est nullement fixé de façon irrévocable par un tel déterminisme interne (...) : la simple introduction d'une espèce étrangère peut en modifier les données."

Par contre, le génome intervient directement au niveau de l'architecture du groupement par la spécialisation biologique des espèces : un sous-bois où l'énergie lumineuse est faible ne peut être réalisé avec des espèces arbustives héliophiles. Au sein d'un groupement végétal, au travers des différents états de spécialisation, les végétaux sont interdépendants. Les facteurs génétiques définissent les seuils fonctionnels ; les autres végétaux du groupement moduleront les facteurs écologiques, principalement la lumière au niveau aérien. Ces relations entre les végétaux des différents états de spécialisation aboutissent à un autoréglage du groupement végétal qui se traduit par sa dynamique interne.

Nous analyserons donc le groupement végétal de la forêt tropicale humide dans sa totalité, indépendamment de sa floristique.

Il est clair en effet, que la seule floristique ne peut définir une végétation mais seulement la caractériser : ainsi, une "forêt à Uapaca" pourra correspondre à un éventail de groupements végétaux possibles. Une espèce introduite modifiera la composition floristique sans toutefois perturber ni l'architecture, ni la dynamique de la végétation ; elle remplacera telle autre espèce de comportement identique.

Le Cecropia peltata en est un exemple remarquable : introduit en Côte d'Ivoire, il remplace le Musanga cecropioides, dans l'Est du pays, réalisant des végétations de même architecture et jouant un rôle identique dans la succession.

La méthodologie présentée a été développée en Côte d'Ivoire. Elle répondait à une double nécessité. D'une part, nous recherchions une méthode de description des végétations forestières plus souple et d'exécution plus rapide que le dessin d'un "profil". D'autre part, nous devions décrire des végétations secondaires dont l'hétérogénéité architecturale, mais aussi l'absence de réitération adaptative chez les arbustes pionniers constituant les premiers stades de la succession, se prêtaient mal à l'interprétation du profil dessiné développée par OLDEMAN (1974a).

Notre rencontre avec J.F. RICHARD, géographe, fut déterminante. Il demandait de définir des diagnoses de la végétation.

Curieusement, l'origine de ces diagnoses est à rechercher au niveau racinaire. Nos travaux sur les systèmes racinaires nous ont conduit à retenir deux types d'axes (KAHN 1977) et à montrer un gradient dans la différenciation plagiotrope avec, au plus haut niveau, les chevelus racinaires. Le végétal devient alors un système symétrique d'axes conducteurs qui produisent deux entités fonctionnelles assimilatrices : les chevelus racinaires et les feuilles (KAHN 1975). Ce fut notre point de départ, les notions d'architecture développées par HALLE et OLDEMAN (1970), OLDEMAN (1974a), nous servant de bases conceptuelles pour définir les diagnoses.

Un vocabulaire pour décrire le milieu naturel fut publié (RICHARD, KAHN et CHATELIN 1977). Parallèlement et durant une année, nous avons testé cette méthode en décrivant des végétations secondaires (KAHN 1978a et b) et primaires. A partir de ces définitions et observations, un nouveau texte méthodologique, consacré à la description des végétations forestières tropicales, fut rédigé en collaboration avec J.L. GUILLAUMET (1978-1979).

En Côte d'Ivoire, nous avons multiplié les relevés en articulant les descriptions morpho-structurales aux données floristiques : dans les forêts secondaires, pour analyser les processus de reconstitution de la forêt (KAHN 1982) ; en forêt primaire pour dégager la variation de l'architecture forestière le long de la séquence topographique et démasquer l'effet de la déclivité. C'est en Amazonie brésilienne que nous avons pu confronter cette méthode au cycle sylvigénétique auquel elle était théoriquement moulée, l'occasion nous étant donnée de pouvoir concentrer les relevés dans une même zone forestière.

Par ailleurs, la confrontation de forêts de zones géographiquement différentes d'Amazonie et de Côte d'Ivoire permettait d'entreprendre une analyse comparée de leur architecture. Un bilan s'imposait. Il aurait été incomplet sans un retour à notre point de départ : les systèmes racinaires.

La première partie de l'ouvrage est consacrée à l'espace aérien des forêts tropicales humides.

Dans un premier temps, nous développerons la méthode descriptive morpho-structurale utilisée pendant six années dans les végétations primaires et secondaires de Côte d'Ivoire et d'Amazonie brésilienne. Cette présentation sera plus un bilan critique qu'un simple exposé méthodologique.

Dans un second temps, nous dégagerons la variabilité architecturale due au propre cycle sylvigénétique de celle due aux facteurs du milieu et évaluerons leur incidence respective sur la végétation. Avant d'entreprendre une étude comparée de l'architecture des forêts, il était en effet nécessaire de bien cerner les facteurs de variabilité inhérents à la nature de la végétation (cycle sylvigénétique) d'une part et ceux liés au modelé (topographie et sols) d'autre part.

La troisième étape fera l'objet d'une analyse comparée de plusieurs forêts géographiquement distinctes : au-delà des variations précédemment définies, nous tenterons de préciser les caractéristiques propres à chacune d'elles. La comparaison de deux forêts d'Amazonie brésilienne,

l'une dominée par de grands arbres, l'autre constituée d'arbres plus petits, mettra en évidence l'impact de la dimension de l'édifice arborescent sur l'architecture et la dynamique de la végétation. La forêt amazonienne, comme les forêts tropicales humides d'Asie, est marquée par l'expansion de la famille des palmiers qui y a réalisé une véritable "radiation adaptative", d'autant plus remarquable que ces plantes sont aisément reconnaissables. La confrontation des populations de palmiers de ces deux forêts d'architecture tant différente, nous conduira à relier l'absence, la présence ou l'abondance de certains types biologiques (palmiers acaules, palmiers à tronc bien développé) à l'architecture et à la dynamique forestières, en fait à l'absence, à la présence ou l'abondance de grands arbres.

Enfin, dans une dernière étape, nous confronterons les plantes selon leur place dans l'architecture forestière pour tenter d'appréhender leurs tendances évolutives au sein du milieu forestier.

Les palmiers tiennent, dans ce travail, une place importante qui reflète le rôle joué par ces plantes dans l'écosystème forestier amazonien. Présentant des comportements très différents, ils constituent un excellent matériel pour cette confrontation plante-architecture forestière ; comme le souligne MANGENOT (1969) : "Il est important de remarquer que partout dans le monde tropical, même en Afrique où les espèces de Palmiers sont peu nombreuses, à fortiori en Amérique et en Asie-Insulinde où cette famille est représentée par des milliers d'espèces, celles-ci offrent, dans les mêmes milieux, un assortiment, sinon de tous les types biologiques, du moins de plusieurs types très différents (phanérophytes et chaméphytes ; phanérophytes, chaméphytes, hémicryptophytes)."

La seconde partie de l'ouvrage est consacrée à l'espace racinaire des forêts tropicales humides. Elle reprend des travaux publiés (KAHN 1977, 1980), d'autres laissés, jusqu'à présent, sous forme de rapport ronéotypé (KAHN 1978). Les observations utilisées ont été obtenues en Côte d'Ivoire. Elles sont traitées dans une optique nouvelle qui confronte le milieu exploitable et la dynamique racinaire.

## LES FORÊTS ÉTUDIÉES

---

Toutes les forêts étudiées dans ce travail sont des forêts tropicales denses humides "primaires", c'est-à-dire où l'action de l'homme ne peut être perçue avec certitude. Une très large terminologie s'applique à ces formations végétales, récapitulée par ROLLET (1974). Récemment, TROCHAIN (1980) propose "forêt dense humide intertropicale primaire". A l'opposé, les forêts secondaires, au sens utilisé ici, résultent de l'évolution de la végétation après intervention humaine.

Toutes les forêts d'Amazonie étudiées sont dites de "terre ferme" et comprennent leurs zones hydromorphes. Les forêts inondées d'igapó et de varzea dont BRAGA (1979) et PRANCE (1980) précisent les définitions, n'ont pas été abordées. Cette dénomination de "forêt de terre ferme" s'applique tout à fait aux forêts ivoiriennes analysées ; elle n'est cependant pas communément utilisée pour la végétation africaine.

Nous présenterons ici les principales caractéristiques des milieux forestiers considérés. Les données complémentaires plus stationnelles, floristiques, topographiques et pédologiques, seront précisées au fur et à mesure de l'analyse de chacune des forêts.

### 1. AMAZONIE BRÉSILIENNE

Des données générales sur les écosystèmes forestiers amazoniens ont été réunies par HERRERA et al. (1978), PIRES (1974, 1979), BRAGA (1979), sur la flore et son évolution par PRANCE (1978).

FITTKAU et al. (1975 a et b) régionalisent l'Amazonie selon les paramètres chimiques des eaux ; ils distinguent particulièrement la région d'Amazonie centrale.

a) Amazonie du Pará

\* Situation

Les forêts étudiées se situent dans la vallée du fleuve Tocantins entre les villes de Túcúruí et de Itupiranga (3° 30' - 5° Lat.S ; 49° - 49°30' Long.W). Huit zones forestières seront différemment analysées, elles se répartissent comme suit (figure 1 A) :

Rive droite du fleuve Tocantins :

Zone 1 : se situe face à la ville de Túcúruí, aux environs immédiats de la rivière nommée Gagancho.

Zone 2 : face au lieu-dit "Breu Branco".

Zone 6 : près du lieu-dit "Chiquerão," face à la ville de Jatobal, quelques km au Nord.

Zone 8 : face à la ville de Itupiranga, environ 1 km plus au Nord.

Rive gauche du fleuve Tocantins :

Zone 3 : forêt située à 30 km au sud de la ville de Túcúruí

Zone 4 : à 60 km au Sud de la ville de Túcúruí

Zone 5 : face à la zone 6, 1 km plus au Sud, près du lieu-dit "Remansão".

Zone 7 : entre les villes de Jatobal et de Itupiranga.

Ces zones n'offrent pas de différences floristiques majeures (PIRES, com. pers.). Elles sont caractérisées par la présence de grands arbres dont Bertholettia excelsa qui, dans certains relevés, peut devenir très abondant.

\* Climat

Le climat est tropical humide avec une pluviosité moyenne annuelle proche de 2,5 mètres. La période des pluies s'étend de décembre à mai avec un maximum de janvier à avril. La saison sèche, de juin à novembre, est particulièrement forte en septembre (Figure 2 et Tableau 1). La température moyenne varie peu, les mois les plus chauds correspondent aux mois les plus secs.

## FIGURE 1.-

## Les forêts étudiées en Amazonie brésilienne

## A - Amazonie du Pará

Ces forêts vont être submergées. Un barrage gigantesque a été construit à Tucuruí. Une région d'environ 2 500 km<sup>2</sup> sera inondée. La ville de Jatobal est déjà réduite à quelques cases abandonnées. Quelques vieux "caboclos" s'accrochent à leur terre et récoltent toujours, dans la sylvie condamnée, les noix du Brésil qui seront, une ultime fois, exportées vers nos contrées.

## B - Amazonie centrale

Cette forêt basse faite de petits arbres n'a guère d'allure vue de la piste, pour qui connaît les forêts de l'Ancien Monde. Mais une fois le sous-bois pénétré, elle révèle une grande richesse en formes biologiques...

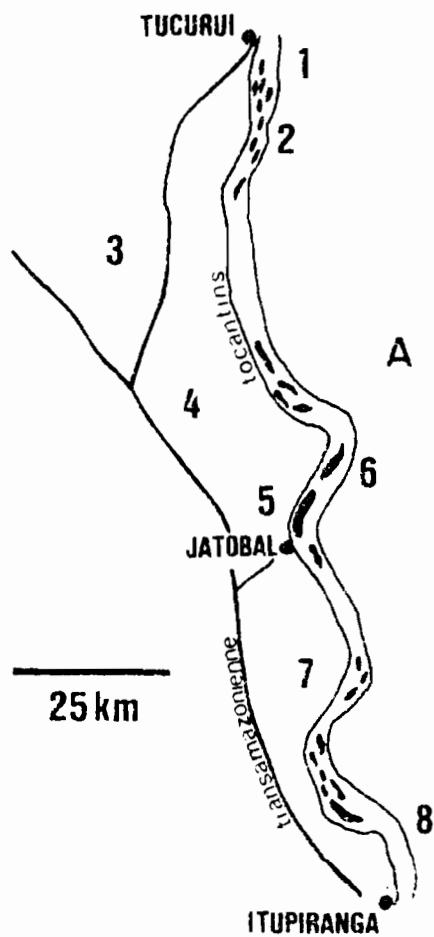
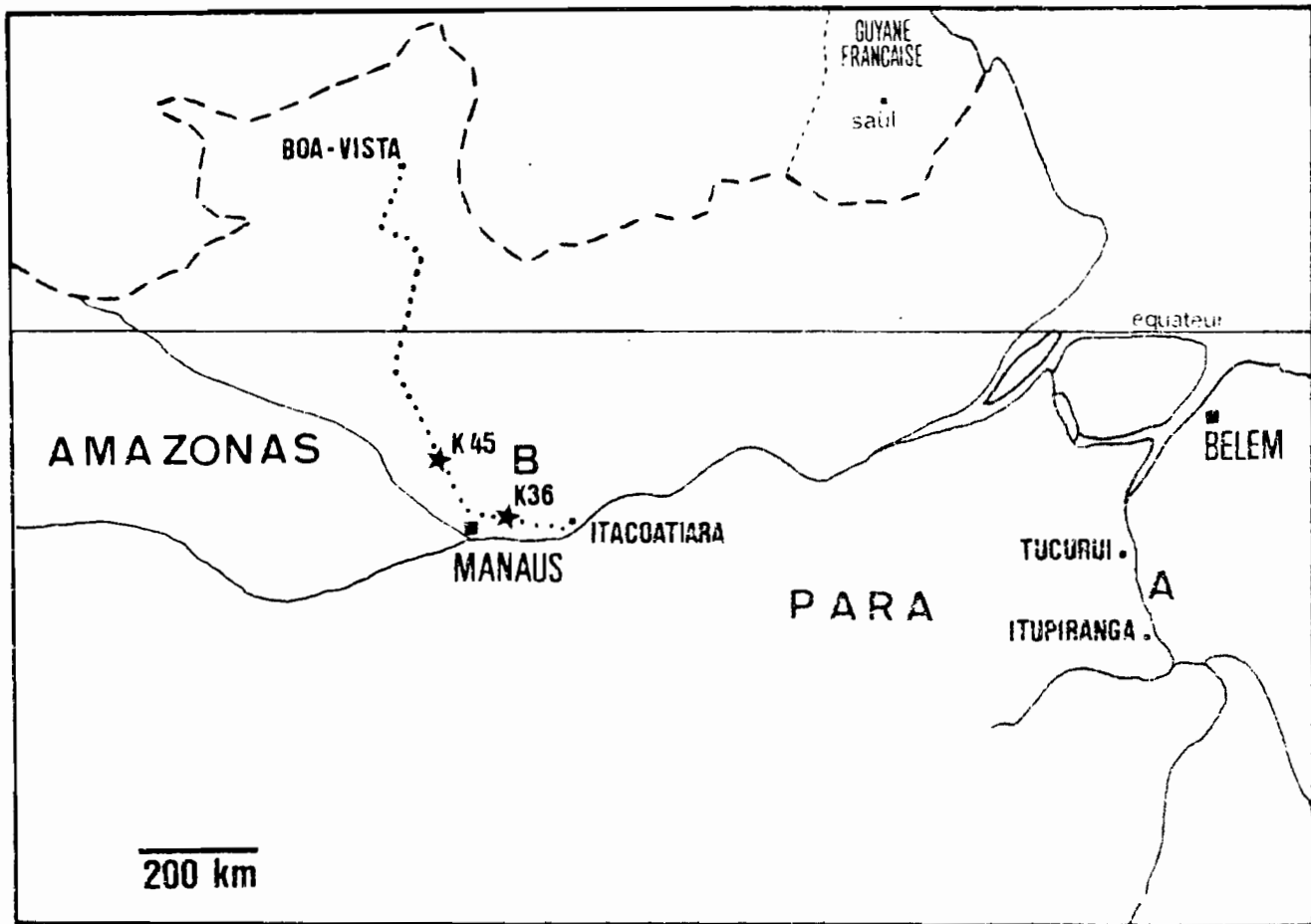


FIG. 1

FIGURE 2.-

## Précipitations et évapotranspiration potentielle en Amazonie du Pará

----- Précipitations ; ..... Evapotranspiration potentielle

TABLEAU 1.- Données climatiques de la région de Tucuruí (Pará) fournies par la station climatologique principale de l'Institut National de Météorologie du Pará.

P = précipitations moyennes, période 1971-1979.

EP = Evapotranspiration potentielle, période 1971-1979.

T = Température mensuelle moyenne sur la même période.

| Mois      | P (mm) | EP (mm) | T° C | (P - EP) |       |
|-----------|--------|---------|------|----------|-------|
| Janvier   | 374    | 122     | 25.6 | 252      | -     |
| Février   | 391    | 109     | 25.5 | 282      | -     |
| Mars      | 460    | 140     | 26.3 | 320      | -     |
| Avril     | 441    | 122     | 25.8 | 319      | -     |
| Mai       | 243    | 126     | 26.0 | 117      | -     |
| Juin      | 113    | 122     | 25.0 | -        | 53    |
| Juillet   | 66     | 119     | 26.0 | -        | 63    |
| Août      | 35     | 98      | 25.8 | -        | 50    |
| Septembre | 33     | 83      | 26.3 | -        | 50    |
| Octobre   | 59     | 91      | 26.7 | -        | 32    |
| Novembre  | 99     | 110     | 26.5 |          | 11    |
| Décembre  | 178    | 143     | 26.3 | 35       | -     |
|           | -----  | -----   |      | -----    | ----- |
| An        | 2 492  | 1 385   |      | + 1325   | - 259 |

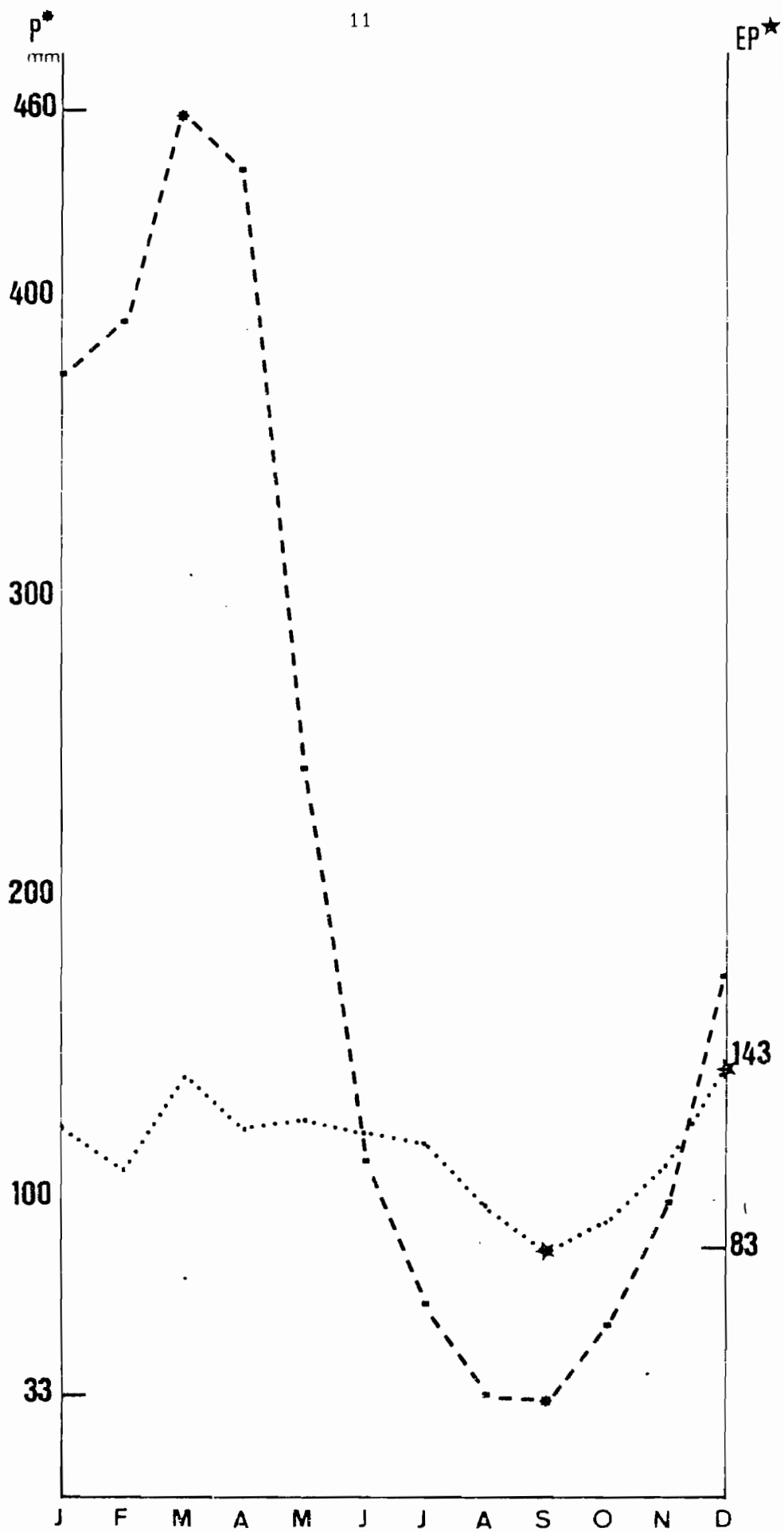


FIG. 2

FIGURE 3.-

## Précipitations et Evapotranspiration potentielle en Amazonie centrale

----- Précipitations ; ..... Evapotranspiration potentielle

TABLEAU 2.- Données climatiques en Amazonie centrale (selon RIBEIRO,  
1977 et VILLA NOVA et al. 1976.

Tableau établi par RANZANI 1980.

P = précipitations moyennes

EP = évapotranspiration potentielle (1931-1960)

T = température mensuelle moyenne

| Mois      | P (mm) | EP (mm) | T°C  | (P - EP)      |
|-----------|--------|---------|------|---------------|
| Janvier   | 282    | 117     | 25.9 | 165           |
| Février   | 279    | 117     | 25.8 | 162           |
| Mars      | 331    | 114     | 25.8 | 217           |
| Avril     | 314    | 108     | 25.8 | 206           |
| Mai       | 295    | 117     | 26.4 | 178           |
| Juin      | 135    | 123     | 26.6 | 12            |
| Juillet   | 138    | 138     | 26.9 | -             |
| Août      | 96     | 153     | 27.5 | - 53          |
| Septembre | 87     | 156     | 27.9 | - 69          |
| Octobre   | 123    | 150     | 27.7 | - 27          |
| Novembre  | 176    | 138     | 27.3 | 38            |
| Décembre  | 222    | 123     | 26.7 | 93            |
| An        | 2 478  | 1 554   |      | + 1 074 - 153 |

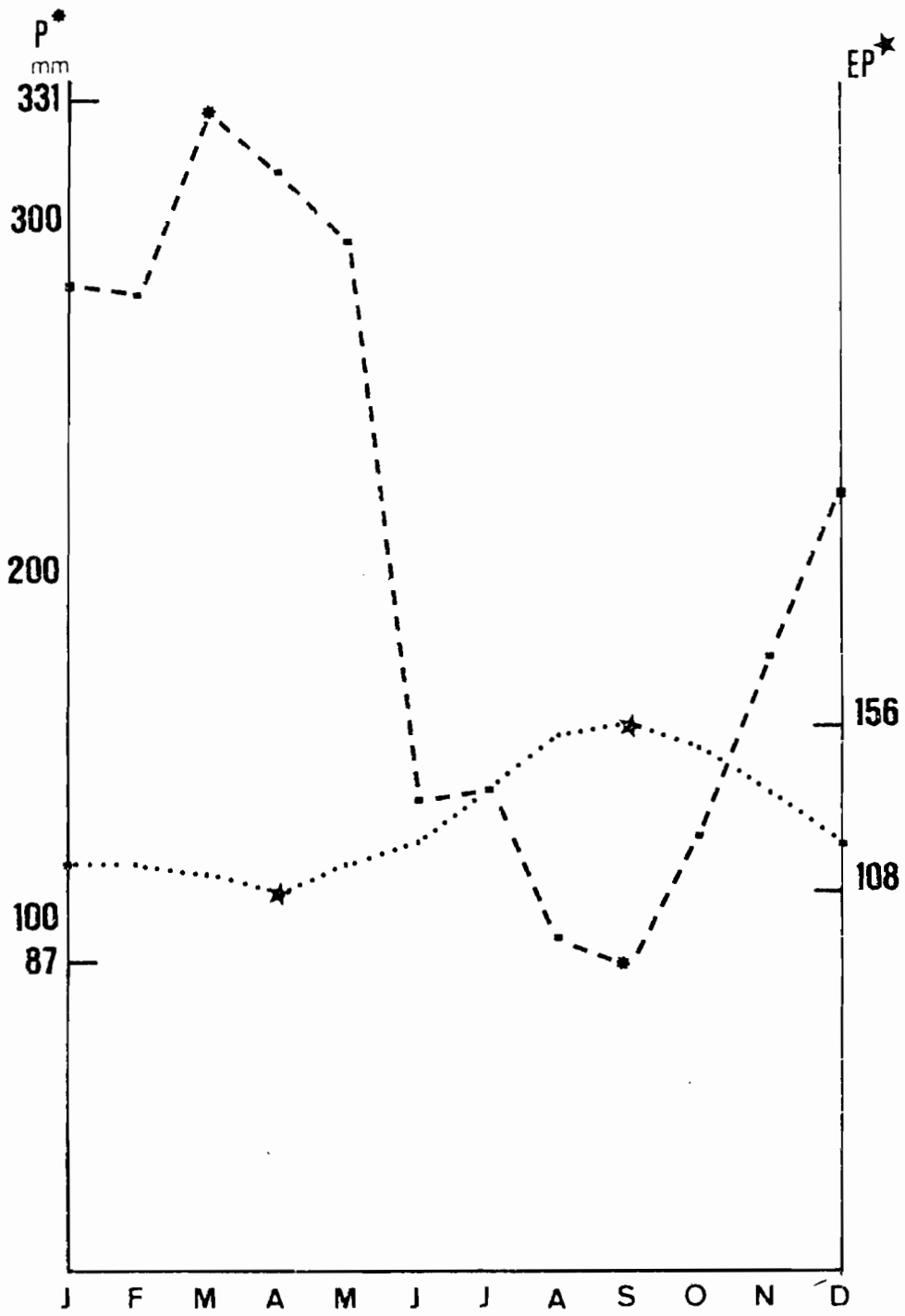


FIG. 3

### \* Topographie et sols

Le modelé, différemment accidenté selon les zones, dessine des crêtes plus ou moins étroites et des pentes à déclivité forte (jusqu'à 40 %). La zone 4 se distingue par des affleurements rocheux ; la zone 3 est quasi plate.

Selon RANZANI (1978), les forêts à Bertholettia excelsa de cette région du Pará recouvrent principalement des sols du groupe "lato-solo vermelho amarelo."

### b) Amazonie centrale

#### \* Situation

Deux forêts d'Amazonie centrale des environs de Manaus ont été étudiées, l'une située à 45 km de la ville sur la route Manaus-Boa Vista, dans la réserve de la Station expérimentale de Sylviculture tropicale de l'I.N.P.A., délimitée par cette même route et le Rio Cuieiras, affluent du Rio Negro (2° 35' - 2° 40' Lat. Sud ; 60° - 60° 20' Long.W.) ; l'autre située au km 36 de la route Manaus - Itacoatiara (Figure 1B).

#### \* Climat

Selon la classification de THORNWAITE (1948), RIBEIRO (1976) qualifie le climat du type B3 A'a', c'est-à-dire humide avec un déficit hydrique faible ou nul, mégathermique avec une évapotranspiration potentielle également répartie sur toute l'année.

La pluviosité est voisine de 2,5 mètres par an. La saison des pluies s'étend de décembre à mai, la saison sèche de juin à novembre. La température moyenne est de 26°5 C ; de 25°8 C en février pendant les pluies, elle monte à 27°9 C en septembre durant la saison sèche.

Le Tableau 2, établi par RANZANI (1980), récapitule des données climatiques présentées par VILLA NOVA et al. (1976) pour l'évapotranspiration potentielle et RIBEIRO (1977) pour les précipitations (figure 3).

Dans la forêt de la Station expérimentale de Sylviculture tropicale de l'INPA (km 45), LEOPOLDO et al. (1982) estiment à 4,1 mm l'évapotranspiration journalière moyenne entre le 02.02.80 et le 10.02.81, avec 2088,9 mm de précipitations et 1548,2 mm d'évapotranspiration sur cette même période.

#### \* Topographie et sols

Le relief est accidenté, des plateaux étroits se terminent en crêtes, les vallées encaissées sont occupées par des bas-fonds hydromorphes (Projeto RADAMBRASIL, 1978).

Les plateaux et les pentes (25 à 40 %) présentent des sols très argileux qualifiés de "latosolo amarelo distrofico" (Projeto RADAMBRASIL 1976) étudiés par RANZANI (1980) et CHAUVEL (1981). RANZANI montre que dans la plupart des stations, l'eau est disponible toute l'année entre 1.3 et 2.7 mètres de profondeur, alors que dans quelques autres, elle manque durant trois mois par an à cette même profondeur.

## 2. SUD-OUEST DE LA COTE D'IVOIRE

Les forêts étudiées se situent dans le Sud-ouest de la Côte d'Ivoire, dans les régions de Tai, Grabo et entre San Pedro et Sassandra, près du village de Monogaga (Figure 4).

Les grandes données géographiques, géomorphologiques, géologiques, pédologiques et climatiques ont largement été exposées par AVENARD et al. (1971). Une étude synthétique sur la flore et la végétation de cette région a été présentée par GUILLAUMET (1967) qui résume en ces termes les principaux traits climatiques de Grabo à Sassandra : "La première (zone de Grabo) est équatoriale avec absence de saisons sèches, pluviosité et humidité atmosphérique élevées, durée d'insolation faible. La seconde (zone de Sassandra) est subéquatoriale : deux saisons sèches marquées, la grande accentuée par le passage de la branche continentale de l'alizé boréal, 1m d'eau de moins qu'à Grabo, mais humidité atmosphérique encore élevée, durée d'insolation plus forte. L'ensemble de la

## FIGURE 4.-

Les forêts étudiées en Côte d'Ivoire

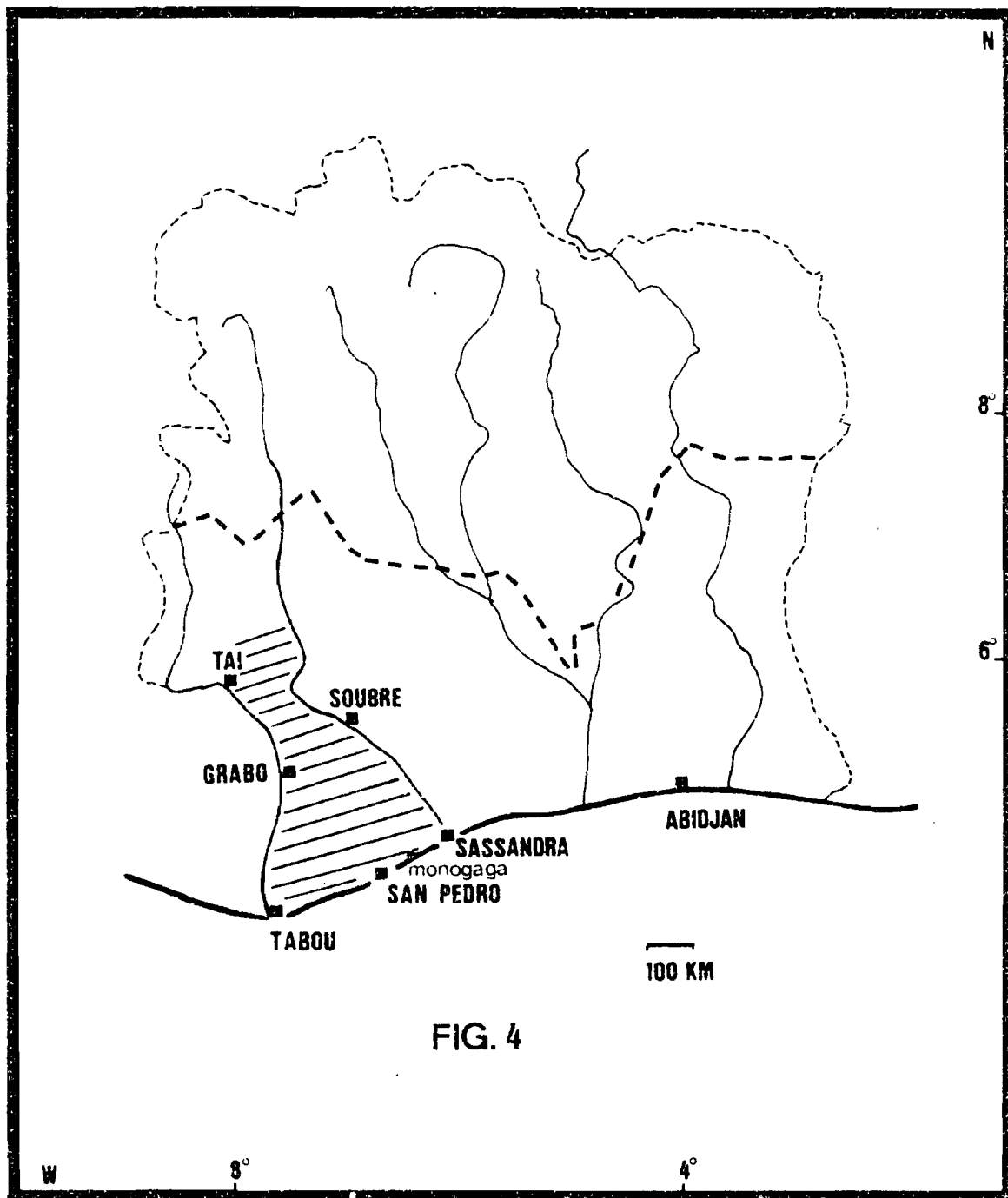
----- Limite septentrionale de la forêt tropicale humide.

en hachures : la région du Sud-Ouest.

"... le Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire est une région naturelle : plaines et plateaux de l'extrémité orientale du massif tropical africain qui, du Sierra Leone au fleuve Sassandra, présente des caractères floristiques originaux dont l'explication est à rechercher dans l'histoire de la végétation. Sa superficie dépasse légèrement 28 000 km<sup>2</sup>, soit moins du dixième de celle de la Côte d'Ivoire (315 000 km<sup>2</sup>) ; à titre de comparaison rappelons que la Belgique couvre 30 507 km<sup>2</sup>" (GUILLAUMET 1967).

Cette région est en proie à une immigration intensive. Ainsi, entre janvier 1971 et avril 1975, l'effectif des allochtones est passé de 1 480 (42.5 % de la population) à 9 875 (81.1 % de la population) pour le canton Bakwé de la sous-préfecture de Soubré (sources A. SCHWARZ, ORSTOM Abidjan, 1978).

Le Parc National de Tai a été créé, il reste l'un des derniers bastions de la forêt ivoirienne.



région se situe entre ces deux types." En conclusion, l'auteur constate que la végétation de Grabo présente "un maximum de richesse et d'exubérance", celle de la zone de Sassandra, "une légère imprégnation d'espèces de forêt semi-décidue."

Un parc météorologique fonctionne sur la station écologique de Tai depuis avril 1978. Les mesures ont été présentées par CARDON (1979) et MONTENY (1983). La moyenne annuelle des précipitations de 1978 à 1982 est de 1811 mm. Les autres données sont trop ponctuelles pour être généralisées comme le souligne MONTENY (l.c.) : "La clairière de 2 ha où est installé le parc météorologique agit comme une cuvette où l'effet de serre est très peu marqué. Dans ces conditions, les données climatiques..., doivent être considérées comme valables uniquement pour ce qu'elles représentent et ne peuvent être utilisées à l'échelle régionale." GUILLAUMET (1967) cite des précipitations moyennes annuelles de 1911 mm pour Tai et de 2566 mm pour Grabo.

#### TRAITEMENT DE CES FORETS AU COURS DE L'OUVRAGE

Les forêts d'Amazonie brésilienne et de Côte d'Ivoire ont fait l'objet d'échantillonnages différents et ont été, en conséquence, analysées sous diverses optiques. Pour chaque zone, nous récapitulerons succinctement le nombre de relevés descriptifs, l'échantillonnage mesuré pour les calculs de la surface terrière et du volume, et le thème de l'analyse dont elle a fait l'objet.

#### B - LA VARIABILITE DE L'ARCHITECTURE FORESTIERE

##### -- Chapitre 3 : Cycle sylvigénétique et effet de pente

##### \* Amazonie du Pará

Zone 1 : 32 relevés descriptifs

3,84 hectares de mesures : caractérisation de l'effet du cycle sylvigénétique et de l'effet de pente.

Zone 3 : 6 relevés descriptifs

0,72 hectare de mesures : zone de relief plat qui permet  
d'isoler la variabilité imposée  
par le cycle sylvigénétique.

Zone 4 : 8 relevés descriptifs

0,96 hectare de mesures : effet des affleurements rocheux sur  
l'architecture forestière

-- Chapitre 4 : Architecture forestière et séquence topographique

\* Amazonie centrale

Réserve km 45 : 16 relevés descriptifs ; variation architecturale le long  
de la séquence topographique.

\* Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire

Grabo : 5 relevés descriptifs ; Variation architecturale le long de la  
Tai : 10 relevés descriptifs séquence topographique.

Monogaga : 4 relevés descriptifs : déploiement vertical de l'architecture  
forestière sur forte et courte pente.

C - ARCHITECTURE COMPAREE DE FORETS TROPICALES HUMIDES

-- Chapitre 5 : Architecture comparée de deux forêts d'Amazonie brésilienne

\* Amazonie du Pará

Zones 5, 6 et 8 :

8 relevés descriptifs par zone

0,96 hectare de mesures par zone : Caractérisation de l'archi-  
tecture, variabilité des paramètres quantitatifs et prin-  
cipales composantes floristiques de la forêt à Bertholettia  
excelsa des marges du Tocantins.

Zones 2 et 7 :

Inventaire sur 0,96 hectare chacune des Bertholettia excelsa.

\* Amazonie centrale

Réserve du km 45 : 0,96 hectare de mesures

Km 36, route Manaus-Itacoatiara : 0,48 hectare de mesures.

Les données architecturales, quantitatives et certains aspects floristiques de ces deux forêts d'Amazonie centrale seront confrontés aux résultats obtenus en Amazonie du Pará.

-- Chapitre 6 : Comparaison avec d'autres forêts primaires et secondaires

\* Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire

Reprise des données architecturales comparées à celles des forêts d'Amazonie brésilienne.

REMARQUES

Les relevés de la réserve du km 45 près de Manaus (Station expérimentale de Sylviculture tropicale de l'INPA) ont fait l'objet d'une publication (GUILLAUMET et KAHN 1982) où ils ont été utilisés pour comparer l'architecture des forêts de deux bassins versant hydrographiques. C'est dans une optique différente que nous les analyserons ici. De même, les relevés de la zone forestière de Grabo et 5 relevés de la zone de Tai ont déjà été traités (KAHN 1982) comme témoins forestiers comparés à l'architecture des forêts secondaires âgées ; ils font ici l'objet d'une analyse plus détaillée et sont comparés à d'autres architectures de forêts primaires.

# PREMIERE PARTIE

## L'ESPACE FORESTIER AÉRIEN

[illegible]



## A - MÉTHODE DE DESCRIPTION

### DES FORÊTS TROPICALES HUMIDES

---

Nous présenterons, tout d'abord, notre conception de l'espace forestier qui a engendré la méthode morpho-structurale, puis s'en est nourrie. Cette conception trouvera assise sur l'ensemble des résultats qui suivront. Elle est, en quelque sorte, un point de départ et une conclusion.

Nous proposons une approche structurale de l'espace forestier qui sera appréhendé dans son hétérogénéité architecturale et décrit selon sa stratification. La forêt est traitée comme une totalité au sein de laquelle les végétaux sont interdépendants : l'observation ne portera pas sur l'individu végétal, mais sur des volumes de végétation qui seront décrits par les ensembles de feuillages, de branches, de troncs qui les composent.



# CHAPITRE I

## MOSAÏQUE FORESTIÈRE ET STRATIFICATION

### LA MOSAÏQUE FORESTIÈRE

En forêt, tout commence par la germination de l'arbre ou par sa mort. Les grands arbres dépérissent sur pied, les principales branches se brisent tout d'abord, puis le tronc se casse ou tombe d'un seul tenant ; mais l'arbre peut aussi être déraciné par le vent, cassé par un autre arbre qui tombe, ou, par la foudre. A chaque fois, il en résulte la formation d'une trouée plus ou moins grande dans la voûte forestière. FLORENCE (1981) distingue le chablis partiel correspondant à une partie de la couronne, le chablis élémentaire résultant de la chute d'un seul arbre de la voûte et le chablis multiple, de celle de deux ou rarement plusieurs arbres.

Et comme tous les arbres ne dépérissent ni ne chutent au même moment, les trouées s'étagent au cours du temps. La forêt apparaît donc comme une mosaïque d'ilôts dont le degré de cicatrisation est plus ou moins avancé, comme le souligne WHITMORE (1978), "any forest is a mosaic of patches at different stages of maturity."

La notion de mosaïque a été introduite par AUBREVILLE (1938) à propos de la régénération des espèces et de leur répartition en forêt tropicale qui, en fait, est, dans une large mesure, tributaire du cycle sylvigénétique que nous venons d'évoquer. Le rôle du chablis a été décrit par de nombreux auteurs (RICHARDS 1952 ; POORE 1968 ; LONGMAN et JENIK 1974 ; WHITMORE 1975), OLDEMAN (1974a) lui donne toute sa signification dynamique en le présentant comme le moteur de la sylvigénèse.

Plusieurs travaux récents illustrent différentes mosaïques forestières, nous nous y référerons largement au chapitre 3, en les confrontant à nos propres données.

## 1. LE CLIMAX FORESTIER

"What is a climax forest in this kladoscopic mixture I have described ?" s'interroge WHITMORE (1978). Cette mosaïque d'ilôts forestiers à différents stades de régénération perturbe la notion de climax forestier. De GRANVILLE (1978) limite le climax aux ilôts forestiers bien reconstitués.

Le non-recouvrement des notions de climax et de mosaïque vient du fait que la première se rapporte à un stade ultime, évolution finale d'une succession, tandis que la seconde résulte de la juxtaposition spatiale de différents stades d'une succession. La confusion vient en réalité de cette notion de succession. Une succession établit le climax ou l'équilibre, c'est-à-dire un système qui se maintient et pour cela s'auto-régénère puisqu'il s'agit d'entités biologiques vouées à mourir (WATT 1947). En fait, la mosaïque forestière est le résultat de l'autorégénération du climax forestier et non pas de son installation, mécanisme différent.

Ainsi, lors de notre étude sur la reconstitution de la forêt du Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire après essartage et brûlis (KAHN 1982), nous avons été amenés à définir une série de stades de végétation bien différents se succédant dans le temps : stades herbacé, sous ligneux, arbustif pionnier et pré-climacique. Ce dernier adjectif se rapportant au "preclimax" conserve le sens développé par CAIN (1944) et CLEMENTS (1949) dans la mesure où ces auteurs attachent une importance majeure aux critères d'un état plus sec que l'état du climax, ce stade pré-climacique comprenant surtout des espèces qui, comme Terminalia ivorensis et Triplochiton scleroxylon, proviennent effectivement de zones plus sèches ; ce même phénomène est développé par BUDOWSKI (1970) pour l'Amérique centrale, "the largest part of the dominant trees of the old secondary communities is typically deciduous, even in area of high rainfall", qui utilise la présence de telles espèces comme critère de reconnaissance des forêts secondaires âgées.

La végétation de chaque stade dépérit, mais elle permet l'installation du stade suivant. Le stade pré-climacique aboutit à la mise en place d'une forêt qui diffère de la sylvie initiale par la composition floristique de ses grands arbres, et, au niveau architectural, par une plus grande homogénéité due à l'absence de chablis ; ceux-ci, en fait, n'apparaissent qu'avec la mort des premiers arbres ; les espèces forestières pourront alors cicatriser la trouée. Cette dynamique de régénération par chute d'arbre et cicatrisation de la trouée mettra en place la flore forestière arborescente et l'autorégènera. Elle initie et maintient le climax, elle ne peut en être exclue (Figure 5).

Le climax forestier comprendra toutes les phases de la sylvigénèse dans la mesure où il s'agit d'un processus d'autorégénération qui maintient l'écosystème. Il correspond alors bien à la définition du climax donnée par TANSLEY (1935) : " The "climax" represents the highest stage of integration in the nearest approach to perfect dynamic equilibrium that can be attained in a system developed under the given conditions and with the available components."

Ainsi, les espèces pionnières de la forêt tropicale humide, espèces cicatricielles de MANGENOT (1956a) ou nomades de VAN STEENIS (1956) si elles ne se rencontrent pas toujours, jusqu'à présent, dans la liste des espèces caractérisant la formation climacique, sont, au plan fonctionnel, tout aussi importantes pour la sylvigénèse que ces dernières.

Bien qu'elles aient leur origine dans les trouées des forêts primaires, nombre de ces espèces se rencontrent également dans les forêts secondaires : leur spécialisation biologique de plantes pionnières les prédispose à l'invasion des espaces défrichés.

## 2. LA FORET, UN ORGANISME

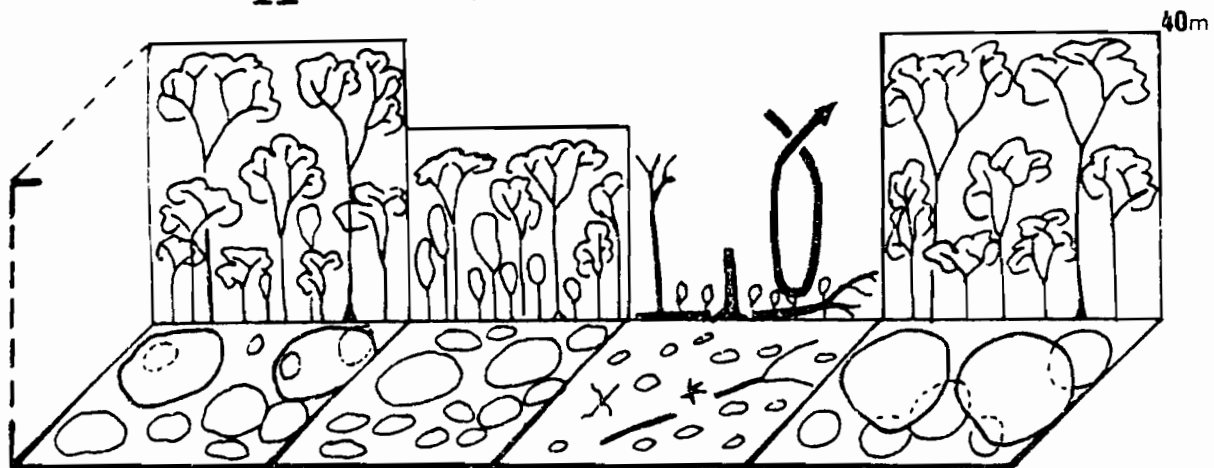
Cette conception du climax forestier nous conduit également à considérer la forêt comme une totalité et non comme un assemblage de plantes plus ou moins indépendantes. Comme nous le développerons tout au long de

FIGURE 5.-

Comparaison des processus d'autorégénération du climax forestier et de sa mise en place.

- A - La forêt est une mosaïque d'îlots à différentes phases de cicatrisation. La chute d'un arbre mort ou déraciné crée une trouée qui sera cicatrisée. Ce processus entretient la sylvigénèse ; il assure le maintien de la flore par le renouvellement des espèces héliophiles qui permettent la mise en place des espèces sciaphiles aux niveaux inférieurs.
  
- B - Le processus de reconstitution de la forêt après défrichement établit une végétation forestière pré-climacique dont l'architecture est latéralement homogène et contraste ainsi avec la mosaïque forestière. Le peuplement arborescent supérieur est constitué d'espèces héliophiles de même âge, mais de longévité différente. La mort des premiers arbres et leur chute amorcera l'organisation en mosaïque. Les espèces du "climax forestier" se mettront progressivement en place en cicatrisant les trouées ; la dynamique du "climax forestier" est, avec la mort et la chute de ces arbres, déjà rétablie.

# A LA MOSAÏQUE FORESTIERE CLIMACIQUE



## B

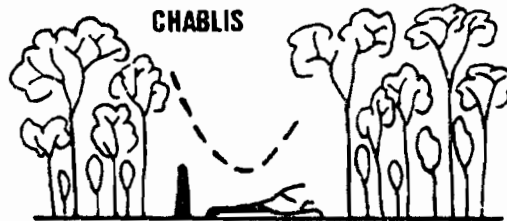
FORET  
PRE-CLIMACIQUE



STADE ARBUSTIF PIONNIER



CHABLIS



CHUTE  
D'ARBRES  
MORTS

CICATRISATION  
DES  
TROUEES

CULTURE, PUIS ABANDON DU CHAMP



COUPE ET BRÛLIS



FIG. 5

ce travail, les plantes n'y sont pas indépendantes : elles sont fonctionnellement liées les unes aux autres par la structure de l'espace qui confronte l'architecture réalisée à un moment donné à la spécialisation des plantes à tel ou tel niveau trophique, mais aussi, par l'exploitation racinaire, les jeunes générations puisant la matière organique des plus anciennes.

SCHNELL (1971) attribue à MANGENOT le terme de "cicatrisation" pour le processus de fermeture de la trouée créée par la chute de l'arbre. Ce terme est d'une profonde signification biologique, il pressent tout à fait la forêt comme un organisme.

Sur un plus large plan, en commentant le terme "development" utilisé pour les végétations, TANSLEY (1935) conclut : "the term development... is more strictly applied to the autogenic successions (1) leading to climaxes, which have several features in common with the development of organisms. Such climax may be considered as quasi-organisms."

Dans cette optique, le processus d'autorégénération peut être comparé à la cicatrisation d'un organisme, tandis que les processus de reconstitution qui procèdent par phases successives (herbacée, arbustive, pré-climacique) sont plus à rapprocher des processus d'embryogénèse où une phase initie la suivante (blastulation, gastrulation, etc...). L'analogie est d'autant plus vraie que, comme nous le verrons au Chapitre 6, la cicatrisation de la trouée forestière procède, en partie, comme la reconstitution, de même que, dans la régénération d'un organisme animal, des processus d'embryogénèse sont partiellement reproduits (GALLIEN 1958 ; TOKIN 1963).

Cette analogie doit se limiter aux seuls végétaux et ne pas s'étendre à la totalité de l'écosystème comme l'a proposé PHILLIPS (1934, 1935), parlant alors de "complex organism" - TANSLEY (l.c.) s'élève d'ailleurs vigoureusement contre cette proposition et qualifie très justement l'écosystème de "organism complex". Si l'architecture forestière conditionne et régule le microclimat forestier, - essentiel pour les groupes écologiques du sous-bois, les facteurs écologiques autres ayant une importance secondaire par rapport à la variation verticale du microclimat (GUILLAUMET 1967) -, les facteurs abiotiques ne dépendent pas seulement de la végétation. Ceci rejoint la récente discussion de ENGELBERG et BOYARSKI (1979) sur la nature non cybernétique des écosystèmes. Selon ces auteurs, l'essence d'un système cybernétique tient à l'existence d'un

système de communication reliant toutes les parties et assurant son autoréglage. Entre les facteurs abiotiques et les organismes vivants, il n'y a précisément pas de système autorégulateur : leur stabilité est fonction de principes physiques thermodynamiques. La forêt, en tant qu'ensemble de végétaux, présente une information qui est génétique et se traduit par la spécialisation des espèces aux différents niveaux, - dans le temps et l'espace -, de l'architecture forestière. De telles remarques nous conduisent à concevoir la forêt comme une série de niveaux trophiques potentiels (en fait les ensembles structuraux définis par OLDEMAN, 1974a) dont la réalisation est fonction d'un cadre architectural, c'est-à-dire du développement d'un groupe de végétaux d'un autre degré de spécialisation. L'information sera ainsi transmise par la réalisation d'un état spécialisé (plante héliophile, sciaphile) (2) qui interférera sur les facteurs du milieu, en l'occurrence et principalement, sur la lumière. Cette lumière, dans ses variations quotidiennes et mensuelles, est indépendante de la végétation, sa modulation dans l'espace forestier dépendra des seuls végétaux.

### 3. LA STRUCTURE

Le terme structure est différemment utilisé comme en témoigne le vocabulaire d'écologie de DAGET et al. (1979). A propos de la forêt tropicale, ROLLET (1971) présente une révision des différents sens donnés à ce terme : il a généralement été employé dans le sens de l'agencement dans l'espace des végétaux, puis venant les évaluations de biomasse et l'utilisation de modèles mathématiques, le terme structure s'est alors rapporté à la formule utilisée et aux relations qu'elle implique entre les différents paramètres considérés. En ce sens, ROLLET (l.c.) appelle "structure totale d'un peuplement" la distribution des individus en classes diamétriques, et "structure d'une espèce", la distribution du nombre d'arbres de cette espèce par classe diamétrique. Cette restriction a le mérite de la précision, mais ne considère qu'un seul aspect d'un peuplement forestier.

Une définition plus large de la structure est proposée par PIAGET (1968) : "En première approximation, une structure est un système de transformations qui comporte des lois en tant que système (par opposition aux propriétés des éléments) et qui se conserve ou s'enrichit par le jeu même de ses transformations, sans que celles-ci aboutissent en dehors de ses frontières ou fassent appel à des éléments extérieurs. En un mot, une structure comprend ainsi les trois caractères de totalité, de transformations et d'autorégulation." Et l'auteur de poursuivre au plan des structures organiques : "Si une structure est bien, comme nous l'avons admis, un système total de transformations autorégulatrices, l'organisme est donc le prototype de structure." (3).

Nos précédents efforts pour cerner le "climax forestier" et concevoir la forêt comme un organisme constituant en fait une approche structurale. Nous étudierons la forêt dans sa totalité - son architecture -, dans ses transformations - sa variabilité imposée par le cycle sylvigénétique -, et son autorégulation - l'établissement et le maintien des différents niveaux trophiques.

Le caractère de transformations paraît être essentiel à la structure biologique, et tout à fait opératoire au plan méthodologique. C'est bien un système de transformations qui maintient une totalité d'êtres vivants condamnés par essence à disparaître. Ces transformations hétérogénéisent le système et s'opposent à une entropie croissante qui marque une évolution vers la mort : c'est précisément cette hétérogénéisation, comme le développe LUPASCO (1960 ; 1962), qui caractérise la matière vivante.

L'homogénéisation de la structure forestière se traduira en fait, en termes dynamiques, par la régression du système de transformations, c'est-à-dire par le ralentissement puis l'arrêt des processus d'autorégénération, et finalement, l'extinction du "climax forestier".

Nous distinguerons deux ordres de transformations : le premier résulte du processus d'autorégénération de la forêt et entretient la mosaïque architecturale ; le second, plus intime, induit par le premier, résulte de la spécialisation des espèces qui initie la spéciation au sein du massif forestier. A ces deux ordres correspondent des échelles de temps bien différentes.

Au plan architectural, celui de la perception, l'homogénéité et l'hétérogénéité dépendent de l'échelle spatiale considérée, ce qui nous conduira, comme le firent GODRON (1971) et OLDEMAN (1974a), à rechercher le volume d'architecture homogène au niveau du relevé.

La méthode de description utilisée, présentée au Chapitre 2, est qualifiée de morpho-structurale, structurale car elle permet d'étudier les trois caractères de la structure, morphologique car elle procède essentiellement par l'analyse des formes.

#### LE VOLUME DE FORET STRATIFIEE : LE PHYTOPLEXION

OLDEMAN (1974a) analysant l'architecture de la forêt guyanaise considère des parcelles de 30 sur 20 mètres, c'est-à-dire des surfaces qui correspondent plus ou moins aux dimensions des trouées créées par la chute des arbres. Il peut ainsi appréhender l'architecture des îlots de la mosaïque précédemment décrite.

Il définit trois ensembles dynamiques forestiers :

- L'ensemble des arbres en cours de croissance ou ensemble d'avenir.
- L'ensemble des arbres épanouis, en pleine maturité, ou ensemble du présent.
- L'ensemble des arbres en train de dépérir ou ensemble du passé.

L'analyse architecturale met en évidence que les fourches majeures des arbres correspondant aux premières vagues de réitérations - notion définie par OLDEMAN (1972, 1974a) - se distribuent approximativement selon deux à trois plans horizontaux qui individualisent deux à trois ensembles verticaux d'arbres du présent. "Ces arbres ne se trouvent pas seulement parmi les plus grands. On en trouve à différentes hauteurs bien définies - quoique ces couches soient mal visibles sur le terrain" (OLDEMAN 1974a). L'auteur définit alors chacun de ces ensembles d'arbres comme ensemble structural, "ensemble d'arbres du présent d'un même niveau de hauteur."

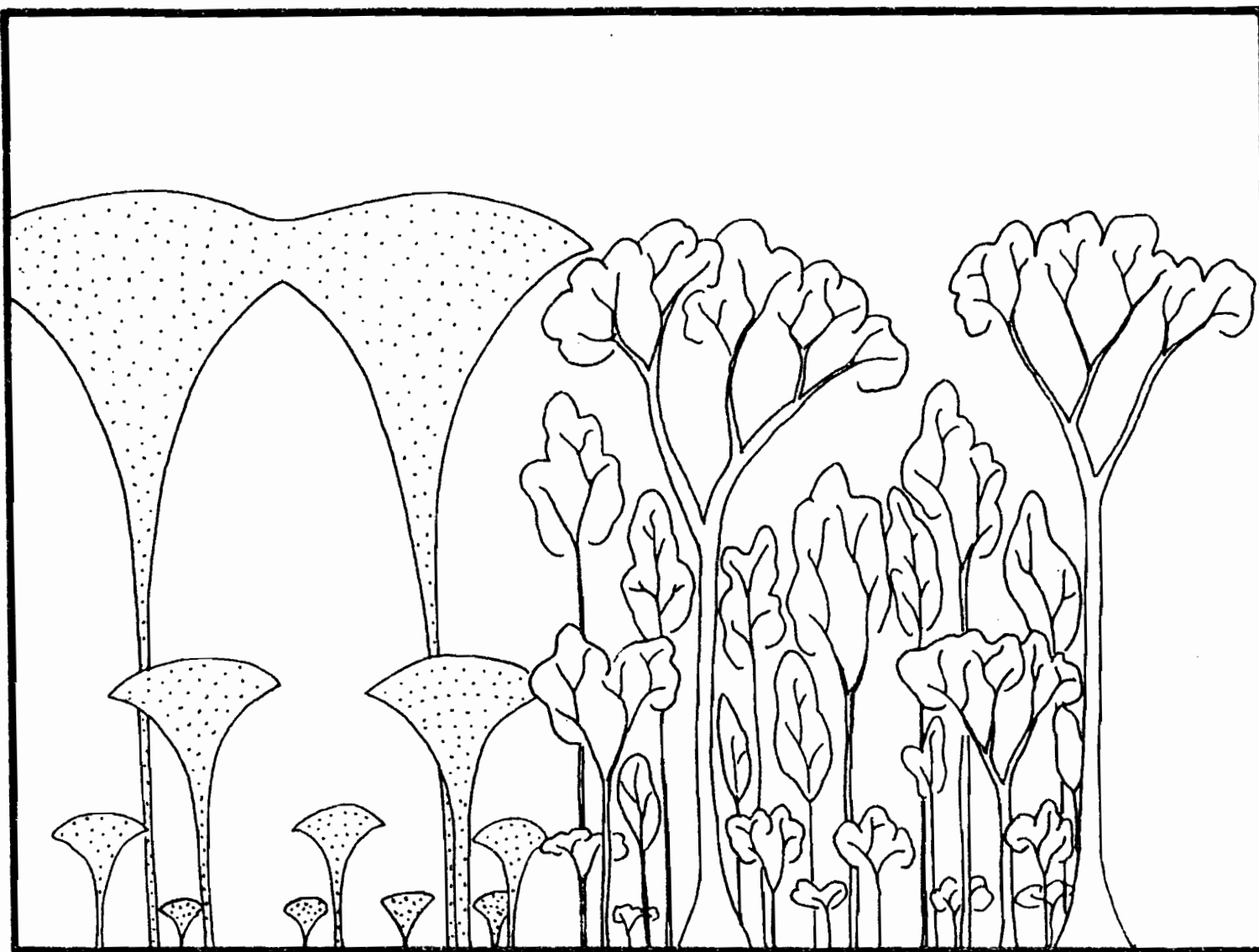


FIG. 6

La figure 6 schématise l'espace réel occupé par les ensembles d'arbres d'avenir et du présent. L'ensemble du passé est délaissé, "sa localisation et les perturbations qu'il provoque étant aléatoires."

"L'espace occupé par les ensembles du présent, dans lequel nous avons inclu les troncs, rappelle la comparaison classique entre une forêt et une cathédrale gothique. La stratification s'y exprime par les niveaux supérieurs des cimes de chaque ensemble structural, ces surfaces ne sont pas horizontales mais ondulantes (...). Au sein d'une forêt, les espaces occupés par les ensembles du présent et d'avenir s'excluent réciproquement (...). L'ensemble d'avenir est peut-être divisé en couches superposées définies par leurs niveaux inférieurs qui est le niveau supérieur des ensembles structuraux." Cette description donnée par OLDEMAN (l.c.) est celle d'une forêt en phase homéostatique (HALLE et al. 1978). La notion d'homéostasie traduit l'équilibre ; notion physiologique due à CANNON (selon PIAGET 1968), elle se rapporte à l'équilibre permanent du milieu interne. Comme le souligne PIAGET, cette "notion est capitale au point de vue de la structure ; en se référant à un équilibre permanent du milieu interne et par conséquent à son réglage, ce concept conduit à mettre en évidence l'autorégulation de l'organisme entier", qui pour la forêt sera assurée par la mise en place des niveaux arborescents.

Figure 6.- Volumes occupés par les arbres de l'ensemble du présent (en pointillés) et ceux de l'ensemble d'avenir (en blanc) dans une forêt homéostatique (D'après OLDEMAN 1974a ; HALLE et al. 1978).

Tous les îlots de la mosaïque n'ont pas atteint ce stade de maturité, et certains sont en phase dynamique, ce qui complique la stratification décrite, les feuillages des ensembles d'avenir se disposant parmi et entre ceux des ensembles du présent à divers stades de réalisation. Notons que ce flou architectural n'affecte en rien l'organisation en mosaïque de la forêt.

KIRA (1978) conclut à une répartition stratifiée des ensembles feuillés et confirme l'existence des trois strates arborescentes décrites par RICHARDS (1952) qu'il étend à toutes les forêts asiatiques : "this general principle is applicable to any type of evergreen lowland forest of southeast Asia except where the soil is very poor or waterlogged..."

La distribution des masses foliaires montre l'existence d'une voûte entre 20 et 35 mètres, correspondant à la strate B de RICHARDS. Au-dessus de 35 mètres, seuls quelques arbres isolés constituent la couche feuillée supérieure. La transition de la deuxième à la troisième couche inférieure est progressive, montrant une distribution relativement homogène entre 10 et 35 mètres. Plus bas, KIRA note une couche feuillée dense, entre 1,3 et 5 mètres, qu'il rapporte à l'abondance de jeunes plantes arborescentes et lianescentes et aux palmiers du sous-bois également très représentés, et un espace plus vide de feuillages, entre 5 et 10 mètres, qu'il considère exagéré par la méthode utilisée.

Ces conclusions de KIRA sont en parfait accord avec les profils dessinés par F. HALLE et son équipe à Sumatra (documents conservés à l'Institut Botanique de Montpellier).

Par la définition des ensembles forestiers et la mise en évidence d'une réelle stratification des arbres de l'ensemble du présent, mais aussi par leur juxtaposition aux gradients microclimatiques, principalement aux résultats obtenus par CACHAN et DUVAL (1963) en Côte d'Ivoire, OLDEMAN donnait enfin une signification dynamique, sylvigénétique de la stratification. Ce qui amène WHITMORE (1978) à écrire sur l'ancienne notion de stratification : "stratification is a static, typologic concept of forest structure that gives no recognition to the dynamic nature of the canopy."

Nous ne développerons pas ici le grand débat des partisans de la strate et de ses opposants. Une analyse bibliographique en est proposée par ROLLET (1974 et in UNESCO 1979), où la stratification est plus posée en croyance qu'en notion scientifique.

En fait, la confusion sur la reconnaissance des strates tient à l'échelle d'analyse de la forêt. Comme le note lui-même ROLLET (1974) qui nie l'existence de stratification, les hauteurs relevées sur de petites surfaces pourraient s'agencer selon des paliers mais au fur et à mesure que la surface du relevé s'accroît, ces paliers disparaissent et la répartition des hauteurs devient diffuse. Il est évident que dans le premier cas, il se situe à l'échelle de l'ilôt de la mosaïque forestière dont il appréhende la stratification plus ou moins marquée, tandis que dans le second cas, il mélange les hauteurs de plusieurs ilôts à différents degrés de régénération et ne peut alors qu'illustrer une répartition diffuse des hauteurs. Par ailleurs, nier l'existence d'une stratification à la vue d'une courbe de hauteurs unimodale en argumentant qu'à une forêt stratifiée devrait correspondre une courbe plurimodale, chaque pic traduisant une strate avec un plus grand nombre d'arbres, est méconnaître la dynamique forestière. OLDEMAN (1974a) souligne que les "strates de feuillages" correspondent aux arbres du présent, c'est-à-dire aux arbres ayant atteint leur développement maximal, donc peu nombreux à un même niveau de hauteur, alors que les arbres d'avenir peuvent être très nombreux, mais leurs feuillages sont parfois réduits à quelques rameaux et ne constituent pas, malgré leur nombre, une strate feuillée. Il en résulte la quasi impossibilité de rendre compte de la stratification par la seule distribution des hauteurs et RICHARDS (1952), citant les travaux de VAUGHAN et WIEHE (1941), conclut qu'il n'y a pas contradiction entre une parcelle très nettement stratifiée et un nombre d'individus diminuant régulièrement en fonction de la hauteur.

Comme le résume OLDEMAN (1974a), "l'image classique de couches simples et horizontales est en elle-même excessive... En considérant l'architecture forestière complètement réalisée, sur plaine horizontale, rien ne paraît s'opposer à un tel point de vue. Mais tenant compte des chablis,

des zones d'imbrication sur pente et des biotopes entravant la sylvigénèse... il devient clair que la situation est plus complexe", et nous verrons qu'une forêt de plaine, sans effet de pente, présente une variation aussi grande, entre deux parcelles contiguës, qu'une forêt sur relief marqué (Cf. Chapitre 3).

D'une manière générale, nous pouvons dire que le botaniste écologue travaillant sur des espaces réduits observe une stratification, alors que le forestier travaillant à petites échelles, sur de grandes surfaces, efface toute stratification, les deux points de vue s'accordant dans la compréhension de la dynamique forestière et de la mosaïque qui en résulte.

Ces îlots stratifiés de la mosaïque forestière présentent une végétation dont l'architecture est latéralement homogène ; elle correspond à un degré plus ou moins avancé de la cicatrisation de l'ancienne trouée. Le premier ensemble structural formé, constitué par les espèces pionnières cicatricielles, servira de premier couvert végétal à la mise en place puis au développement des espèces sciaphiles ; il disparaîtra pour laisser place aux ensembles structuraux supérieurs de l'architecture forestière pleinement élaborée.

Une forêt sera donc composée de nombreux volumes de végétation différemment stratifiés où il sera toujours possible d'identifier, comme nous le verrons, 1, 2 ou 3 ensembles structuraux arborescents réalisés ou en cours de réalisation, rarement plus. Ces volumes unitaires correspondant à la mosaïque forestière sont nommés PHYTOPLEXIONS (4).

Une forêt devient alors une multitude de phytoplexions dont le développement dépend du cycle sylvigénétique, mais aussi, et ce sera l'objet des Chapitres 3 et 4, de divers facteurs qui conditionnent l'architecture forestière : topographie, hydromorphie et organisation des horizons superficiels des sols.

Ainsi, la méthode morpho-structurale en décrivant ces volumes homogènes de végétation nous permettra d'étudier la forêt dans sa dynamique et toute sa diversité architecturale.

Notons enfin que la phytoplexion ne recouvre pas la notion de "eco-unit" définie par OLDEMAN (1983) : "An eco-unit is a vegetation unit which has started to grow on one surface at one moment." Dans le cas de la forêt tropicale, les deux notions sont proches ; le phytoplexion n'ayant toutefois qu'une définition architecturale : volume de végétation dont l'architecture est homogène. Suivant sa dimension et son histoire, un "eco-unit" peut présenter plusieurs de ces volumes (cf. KAHN, 1982 et OLDEMAN l.c.).

o o o



## CHAPITRE 2

### DESCRIPTION MORPHO - STRUCTURALE

#### L'HOPLEXOL : NATURE ET CONTENU

En considérant à nouveau l'architecture de la forêt guyanaise décrite par OLDEMAN (1974a), il ressort que les feuillages des arbres du présent qui ont atteint leur plein développement et tendent vers leur biomasse maximale "correspondent aux strates habituellement décrites en forêt."

Les feuillages des ensembles d'avenir tendent, dans une parcelle en phase homéostatique, à se disposer entre les feuillages des arbres du présent, parmi les branches maîtresses. Nous voyons donc que ces ensembles structuraux conditionnent l'architecture forestière par l'établissement de niveaux feuillés plus ou moins marqués qui ressortent des analyses de KIRA (1978) déjà citées.

Le phytoplexion est alors constitué d'une série verticale de couches horizontales (il ne s'agit plus de la forêt, mais de son volume unitaire d'architecture homogène), certaines où abondent les feuillages, qui seront d'autant plus nettes que les ensembles structuraux seront bien réalisés, d'autres où dominent les branches maîtresses et les troncs.

Le terme "strate" est devenu par trop ambigu, nécessitant une référence d'auteur pour cerner exactement le concept utilisé qui va de l'ensemble de types biologiques proches (strate herbacée, strate arbuscative...) à l'accumulation de feuillages à un même niveau de la forêt (strate de houppier), et qui, de plus, ne s'applique pas aux niveaux intermédiaires dominés par le bois où les feuillages sont plus rares. Ces couches sont nommées HOPLEXOLS (5).

L'hoplexol (figure 7) 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 végétaux le constituant.

## FIGURE 7.-

## - Le phytoplexion et l'hoplexol -

Phytoplexion : volume de végétation forestière dont l'architecture est latéralement homogène.

Hoplexol : Volume observé.

L'expansion latérale des hoplexols diminue de la voûte au sous-bois ; leur épaisseur varie selon les différents niveaux du phytoplexion, de quelques centimètres près du sol jusqu'à plusieurs mètres dans la voûte forestière.



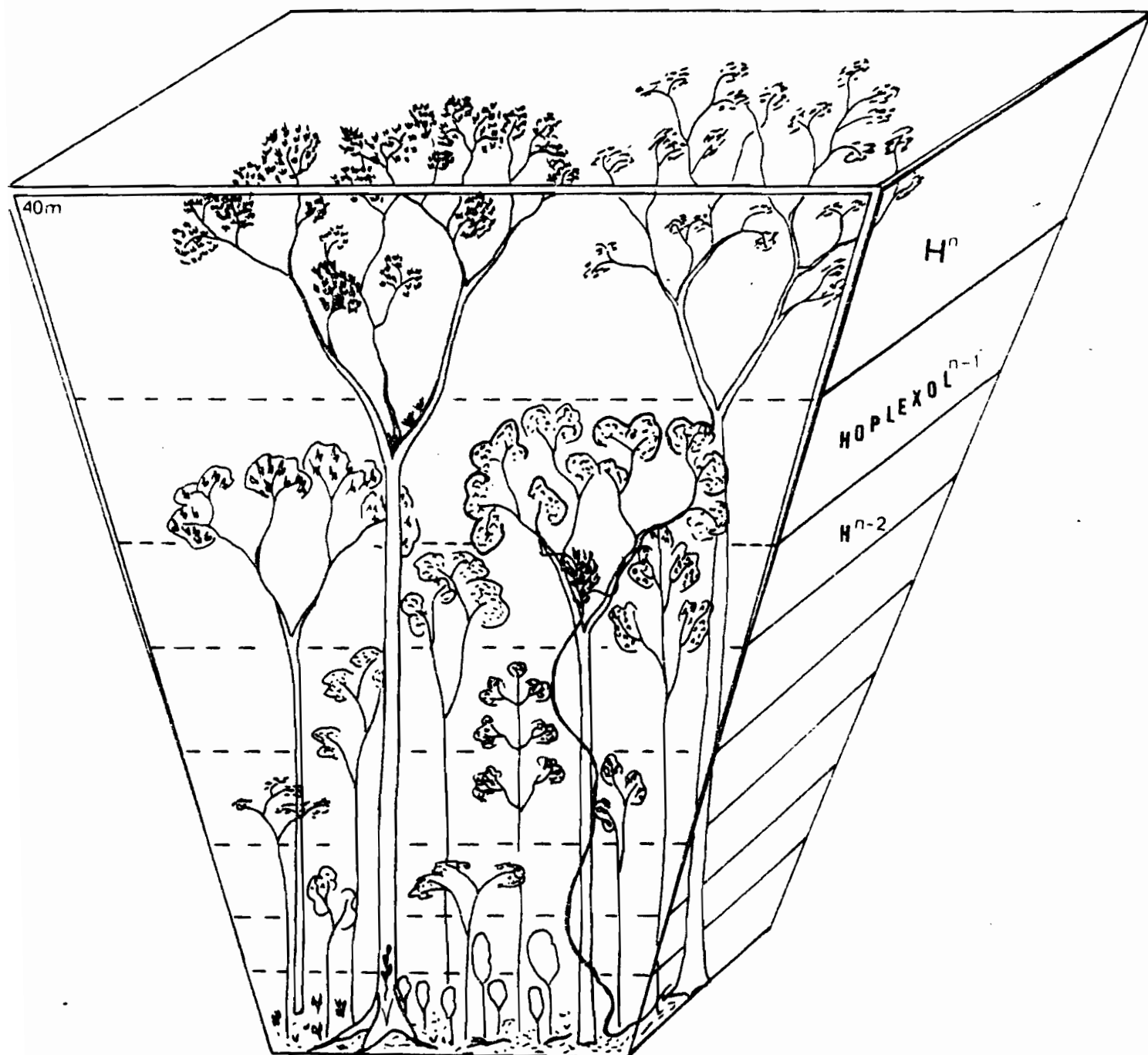


FIG.7

GODRON (1971) décrit la végétation à l'aide d'une trame de hauteurs normalisées - 0,05m, 0.25m, 0.5m, 1m, 2m, 4m, 8m, 16m, 32m. Selon OLDEMAN (1974a), ce choix est judicieux ; nous verrons au cours de ce travail qu'il reste cependant insuffisant pour rendre compte des ensembles arborescents supérieurs dans toute leur complexité. Mais, au-delà de cette trame de hauteurs, les strates de GODRON correspondent bien aux hoplexols quand il écrit : "il faut commencer par voir in situ comment les masses végétales s'agglomèrent par strates, et chercher les niveaux de densité maximale."

### LE CODE DESCRIPTIF

Les hoplexols sont des volumes observés. La description portera sur les éléments végétaux qui les composent : elle précisera leur nature et leur importance spatiale relative dans l'hoplexol considéré. A première vue, nous pouvons distinguer des feuillages, des branches, des troncs, et qualifier ces feuillages et ces troncs : feuillages d'arbres de l'ensemble d'avenir ou du présent, troncs de Dicotylédones, stipes de Monocotylédones, tiges de lianes... Ces distinctions trouvent aisément un support morphologique. Ainsi, les arbres de l'ensemble d'avenir présentent généralement des feuillages plus hauts que larges, tandis que ceux du présent élargissent leur ramure et offrent des formes globuleuses, évasées vers le haut...

La description s'avère être cependant compliquée par la simple formulation de ces composants végétaux qui sont variés au sein d'un même hoplexol. Un code de 14 néologismes nous permet d'une part de les nommer, d'autre part de les combiner selon leur importance relative dans l'hoplexol.

Deux catégories d'éléments végétaux qui apparaissent immédiatement en forêt, sont considérées : les feuillages d'une part, les troncs et les branches d'autre part ; c'est-à-dire les systèmes assimilateur et conducteur (6).

Nous présenterons les principaux éléments de diagnose utilisés, dont les définitions ont déjà été publiées à diverses reprises (RICHARD et al. 1977 ; GUILLAUMET et KAHN 1978, 1979 ; KAHN 1978b, 1982), en nous attachant surtout à leur signification, et les illustrerons par l'éventail des formes rencontrées.

## 1. LES FEUILLAGES

a) PALIPHYSE (7) : l'ensemble, dans un hoplexol donné, des feuillages des arbres et arbustes du présent.

La forme de ces feuillages est le plus souvent plus large que haute, ce qui est surtout vrai pour les grands arbres héliophiles des niveaux supérieurs. RICHARDS (1952) décrit les feuillages de la strate A en ces termes : "their crowns are usually wider than deep and tend to be umbrella-shaped" ; le terme de parasol est repris par OLDEMAN (1974a). Les arbres des niveaux sous-jacents présentent des formes plus globuleuses qui s'emboîtent d'ailleurs bien aux "vides" laissés par les ramures des arbres dominants (figure 8).

La réalisation de ces formes résultent du processus de réitération adaptative défini par ce même auteur : "chez un arbre conforme au modèle initial et sur lequel tous les méristèmes actifs fonctionnent à leur maximum d'expansion, la production de nouveaux méristèmes selon ce modèle peut être trop lente pour permettre la transformation de la totalité de l'énergie d'assimilation. L'agrandissement ultérieur de l'appareil aérien - ou souterrain - n'est possible qu'en activant des méristèmes de réitération." (OLDEMAN l.c.).

La première vague de réitérations va correspondre à la formation des branches maîtresses, les vagues successives élaboreront les réseaux de branchelettes et le feuillage de l'arbre. La première vague se traduit par des réitérations du modèle de taille importante et en nombre réduit, OLDEMAN (l.c.) les qualifie de réitérations arborescentes ; la vague

## FIGURE 8.-

Les feuillages des arbres du présent qui constituent l'ensemble arborescent supérieur de la forêt se disposent fréquemment en hémisphère quasi plate et ne réalisent que plus rarement des formes globuleuses. Les arbres sous-jacents, surtout ceux s'étageant entre 15 et 25m, présentent des feuillages aux formes plus sphériques qui s'emboîtent dans les vides laissés par les formes évasées vers le haut des premiers.

40m - - -

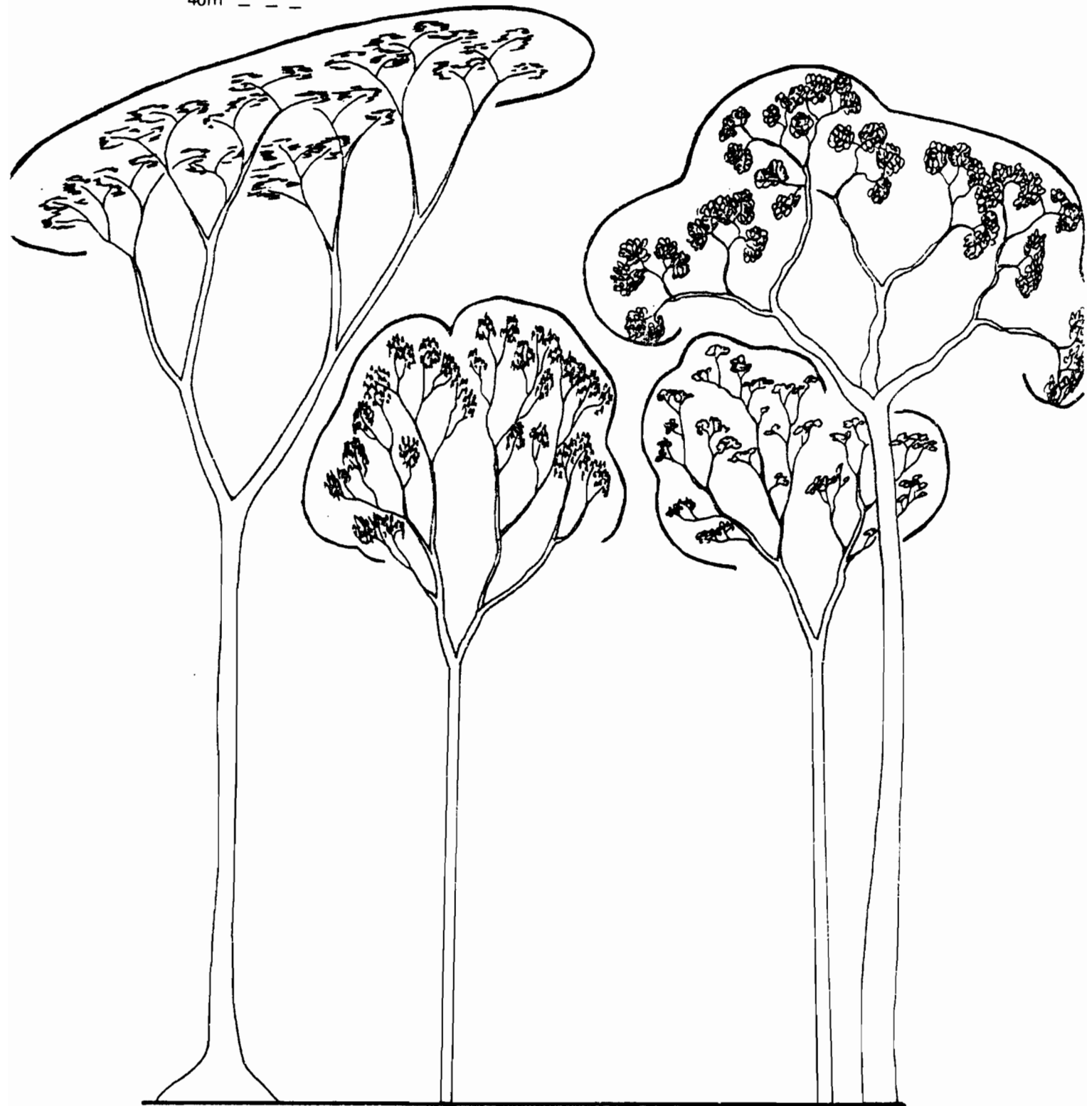


FIG. 8

suiivante élabore des modèles plus nombreux et de plus petite taille, c'est la vague arbustive, puis la vague frutescente ; enfin, la vague herbacée aboutira à une multitude de réitérations du modèle, le plus souvent partielles.

Cette présentation de l'élaboration de l'édifice arborescent est schématique comme le souligne l'étude de MUNSCH et BUJADOUX (1981) qui analysent de façon détaillée la réitération et la construction des cimes chez quelques arbres de Malaisie.

Chez les grands arbres qui dominent la forêt, ce processus de réitérations par vagues successives de plus en plus petites et nombreuses, confère à l'édifice arborescent sa forme en cône évasé vers le haut qui dispose le feuillage de telle façon que la surface de réception de la lumière soit maximale.

La grande majorité des espèces arborescentes de la forêt pratiquent la réitération adaptative. La forme arborescente peut cependant être réalisée autrement, les réitérations du modèle initial étant moins nombreuses et réduites à quelques exemplaires. Ceci amène SANTOS (1980) à tenter une classification des modalités de réitérations en distinguant :

- Les arbres chez lesquels le modèle initial est précocement masqué par la réitération. C'est le cas de la réitération par vagues successives précédemment décrites (Figure 9A).
- Les arbres chez lesquels le modèle initial reste visible en permanence. Ce cas est très net chez Symphonia globulifera, espèce de sol hydromorphe, qui réalise quelques réitérations du modèle à partir des branches (F. HALLE, com. pers.) (Figure 9B).
- Les arbres chez lesquels la réitération prend la forme d'une multiplication végétative. Il s'agit le plus souvent d'arbustes ou de petits arbres comme la Guttiferae amazonienne Platonia insignis qui réitère à partir de drageons ; nous avons également observé le cas, en forêt ivoirienne, chez Diospyros chevalieri (Figure 9C).

- Les arbres qui ne réitèrent pas sinon traumatiquement. Il s'agit surtout de quelques Dicotylédones monocaules du modèle de HOLTUM (8) comme Sohnreyia excelsa d'Amazonie centrale, du modèle de CORNER (8) comme Ouratea duparquetiana et Pycnocomia macrophylla du sous-bois de la forêt ivoirienne, du modèle de CHAMBERLAIN (8) comme Potalia amara d'Amazonie, et de Dicotylédones ramifiées plus fréquentes dans le sous-bois ou les trouées naturelles de la voûte forestière, qui appartiennent aux modèles de LEEUWENBERG (8) comme Tabernaemontana crassa, de ROUX (8) comme de nombreuses espèces des genres Duguetia, Guatteria, Xylopia, de MASSART (8), cas des Diospyros et des Myristicaceae.

Certaines des espèces qui ignorent la réitération par vagues successives pratiquent un mode de réitération par dédifférenciation de l'axe séquentiel plagiotrope dont l'apex marque une nette tendance à croître verticalement : il acquiert une phyllotaxie spiralée et initie des axes plagiotropes d'ordre III, alors que plagiotrope, sa croissance était horizontale, sa phyllotaxie distique (OLEDMAN et HALLE 1980).

Ce processus réitératif par dédifférenciation d'un axe plagiotrope ne paraît se produire que chez les plantes des modèles de ROUX et de MASSART. Il a été décrit plusieurs fois chez les espèces du genre Trema ; nous l'avons noté chez plusieurs espèces du sous-bois comme Craterispermum caudatum et Diospyros mannii qui ne produisent que les seuls axes du modèle. Chez les plantes du sous-bois, ce mode de réitération est limité dans l'espace, car il n'affecte que l'extrémité des axes. Il peut cependant contribuer à la réalisation de la forme arborescente, comme chez Maesopsis eminii citée et illustrée par SANTOS (1980) ; HALLE et NG (1981) décrivent le phénomène chez Shorea cf. uliginosa (Figure 9D).

Dans la grande majorité des cas, ces réitérations par dédifférenciation de l'apex de l'axe séquentiel marquent en fait une croissance ultime du feuillage de l'arbuste ou de l'arbre qui, comme le soulignent HALLE et NG (l.c.), de l'état d'arbre du présent, arrive au seuil de celui du passé.

FIGURE 9.-

Toutes les plantes ligneuses ne pratiquent pas la réitération adaptative profuse (A). Certaines ne reproduisent que quelques réitérations comme Symphonia globulifera (B). D'autres restent conformes à leur modèle et ignorent les processus de réitération adaptative ; quelques espèces cependant drageonnent et reproduisent végétativement d'autres individus comme Platonia insignis (C). Enfin, certaines espèces arbustives et arborescentes se réalisent par les seuls axes du modèle de croissance qui, en fin de développement, se dédifférencient et reproduisent la séquence architecturale (D). Ce mode de réitération peut être limité et constituer plus un accroissement ultime de la plante qu'un processus d'élaboration de la forme arborée ; il peut également construire l'édifice arborescent comme l'ont montré HALLE et NG (1981) chez Shorea cf. uliginosa dont nous reprenons le schéma : alors qu'il atteint environ 18m de haut, les branches séquentielles du jeune arbre, jusqu'à présent plagiotropes, se transforment, deviennent orthotropes et produisent à leur tour des rameaux plagiotropes.

(R = réitération ; RD = Réitération par dédifférenciation).

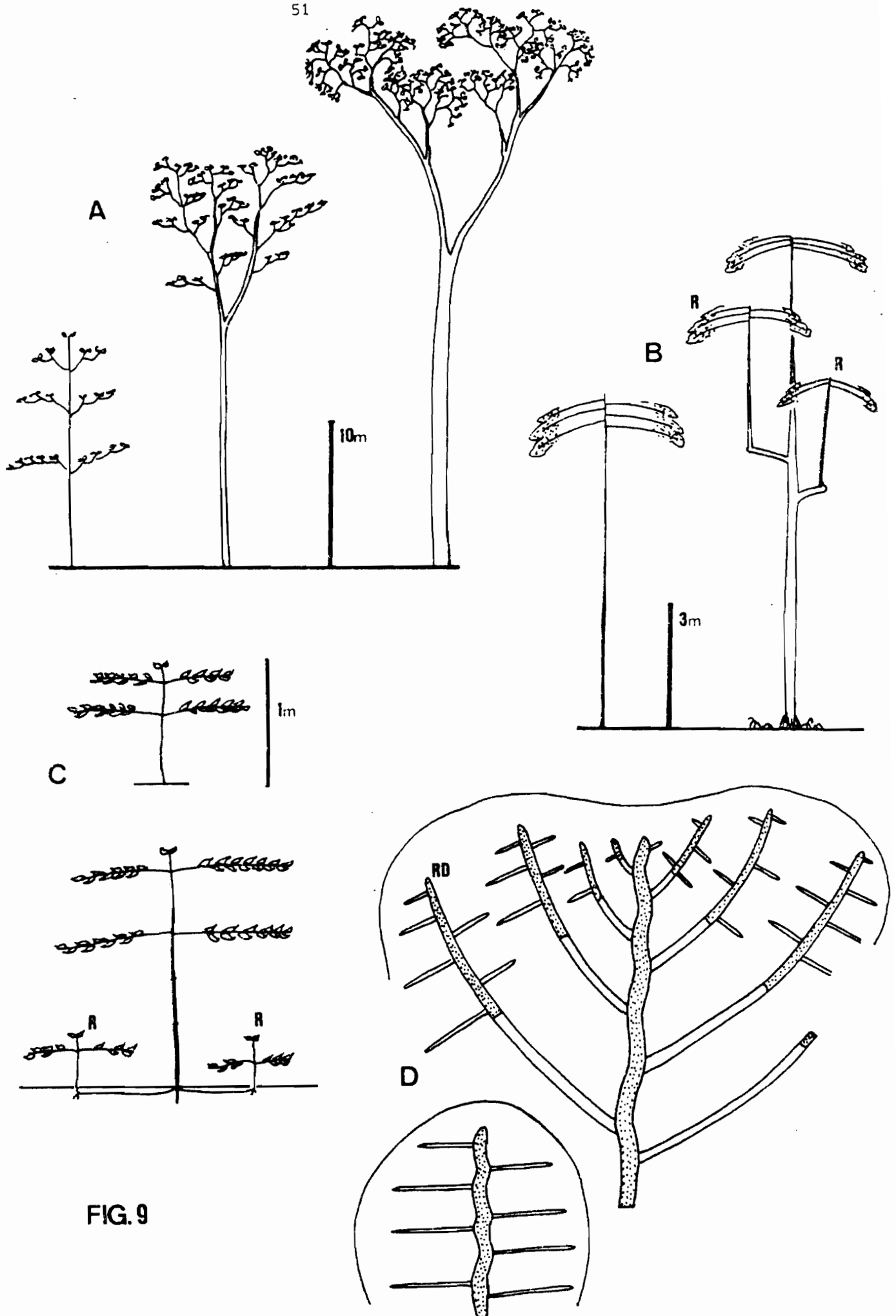


FIG. 9

La forme des arbustes et arbres du présent variera beaucoup selon la stratégie des espèces, surtout lorsqu'ils restent conformes au modèle de croissance. HALLE et al. (1978) illustrent les différentes formes de feuillages en fonction des modèles : acaules, monocaules, ramifiés avec des axes orthotropes ou plagiotropes, une croissance rythmique ou arythmique. Leur seule forme ne sera pas toujours suffisante pour les identifier comme élément de l'ensemble du présent et l'observation portera alors sur tous les caractères marquant la vie de la plante.

La connaissance des plantes et de leur comportement aide considérablement, et toute description morpho-structurale nécessite, dans un premier temps, de se familiariser avec les espèces les plus abondantes, principalement celles du sous-bois qui prêtent le plus à confusion.

Nous soulignerons enfin que ces diagnoses portent sur des ensembles de feuillages et qu'un cas litigieux n'aura pas d'influence sur la diagnose de l'hoplexol, sauf si l'espèce concernée est localement importante, auquel cas, elle fera l'objet d'une investigation particulière.

Les critères de reconnaissance des feuillages des arbres et arbustes du présent ont ici été définis pour les Dicotylédones qui composent, en majorité très forte, les forêts tropicales humides étudiées. Pour les Gymnospermes, ces critères pourront être dégagés de l'étude architecturale conduite par EDELIN (1977, 1981) ; chez les Araucaria, par celles proposées par VEILLON (1978, 1980).

b) PROPHYSE (9) : L'ensemble, dans un hoplexol donné, des feuillages des arbres et arbustes d'avenir.

Le prophyse se rapporte à toutes les plantes ligneuses de l'ensemble d'avenir dès que les premières séquences du modèle architectural sont réalisées et avant l'élaboration des premières vagues de réitération. Il s'appliquera donc à des feuillages de plantes étagées entre une trentaine de centimètres et une vingtaine de mètres en hauteur, parfois plus.

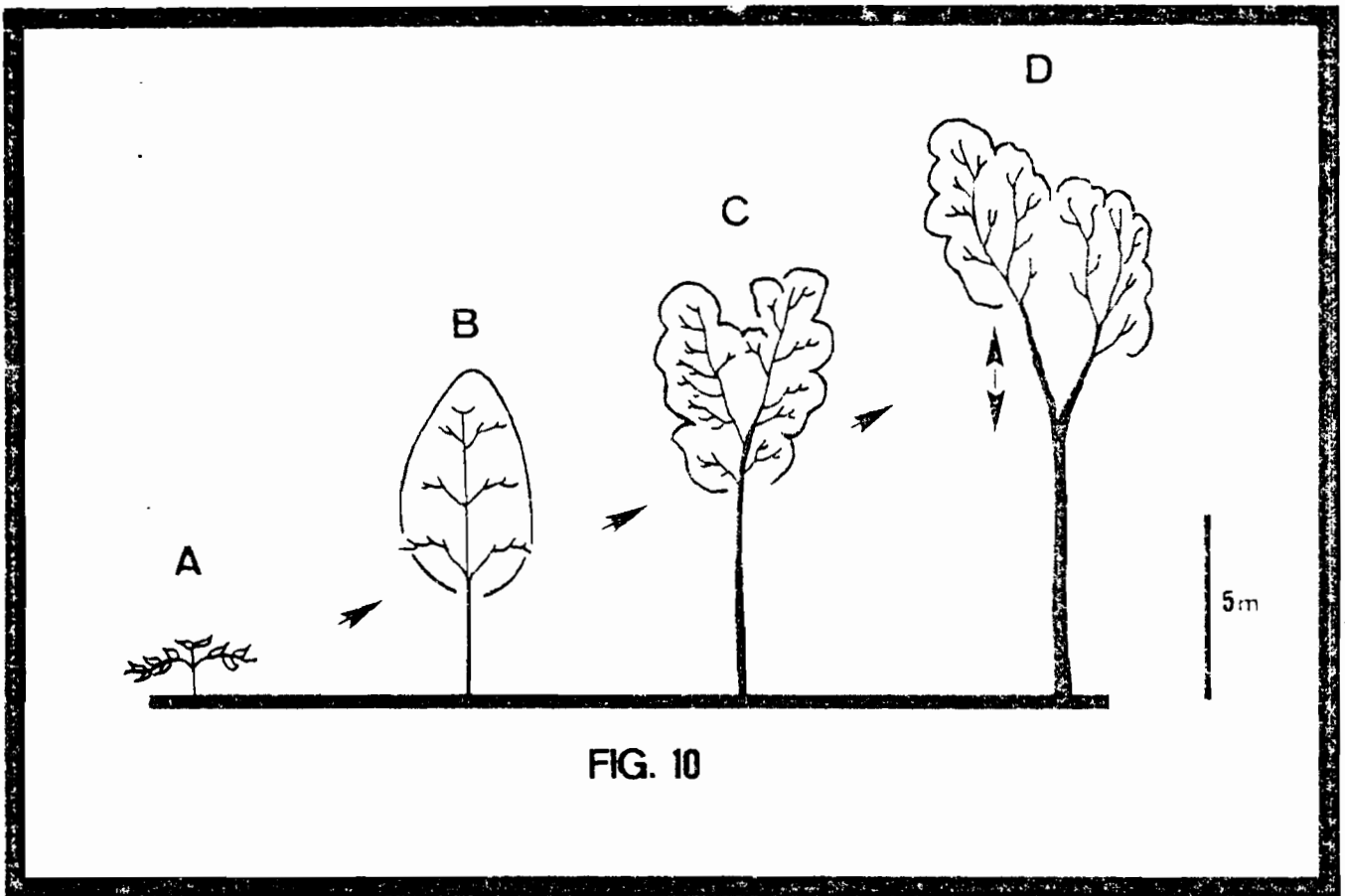


FIG. 10

A, B, C.- Comportement d'un feuillage d'arbre d'avenir en fonction de son développement.

Chez la jeune plante (A), la composante latérale du feuillage est plus importante et traduit le développement des premières branches ; puis la composante verticale domine (B), le feuillage du jeune arbre est alors fusiforme ; les premières réitérations sont produites (C), les axes réitérés restent noyés dans les feuillages des branches séquentielles qu'ils produisent.

Dans ces trois cas, les feuillages sont considérés comme éléments de prophyse.

D - Le processus de réitérations par vagues successives se poursuit, les premières branches s'individualisent sous les feuillages qui seront alors considérés comme éléments de propaliphyse. (cf. p. 55).

Au-delà de 2-3 mètres, la croissance du jeune arbre est essentiellement verticale. Il en résulte un feuillage plus haut que large, fusiforme, généralement limité à la partie supérieure du fuseau après chute des branches les plus basses, formées les premières (Figure 10B).

Avant d'atteindre ces 2-3 mètres de haut, le jeune arbre ou arbuste avait au contraire élargi son feuillage, les toutes premières branches formées se développant latéralement pour accroître la surface de réception de la lumière faible en sous-bois. Ceci est surtout net chez les plantes qui produisent des axes latéraux plagiotropes - modèles de ROUX, MASSART et TROLL (10), les plus fréquents - (Figure 10A).

Au-dessus d'une quinzaine de mètres, les formes arborescentes amorcent les processus de réitération. Cette diagnose prophèse s'appliquera encore à des éléments qui ont produit une cime composée de deux ou trois réitérations, la composante verticale du feuillage restant dominante et les axes des réitérations étant noyés dans les feuillages portés par les frêles branches séquentielles (11) (Figure 10C). Le diamètre du tronc est faible, l'écorce est bien différente de celle de l'arbre épanoui ; l'absence de mousses, de lichens, d'algues sur le tronc confirme que l'arbre est encore jeune, un "adolescent" en quelque sorte, chez qui les premières réitérations seraient les premiers poils de la barbe.

Outre la forme du feuillage plus ou moins en fuseau, deux critères sont déterminants pour la reconnaissance des jeunes arbres et arbustes : l'allure de la branche, frêle, rarement contournée - sinon dans le cas de plagiotropie par apposition (HALLE et OLDEMAN 1970) aisément identifiable -, lisse, dépourvue d'épiphytes ; et pour les arbustes du sous-bois, l'absence d'épiphylls sur les feuilles des dernières branches formées (12) et le vert des feuilles souvent plus clair. Ainsi, en forêt ivoirienne, un pied de Diospyros chevalieri, conforme à son modèle (MASSART), arbuste du présent, montrera des feuilles d'un vert sombre couvertes d'épiphylls, des branches supportant de nombreuses algues et lichens, un axe principal souvent marqué de cicatrices traduisant autant de traumatismes subis ; cette plante ne pourra être confondue avec un jeune arbre.

Lorsque les jeunes arbres seront traumatisés par la chute des branches tombant de la voûte, la vigueur des réitérations traduite par leur croissance bien verticale permettra de les identifier comme tels : ainsi, les arbustes du sous-bois qui réalisent des vagues de réitérations frutescentes présentent des branches contournées, noueuses, qui explorent l'espace latéralement sur une épaisseur de 0,5 à 1m et un rayon de 1 à 2m pour une plante de 3 à 4m de hauteur, tandis que celles du jeune arbre traumatisé sont toutes en hauteur, la composante latérale de l'espace exploité est alors réduite (figure 11).

La vigueur n'est pas constante chez les jeunes arbres et dépend de l'énergie lumineuse reçue ; elle varie donc en fonction de l'architecture des niveaux supérieurs de la forêt, ce qui n'est pas le cas des arbres du présent dont le niveau de vigueur reste bas. Comme le souligne OLDEMAN (1974a), "les arbres stagnants de l'ensemble d'avenir et les arbres du présent ont en commun un niveau de vigueur bas. Cependant, ce niveau peut encore monter chez les premiers, ce qui ne peut se produire chez les arbres du présent qui stagnent ainsi définitivement."

c) PROPALIPHYSE : L'ensemble, dans un hoplexol donné, des feuillages des arbres qui sont dans la phase ultime de leur développement, n'ayant pas encore acquis leur expansion maximale.

Si, au prime abord, cette définition paraît compliquée, voire ambiguë, elle correspond bien à une réalité observable sur le terrain. Nous avons limité le prophyse avant la réalisation des premières vagues de réitération, c'est-à-dire que sont encore considérés comme éléments de prophyse, des feuillages d'arbres composés par deux ou trois axes réitérés, les axes de réitération comme les axes séquentiels étant noyés dans la masse feuillée. Dès que les branches maîtresses se dégageront nettement des feuillages (figure 10D), c'est-à-dire que l'extension du houppier sera bien amorcée, nous les considérerons comme éléments du propaliphyse.

NEWMAN (1954), à la suite de RICHARDS (1952), propose que, pour la reconnaissance des strates B et C, où se mêlent des arbres du présent et des jeunes arbres de la strate supérieure A, soit considéré "the level

## FIGURE 11.-

Comparaison des formes d'un élément de paliphyse, feuillage d'un arbuste du présent, et de deux éléments de prophyse, feuillage d'un arbre d'avenir traumatisé et d'un autre normalement développé.

Dans le premier cas (A), la composante latérale domine : l'arbuste a atteint sa plus grande hauteur et s'accroît latéralement, par réitération adaptative, pour étendre la surface de réception de la lumière.

Dans les deux autres cas, respectivement (B) et (C), la composante verticale est la plus importante et traduit la croissance en hauteur du jeune arbre.

## FIGURE 12.-

Nous utilisons néophytion lorsque, dans l'hoplexol, la majorité des plantes n'ont pas encore développé la séquence architecturale, et prophyse lorsque les premières ramifications sont établies chez la plupart d'entre elles.

En forêt primaire, le néophytion n'est plus guère utilisé au-dessus de 0.4 m de haut. Il se rapporte à ce qui est communément appelé "plantules".

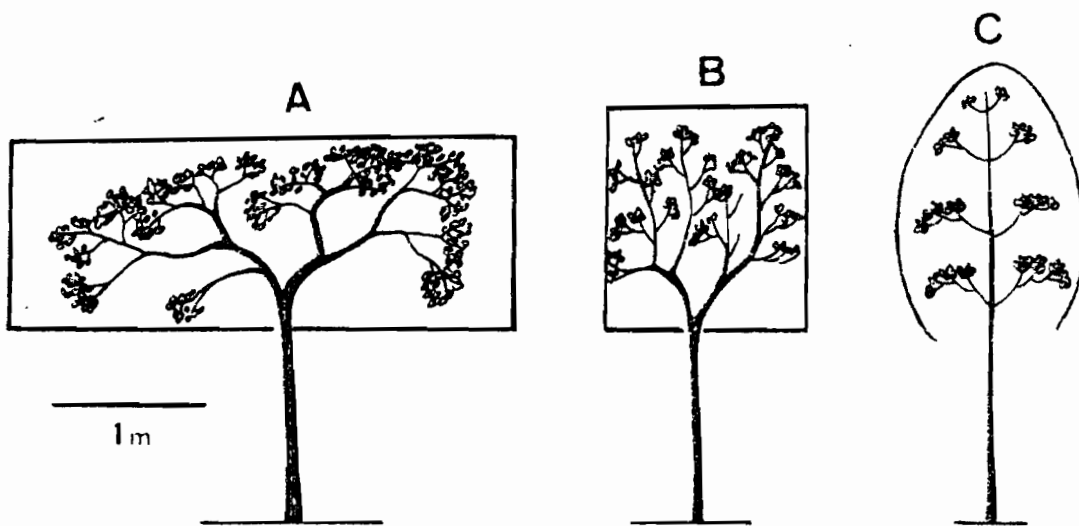


FIG. 11

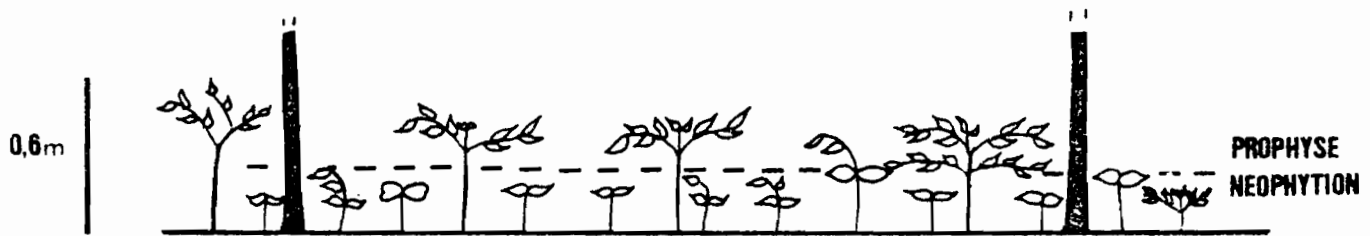


FIG. 12

at which lateral branches are no longer shed", c'est-à-dire le niveau où les branches persistent et constituent les fourches majeures des arbres. A ce stade, l'arbre pourra encore accroître son feuillage, il le fera selon une dimension essentiellement latérale, sa croissance en hauteur restera proportionnellement faible.

De tels arbres présentent des branches maîtresses encore fines, les diamètres des troncs n'excèdent pas 40 à 50 centimètres pour les grandes espèces arborescentes, les caractéristiques spécifiques des écorces (fissurées, craquelées, desquameuses, etc...) ne sont pas encore nettement établies ; les lichens, mousses et algues y sont absents, de même que les épiphytes sur les branches. Ils se distinguent de jeunes arbres par une extension latérale du feuillage déjà bien marquée et la présence de branches maîtresses bien individualisées.

Durant cette phase du développement de l'arbre qui correspond au propaliphyse, la plante dispose de l'énergie maximale en rapport à son tempérament et va alors occuper le volume final de l'écotopé (13).

Ces trois diagnoses - PROPHYSE, PROPALIPHYSE et PALIPHYSE - montrent bien le caractère dynamique de la méthode présentée. Elles s'appuient sur un ensemble de critères de forme liés à la dynamique de croissance des arbres et arbustes, et sur des marqueurs d'âges endogènes comme le diamètre, la texture des écorces, etc... ou exogènes comme la présence d'épiphylls, d'épiphytes, etc...

d) MONOPHYSE (14) : L'ensemble, dans un hoplexol donné, des feuillages des plantes arborescentes mono ou oligoblastes, à l'exception des Dicotylédones monocaules.

Dans un premier temps (RICHARD et al. 1977 ; GUILLAUMET et KAHN 1979), nous englobions sous ce terme toutes les plantes monocaules ou peu ramifiées, Monocotylédones arborescentes, fougères arborescentes, Cycadales, etc... et Dicotylédones monocaules. Dans la pratique, nous n'avons pas retenu les Dicotylédones monocaules - traitées comme monophyse ou monopaliphyse selon leur degré de développement - laissant ainsi au monophyse un ensemble de plantes présentant des affinités physionomiques et architecturales et des modalités comparables d'occupation de l'espace.

Les Dicotylédones monocaules y avaient été jointes pour leurs seules affinités architecturales - mêmes modèles de croissance (modèles de HOLTUM, CORNER, TOMLINSON et CHAMBERLAIN), mêmes corrélations entre paramètres structuraux de l'appareil végétatif : ainsi, la dimension des feuilles de Dicotylédones est inversement liée au degré de ramification (ASHTON 1978) ; elle peut également être corrélée au volume de l'entrenoeud. LAURI (1980) conclut que le passage de la pachycaulie-mégaphyllie vers la leptocaulie-microphyllie s'accompagne d'une diminution de la taille globale de l'entrenoeud et d'une modification de sa forme dans le sens d'un allongement. Et il est vrai que les palmiers, par exemple, peuvent avoir des feuilles au limbe entier ou peu divisé, de faible dimension pour la famille, s'ils ont un axe grêle et des entrenoeuds longs, tandis que les Dicotylédones monocaules peuvent avoir de grandes feuilles si elles ont un axe épais à entrenoeuds courts.

Cependant, nous ne nous situons pas, ici, au niveau de la plante, mais considérons des ensembles de feuillages : les Dicotylédones monocaules ne réalisent pas des peuplements denses semblables à ceux des palmiers ou des fougères arborescentes dont l'occupation de l'espace se trouve accentuée par la taille démesurée des feuilles. En forêt amazonienne, la longueur des feuilles des plus abondants palmiers du sous-bois varie entre 2 et 5m, celles des espèces arborescentes atteignent fréquemment 8m. Les Dicotylédones monocaules ne présentent jamais de feuilles de dimensions équivalentes.

Le point commun aux plantes du Monophyse est effectivement la taille des feuilles composées constituant une touffe à l'extrémité du stipe. Ce stipe peut d'ailleurs être enfoui, la grande touffe sortant alors du sol comme c'est le cas chez les palmiers acaules du sous-bois amazonien.

Comme le souligne de GRANVILLE (1978), les convergences morphologiques entre fougères et Monocotylédones sont frappantes : "beaucoup de Cyathea ressemblent aux palmiers par l'aspect de leur fronde, leur mode de croissance et leur port monocaule."

Bien que le degré de ramification des plantes du monophyse reste faible comparé à celui de la grande majorité des Dicotylédones, leur productivité peut être importante : la productivité primaire nette d'une plantation d'Elaeis guineensis de 14 ans a été évaluée à 37 tonnes/ha/an

(WESTLAKE 1963), valeur forte comparée à celles obtenues dans des plantations de ligneux (UNESCO 1979).

Ce monophyse peut tenir une place considérable dans la forêt. Ainsi, en Amazonie, les palmiers sont dominants dans les sous-bois jusqu'à 5 mètres, et montent dans la voûte de la végétation des secteurs hydromorphes ; il en est de même en Asie, comme le souligne KIRA (1978) qui attribue la masse feuillée observée entre 1,3 et 5 mètres à l'abondance des palmiers. Nous avons dénombré, au-dessus de 1m de hauteur, une moyenne par hectare de 602 palmiers en Amazonie du Pará et 2 122 palmiers en Amazonie centrale (Figure 1).

Leur nombre est parfois tel, dans les bas-fonds amazoniens, qu'entre 2 et 7 mètres, nous avons distingué des palmiers de l'ensemble du présent et des palmiers de l'ensemble d'avenir, respectivement notés monophyse et promonophyse. La notion d'expansion maximale chez les Monocotylédones qui ignorent la réitération adaptative a été discutée par de GRANVILLE (1978) : ces plantes conservent une même forme tout au long de leur vie, comment donc définir leur état d'expansion maximale ? Ce même problème a été soulevé au sujet des Dicotylédones qui restent conformes au modèle de croissance, nous avons alors remarqué que l'aspect des branches et des feuilles, l'abondance d'épiphylls constituaient des marqueurs de cet état du présent, ce dernier pouvant être utilisé pour les petits palmiers du sous-bois. DE GRANVILLE (l.c.) propose de définir l'état adulte par l'acquisition de la reproduction sexuée, "cela ne signifie pas pour autant que leur croissance soit achevée", note-t-il, mais que "cette conception est nécessaire car aucun autre point de repère commode n'est utilisable chez les Monocotylédones..." Elle peut être étendue à l'ensemble des plantes du Monophyse.

Là encore, la connaissance des espèces et de leur comportement est essentielle.

e) PLEIOPHYSE (15) : L'ensemble, dans un hoplexol donné, des feuillages de lianes.

On peut dire qu'en forêt tropicale humide, les lianes sont toujours présentes. Mais leur fréquence et abondance varient fortement ; elles peuvent envahir toute la végétation.

Dans les niveaux supérieurs de la forêt, les lianes disposent leurs feuillages parmi ceux des arbres, ou, à partir des branches maîtresses, elles pendent comme des guirlandes plus ou moins entrelacées. Elles sont également abondantes dans les niveaux inférieurs où elles se développent à la faveur des chablis.

CABALLE (1980 a et b) analyse les modalités d'occupation de l'espace par ces végétaux ; CREMERS (1973, 1974) étudie leur architecture. L'importance des lianes dans l'écosystème forestier est soulignée par HLADIK (1974), au niveau de la production foliaire de litière, en forêt gabonaise où elles représentent 36 % de la phytomasse foliaire ; en Thaïlande OGAWA et al. (1965) établissent à 25 % la phytomasse foliaire constituée par les lianes ; BEEKMAN (1981) en obtenant un pourcentage de 11 % montre la moindre importance de ces formes en Guyane française.

Selon JANZEN (1975), les lianes renforcent la couronne de l'arbre : "vine crowns blend in with the tree crown to produce a more complete canopy than the tree alone" ; il semblerait néanmoins que la somme des feuillages d'un arbre et des lianes qu'il porte occupe le même espace que si l'arbre en était dépourvu (OGAWA et al. 1965), les lianes ne s'ajouteraient pas mais se substitueraient au feuillage de l'arbre. Elles bouchent les trous dans la couronne de l'arbre, par exemple lorsqu'une branche meurt. D'une manière générale, les feuillages des lianes se disposent préférentiellement aux zones de rupture de la voûte forestière, ce qui confirme leur rôle cicatriciel. CABALLE (com.pers.) établit une nette relation entre la ligne de rupture de pente et la répartition des lianes au sol.

Lors des processus de reconstitution de la forêt après défrichement dans le Sud-ouest de la Côte d'Ivoire, les lianes sont abondantes et interfèrent dans le déroulement de la reconstitution. Elles jouent un rôle

favorable en assurant un premier couvert végétal dense et en permettant ainsi l'installation des espèces sciaphiles, mais elles peuvent aussi jouer un rôle négatif en constituant d'inextricables massifs qui bloquent la reconstitution (KAHN 1982).

Au cours de cette reconstitution, l'analyse du cortège floristique lianescent montre trois types de comportements : les lianes héliophiles qui s'installent dès le début et disparaîtront une quinzaine d'années plus tard avec la formation de la forêt secondaire, ces espèces sont inféodées aux végétations pionnières ; les lianes forestières héliophiles qui sont présentes à tous les stades de la reconstitution et que l'on retrouvera dans les cimes de la forêt reconstituée, ces espèces se rencontreront à l'état jeune, en forêt, dans les chablis récents ; enfin, des lianes strictement forestières, sciaphiles pour leur installation dans le sous-bois, qui ne deviendront héliophiles que dans la phase ultime de leur développement dans la voûte de la forêt climacique. Ce dernier groupe régénère dans le sous-bois et constitue bon nombre des jeunes plantes entre 0 et 5m de haut.

Les palmiers-lianes sont fréquents en Afrique et surtout en Asie où ils sont particulièrement abondants ; en Amérique du Sud, ils sont limités au genre Desmoncus, lianescent mais de taille réduite. Ils feront l'objet d'une diagnose combinée : PLEIOMONOPHYSE.

## 2. LES AXES CONDUCTEURS

a) STYLAGE (16) : L'ensemble, dans un hoplexol donné, des troncs ligneux.

Cet élément s'applique aux troncs de Dicotylédones, particulièrement abondantes dans les forêts tropicales humides, il pourra être appliqué aux Gymnospermes, aux Araucaria... dont les troncs présentent un rhytidome de texture voisine.

Les troncs recourent toute une série d'hoplexols, de la litière jusqu'à 20 mètres et plus de haut. Il est rare que le stylagé détermine l'hoplexol, ce qui arrive néanmoins lorsque les feuillages y font totalement défaut.

- b) DENDRIGE (17) : L'ensemble, dans un hoplexol donné, des branches maîtresses qui sont bien distinctes spatialement des feuillages.

La plupart de ces branches correspondent aux vagues de réitérations arborescentes et arbustives ou aux branches séquentielles dans le cas des espèces arborescentes qui ne réitèrent pas, mais qui réalisent des branches latérales de bonne taille comme la grande Myristicaceae africaine, Pycnanthus angolensis.

Le dendrigé apparaît dans la série verticale d'hoplexols avec les ensembles arbustifs du sous-bois ; il peut également correspondre aux axes de réitérations des jeunes arbres traumatisés.

Notons enfin que le dendrigé supporte les épiphytes qui peuvent y être très nombreux en individus et en espèces.

- c) STIPIAGE (18) : L'ensemble, dans un hoplexol donné, des troncs et des stipes correspondant aux éléments du monophyse.

Ils se distinguent nettement des troncs du stylagé par un rhytidome fibreux ou écailleux, par la persistance des gaines foliaires, par une anatomie très différente.

En forêt tropicale humide, le stipiagé est toujours moins représenté que le stylagé, excepté dans les bas-fond hydromorphes où il peut devenir dominant en raison de l'abondance de palmiers ou de fougères arborescentes.

- d) OPHIAGE (19) : L'ensemble, dans un hoplexol donné, des troncs et des tiges de lianes.

Par leur port, leur forme et leur anatomie, ces lianes se distinguent parfaitement des éléments précédents.

Dans une forêt bien développée, les éléments de l'ophiagé sont le plus souvent groupés autour du tronc des grands arbres après avoir parfois suivi un long parcours au sol. Dans les chablis, ils constituent des réseaux enchevêtrés, les lianes ont alors des diamètres plus faibles excédant rarement 5 cm. Dans le cas des palmiers-lianes, la combinaison OPHIASTIPIAGE qualifiera la nature lianescente du stipe.

### 3. SYSTEMES ASSIMILATEURS ET CONDUCTEURS CONFONDUS DANS L'ESPACE

---

Lorsque les systèmes assimilateurs et conducteurs ne sont pas spatialement distincts, nous considérerons l'ensemble de la partie aérienne de la plante.

- a) NEOPHYTION (20) : Ensemble, dans un hoplexol donné, des plantules et jeunes plantes de formes arbustives, arborescentes et lianescentes.

Il y a certes une continuité entre le néophytion et le prophyse : lorsque les premières séquences de ramification ne seront pas amorcées, nous traiterons l'ensemble des "plantules" comme néophytion ; lorsque, dans l'hoplexol, la plupart des plantes présenteront les premières ramifications, nous les considérerons comme prophyse (Figure 12, p. 57).

- b) GRAMEN (21) : L'ensemble, dans un hoplexol donné, des plantes graminiformes. Ce terme s'applique à toute plante cespiteuse, aux feuilles élançées, à nervures parallèles. Il concerne les Gramineae, certaines Marantaceae, Liliaceae, etc...

Dans le cas des Cyperaceae grimpantes, comme Scleria barteri, plante des végétations secondaires, nous distinguerons un PLEIOGRAMEN pour marquer la nature lianescente de la plante graminiforme.

- c) PHOROPHYTION (22) : L'ensemble des plantes s'épanouissant à la surface du sol.

Il s'agit de tous les végétaux étalant leur appareil végétatif au niveau du sol ou de la litière ; Phanérophytes et Cryptogames de type prostré, Bryophytes, Lichens, etc... On y inclura les organes reproducteurs des saprophytes ou parasites.

- d) KORTODE (23) : L'ensemble, dans un hoplexol donné, des plantes herbacées non graminiformes et non prostrées.

Cet ensemble comprend toutes les Dicotylédones, Monocotylédones et Ptéridophytes ne présentant pas l'organisation des précédents, mais formant un complexe très riche de morphologie variée bien que toujours identifiable.

Remarquons que dans le cas des grandes Musaceae, Strelitziaceae, Heliconiaceae, etc... où le système assimilateur est bien distinct du système conducteur, il est formellement toujours possible d'établir un kortophyse et un kortagé (de même qu'un gramophyse ou un gramagé pour les bambous). Insistons sur le côté anecdotique de telles combinaisons.

Ces trois ensembles, gramen, phorophytion et kortode comprennent respectivement leurs plantules. En effet, chez ces plantes, les formes jeunes sont mêlées aux formes adultes. De plus, la multiplication végétative est un mécanisme de propagation fréquent et la distinction de leurs formes jeunes n'aurait pas la signification du néophytion. Il sera cependant toujours possible de distinguer un néokortode, néogramen...

#### 4. LA MATIERE VEGETALE MORTE

Le NECROPHYTION (24) se rapporte à la matière végétale morte non décomposée. Il sera foliacé pour les feuilles, inflorescences et infrutescences, et ligneux pour le bois et certains fruits comme ceux des Lecythidaceae.

#### 5. EN RESUME

C'est en fait neuf éléments de diagnose que nous retiendrons pour décrire les hoplexols des niveaux arbustifs et arborescents :

|                                                       |                                       |
|-------------------------------------------------------|---------------------------------------|
| PRO -                                                 | STYLA -                               |
| PROPALI -                                             | DENDRI -                              |
| PALI - - <u>P</u> <u>H</u> <u>Y</u> <u>S</u> <u>E</u> | STIPIA - - <u>A</u> <u>G</u> <u>E</u> |
| MONO -                                                | OPHIA -                               |
| PLEIO -                                               |                                       |

4 éléments de diagnose pour les niveaux herbacés :

NEOPHYTION

GRAMEN

KORTODE

PHOROPHYTION

1 élément pour la litière

NECROPHYTION

Ces 14 termes constituent un code descriptif somme toute assez simple compte tenu des notions qu'il supporte.

## DESCRIPTION DE L'HOPLEXOL

Une fois l'hoplexol visualisé, sa description procèdera par deux étapes :

1. Détermination des limites de l'hoplexol ;
2. Il s'agira ensuite de reconnaître les éléments constitutants et de les agencer en fonction de leur importance relative, ce sera la diagnose majeure.

Une diagnose structurale évalue le rapport des volumes végétaux feuillés au volume de l'air ambiant et permet de qualifier la distribution latérale, régulière ou irrégulière, des feuillages au sein de l'hoplexol. Elle a été largement présentée par GUILLAUMET et KAHN (1979) et utilisée par KAHN (1982) pour analyser les processus de reconstitution de la forêt du Sud-Ouest ivoirien ; elle a alors permis de suivre l'homogénéisation latérale croissante des ensembles arbustifs et l'hétérogénéisation des ensembles correspondant à la mort des arbres de la forêt secondaire âgée.

Cette diagnose structurale s'est révélée inutile en forêt primaire, pour deux raisons :

- Les forêts secondaires âgées étaient constituées d'arbres de même âge réalisant un peuplement relativement homogène sur environ un hectare, dimension de la parcelle correspondant à la surface initialement défri-chée ; la diagnose structurale portait alors sur un grand nombre d'arbres. Ce n'est pas le cas en forêt primaire où le volume d'architecture homogène ne comprend que deux, parfois trois grands arbres. On conçoit alors que la régularité ou l'irrégularité de la distribution des feuillages de deux à trois grands arbres dans un volume réduit n'ait pas grande signification et dépende de la forme de la ramure de ces arbres, caractère spécifique. La diagnose est par ailleurs fortement influencée par l'état de développement du feuillage des arbres qui perdent partiellement ou totalement leurs feuilles.
- Dans le sous-bois de la forêt primaire, cette diagnose a toujours traduit la forte discontinuité des ensembles structuraux arbustifs qui en fait marque l'amplitude spatiale et temporelle plus faible du cycle sylvigénétique à ces niveaux.

## 1. DETERMINATION DES LIMITES : LES HAUTEURS

---

La définition du "plafond" d'un hoplexol procède par la mesure de la hauteur des arbres le constituant.

Les hauteurs totales des arbres sont évaluées à partir de repères mesurés avec un dendromètre et pour les arbustes du sous-bois, à partir d'une perche de 5 mètres laissée en permanence dans l'aire du relevé. Ces hauteurs, pour les relevés effectués en Amazonie du Pará, ont été évaluées par deux personnes. L'usage du dendromètre pour la mesure des hauteurs totales des grands arbres est en effet délicat, car il est très difficile de viser le sommet d'un feuillage, de même qu'il est quasi impossible de prendre le recul suffisant imposé par l'utilisation de l'appareil, l'arbre à mesurer disparaissant derrière le couvert végétal ; cette opération se complique sur topographie accidentée.

Jusqu'à 10-12 mètres, l'erreur commise est inférieure au mètre ; de 10 à 20 mètres, elle est de l'ordre de 1 à 2 mètres ; au-dessus, elle est de 10 à 15 % de la valeur obtenue. Ce même pourcentage est donné par OLDEMAN (1974a) dans des conditions tout à fait semblables ; en forêt secondaire (KAHN 1982), nous avons estimé l'erreur sur les grands arbres inférieure à 10 % en raison de la plus grande facilité pour effectuer des mesures grâce à la présence de terrains découverts, clairières ou routes, à proximité des parcelles étudiées.

Notons à ce propos que la mesure des arbres abattus est entachée d'une erreur du même ordre par la déformation du houppier au contact du sol ; par ailleurs, il n'est guère pensable d'abattre tous les arbres des parcelles étudiées comme le recommandent RICHARDS et al. (1940).

Les limites des hoplexols sont ondulantes : l'hoplexol est une concentration d'éléments végétaux principalement visualisée par les feuillages. Il est bien évident que tous les arbres n'y culminent pas à la même hauteur, la limite supérieure affichée correspond à la moyenne des hauteurs mesurées.

Ces variations dans les hauteurs sont proportionnellement faibles pour les ensembles structuraux, bien que nettes comme le constate RICHARDS (1952) : "by a stratum or story is meant a layer of trees whose crowns vary in height between certain limits" ; elles sont proportionnellement plus fortes pour les ensembles d'avenir qui néanmoins, dans la majorité des cas, s'agencent verticalement en couches, au sein du phytoplexion, bien entendu. La hauteur des jeunes arbres d'un même hoplexol varie d'une part en fonction de la forme des feuillages conditionnée par le modèle de croissance (HALLE et al. 1978), d'autre part en fonction de l'état physiologique de la jeune plante, certaines sont en pleine vigueur et produisent des axes verticaux qui dépassent la hauteur moyenne de l'hoplexol sans toutefois porter le feuillage dans l'hoplexol supérieur, d'autres, de vigueur basse, sont en phase de stagnation.

Durant le relevé, il s'agira d'évaluer l'importance de ces cas et de les rattacher à l'un ou l'autre des hoplexols, voire d'établir un nouvel hoplexol (figure 13).

## 2. LA DIAGNOSE MAJEURE

La diagnose majeure consiste en la reconnaissance et la quantification relative des éléments végétaux au sein de l'hoplexol. Cette quantification s'effectue en fonction de leur importance spatiale selon 5 niveaux :

- |                                                                                            |                                   |
|--------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------|
| - L'élément domine dans l'hoplexol                                                         | <u>Prophyse</u>                   |
| - L'élément est abondant, mais non dominant, on utilisera alors le préfixe du terme        | <u>Pro-Paliphyse</u>              |
| - La présence marquée de l'élément sera transcrite par l'adjectif dérivé du terme (-physé) | Paliphyse, <u>prophysé</u>        |
| - La présence de l'élément sera transcrite par la phase                                    | Paliphyse, <u>phase prophysée</u> |
| - L'élément rare sera marqué par le stigme (25)                                            | Paliphyse, <u>stigme prophysé</u> |

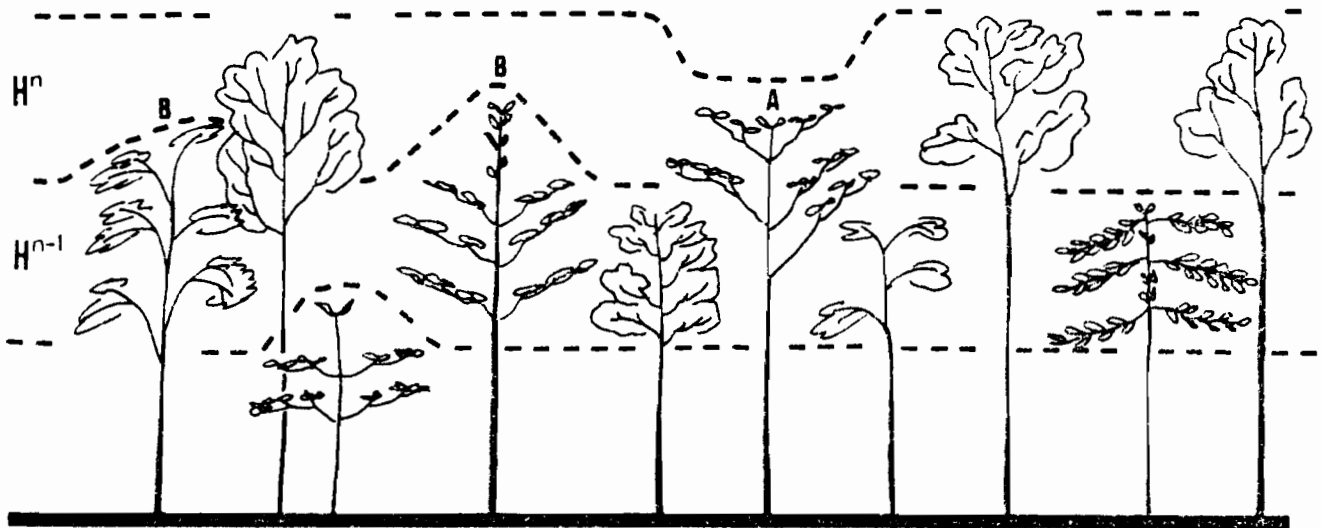


FIG. 13

Suivant la forme du feuillage et l'état de vigueur du jeune arbre la stratification de l'ensemble d'avenir est plus ou moins floue, l'hoplexol est alors déterminé par les zones de concentration plus denses des feuillages. Un feuillage plus bas que la moyenne (A), mais dont la majeure partie se trouve dans l'hoplexol  $n$  sera considéré dans cet hoplexol, tandis qu'un autre feuillage (B) qui émet de nouveaux axes dans l'hoplexol  $n$ , mais dont la base est dans l'hoplexol  $n-1$  sera considéré dans ce dernier. Quand ces cas intermédiaires sont nombreux, ils déterminent un nouvel hoplexol.

Nous avons choisi ce type d'écriture qui s'avère fort pratique à l'usage, ne nécessitant pas à l'avance la préparation de formulaires. Il est clair que l'on peut utiliser un tableau à 5 colonnes, le principe de cette quantification relative restant le même - mais dans ce cas, comme il y a en moyenne une quinzaine d'hoplexols par phytoplexion, il sera judicieux de prévoir des formulaires.

La présentation de cette quantification relative est une affaire de goût. Ce canevas à 5 niveaux reste suffisamment souple pour traduire des tendances dans les cas où les éléments végétaux ont une importance voisine tout en séparant nettement la faible présence, la présence marquée et l'abondance (en terme d'occupation spatiale).

Nous n'insisterons pas sur le principe d'une quantification relative évaluée à l'oeil très largement utilisée dans les sciences décrivant le milieu naturel (26), récemment par WEBB et al (1976) pour la description des forêts tropicales.

### 3. LA SURFACE DES RELEVES

Le relevé morpho-structural est obtenu en décrivant tous les hoplexols du phytoplexion considéré, de la litière à la voûte forestière. La surface nécessaire à la description d'un hoplexol sera celle parcourue pour observer les différents éléments végétaux qui le composent et établir leur importance spatiale relative. Cette surface variera en fonction du niveau observé, elle ne peut être la même pour les niveaux herbacés et les niveaux arborescents. Une aire de 100 m<sup>2</sup> suffit pour les niveaux inférieurs, de 400 à 600 m<sup>2</sup> pour les niveaux arbustifs et arborescents moyens, de 1 000 à 1 200 m<sup>2</sup> pour les niveaux arborescents supérieurs.

### 4. CONSIDERATIONS SUR LE RELEVÉ

Avant d'effectuer un relevé morpho-structural, il faut tout d'abord vérifier l'homogénéité de la parcelle à décrire. Si la végétation est

trop hétérogène, plusieurs relevés devront être réalisés. Après six années d'utilisation, une règle peut être posée : après observation de l'hoplexol, sa diagnose peut toujours être formulée. Il arrive parfois que les hoplexols soient peu visibles, les hauteurs variant beaucoup d'un point à l'autre du relevé, et qu'il devienne impossible d'établir clairement une diagnose. Dans ce cas, le volume de végétation considéré correspond à plusieurs phyto-plexions juxtaposés qu'il faudra décrire séparément. Ces cas se produisent assez fréquemment au niveau des ruptures de pente où il s'avère nécessaire d'effectuer un relevé de part et d'autre de la rupture.

Sur les pentes, pour éviter un trop grand décalage des hauteurs dû à la déclivité qui perturbe l'observation des hoplexols, le relevé privilégie la dimension latérale perpendiculaire à la ligne de pente. Les illustrations de forêts sur pente représentent la végétation dans un plan perpendiculaire à cette ligne et répondent aux conventions définies (p. 75).

#### CONCLUSIONS SUR LA METHODE MORPHO-STRUCTURALE

Au terme de sa présentation, nous soulignerons que cette méthode est d'une grande simplicité d'utilisation sur le terrain, ne nécessitant qu'un papier, un crayon et un dendromètre.

Elle présente l'avantage de travailler au sein du volume végétal et de le traiter comme tel. Les diagnoses utilisées permettent, par leur définition, l'analyse immédiate des relevés, particulièrement au plan de la dynamique forestière.

Comme nous l'avons écrit à plusieurs reprises, l'établissement des diagnoses demande une bonne connaissance de la végétation. Peut-être plus que toute autre, cette méthode exige une expérience préalable de la forêt tropicale humide pour formuler des diagnoses fiables et ne pas succomber aux pièges tendus par la richesse des formes et des stratégies. Il est clair que, au-delà de la méthode utilisée, c'est la connaissance intime du milieu acquise par l'observateur qui le conduira à la compréhension des phénomènes observés.

L'attitude du botaniste étudiant la forêt est déductive, il y puise les informations qu'il tente de recouper au travers de canevas analytiques ; attitude proche de l'enquête policière, aux divers faits sont liés les mobiles que sont les facteurs écologiques, aux caractères correspondent les tempéraments des espèces, les comportements observés étant la résultante des deux. Une attitude expérimentale est quasi impossible pour l'étude de la végétation forestière tropicale humide en raison du facteur temps et d'une méconnaissance de nombreux paramètres brouillant l'interprétation.

L'obstacle majeur que cette méthode a rencontré est sa typologie qui appelle quelques remarques. Les néologismes du code descriptif sont au nombre de 14, répartis selon des catégories évidentes comme les feuillages, les troncs, les branches. Leur signification s'appuie sur les concepts définis par HALLE et OLDEMAN (1970), OLDEMAN (1974a), repris par HALLE et al. (1978). En dehors de ce contexte scientifique, ces termes resteront obscurs et sans grand intérêt. Ils n'ont de sens que dans le cadre de cette méthode morpho-structurale.

Deux termes, cependant, qui s'appliquent à deux volumes de végétation forestière conservent leur réalité indépendamment du code descriptif : le PHYTOPLEXION, volume de forêt dont l'architecture est homogène, et l'HOPLEXOL, l'unité morphologique de stratification.

## LE PROFIL FORESTIER ET LA METHODE DE LA MOSAIQUE

La méthode du profil forestier consiste à dessiner une tranche de forêt d'épaisseur réduite de 5 à 20 m. ROLLET (1974) rassemble une bibliographie complète sur les profils forestiers déjà existants et attribue les premiers à DAVIS (1933). Cette méthode est, à l'heure actuelle, particulièrement développée par F. HALLE et son équipe qui tendent à illustrer aussi fidèlement que possible la forêt. Les résultats obtenus sont admirables, l'interprétation en reste néanmoins délicate.

Nous discuterons ici de tels profils pour mieux définir notre position face à la végétation forestière.

Le dessin aussi parfait soit-il, ne fait que transcrire la réalité avec une perte inéluctable d'information : il ne peut traiter à la même échelle le très grand et le tout petit, le géant forestier et la "plantule", ou alors il faut différents dessins à différentes échelles. Il est limité au plan de la feuille et constitue un handicap pour appréhender l'espace dans ses trois dimensions. Il peut transcrire le volume en se compliquant terriblement et devient un facteur limitant pour le travail en forêt.

TROCHAIN (1980) conclut sur la technique et l'utilisation du profil : "l'exécution d'un profil structural est donc une opération de longue haleine, surtout s'il est très réaliste et si l'on lève de façon analogue la strate herbacée. En dépit du temps et des efforts demandés, il ne faut pas surestimer l'intérêt des transects : la surface étant toujours réduite, ..., on ne peut surexploiter un seul profil et en tirer un grand nombre de conclusions, de rapports ou d'indices."

Le dessin ne décrit pas, il illustre. Il n'est pas intégrateur contrairement à la diagnose qui rassemble et structure l'information. Le schéma est également intégrateur, il peut modéliser (HALLE 1979), mais il n'illustre ni ne décrit.

Les mots décrivent, intègrent l'information par le jeu des concepts sous-jacents. Ainsi, dans le cas de la méthode proposée, la diagnose intègre l'information selon un axe défini pour chaque élément - portant essentiellement sur sa dynamique - et elle ne la modifie pas, les critères de reconnaissance des éléments restant morphologiques.

Mais, les mots n'illustrent pas et l'illustration dessinée facilite la compréhension par la visualisation de l'objet étudié.

Ces deux approches comportent leurs avantages et leurs inconvénients. La méthode morpho-structurale proposée, d'utilisation plus souple que celle du profil forestier, permet de décrire une plus grande surface de forêt dans des délais plus brefs : en 2 à 3 heures, la description du phytoplexion est établie de 0 à 50 mètres ; hoplexol par hoplexol, l'information est transcrite et intégrée, tant au niveau de la voûte forestière qu'à ceux du sous-bois et de la litière. Mais les descriptions sont codées et, il est vrai, pas très compréhensibles, à première vue, pour le lecteur non averti. En revanche, ce code permet l'analyse immédiate des données.

Comme l'a écrit OLDEMAN (1981) sur l'attitude du scientifique face à la forêt, "philosophy is a personal thing", et nous sommes convaincus qu'une méthode est d'autant plus efficace qu'elle sied bien au tempérament de celui qui l'utilise, et bien sûr, aux problématiques posées.

C'est OLDEMAN (1974a) qui a présenté le profil dessiné comme support analytique de la dynamique forestière par le tracé et l'interprétation de la "surface d'inversion morphologique" (cf. Chapitre 6). Les "points d'inversion morphologique" qui correspondent aux fourches majeures des arbres ne représentent cependant qu'une faible partie de l'information contenue dans ces profils. Aussi TORQUEBIAU (1981) propose-t-il une nouvelle méthode d'utilisation de cette information sans qu'il soit nécessaire d'établir des profils dessinés. L'auteur distingue quatre états sylvigénétiques selon la position relative de la surface d'inversion de l'ensemble arborescent supérieur et de la mi-hauteur de la forêt :

- le premier état est celui du chablis : il n'y a pas de surface d'inversion, le peuplement arborescent n'étant plus en place ;
- le second, qualifié de "phase homéostatique jeune" est caractérisé par une surface d'inversion de l'ensemble structural supérieur située sous la mi-hauteur de la forêt ;
- le troisième état qualifié de "phase dynamique" ou "zone perturbée" est caractérisé par une surface d'inversion de l'ensemble structural supérieur oscillant autour de la mi-hauteur de la forêt ;
- enfin, le quatrième état se rapporte à la forêt homéostatique âgée, la surface d'inversion est supérieure à la mi-hauteur.

L'observateur ne tient compte sur le terrain que des hauteurs des fourches et de la hauteur totale des arbres.

Cette méthode conduit à une cartographie de ces états sylvigénétiques et à la représentation d'une véritable mosaïque. Elle permet de caractériser une forêt par les pourcentages respectifs de ces états. Par rapport au profil forestier, il y a perte de l'illustration de la forêt. Par ailleurs, cette méthode n'utilise qu'un seul ordre de critères, celui des hauteurs dont la signification n'est pas toujours bien maîtrisée. Enfin, l'architecture de chaque état sylvigénétique n'est pas analysée, et

le troisième état regroupe des parcelles forestières dont la signification dynamique peut être différente (phase dynamique/zone perturbée).

En complément à cette méthode de la mosaïque, la méthode morpho-structurale apportera la possibilité de décrire et d'analyser les différentes architectures correspondant aux états sylvigénétiques cartographiés (Cf. Chapitre 3).

#### CONVENTIONS UTILISEES POUR L'ILLUSTRATION ET LA PRESENTATION DES RESULTAT.

1. Les dessins de végétation illustrant le texte sont élaborés à partir de croquis tirés lors du relevé et complétés par les données morpho-structurales. Ce ne sont pas des dessins des parcelles, comme un profil, mais des figures synthétiques où nous avons privilégié tel aspect à tel autre pour appuyer les résultats de l'analyse. Deux modes de représentation ont été choisis : d'une part en volume, dont la profondeur est donnée par l'échelle des hauteurs de la végétation ; d'autre part, en plan, les dessins n'ont alors pas d'épaisseur. Les diamètres des arbres sont dessinés à l'échelle donnée par les hauteurs.
2. Nous distinguerons, tout au long de ce travail et pour chaque relevé, 4 niveaux : les ensembles arborescents supérieurs au-dessus de 14-16 mètres ; les ensembles arborescents moyens entre 8-10 mètres et 14-16 mètres ; les ensembles arbustifs entre 1,5-2 et 8-10 mètres, et les ensembles arbustifs inférieurs et herbacés. Ces limites seront justifiées par l'analyse où, d'un relevé à l'autre, ressortent des niveaux comparables ; elles sont indicatives et approximatives, ces quatre niveaux se distinguent assez nettement dans la plupart des cas. Le but de cette séparation n'est que de faciliter l'analyse et la présentation des résultats.
3. L'ensemble structural supérieur sera noté (n), les ensembles structuraux sous-jacents seront respectivement notés (n-1), (n-2)...



## B - LA VARIABILITÉ DE L'ARCHITECTURE FORESTIÈRE

---

Dans un premier temps, nous illustrerons la mosaïque architecturale d'une forêt située en Amazonie du Pará sur les marges du fleuve Tocantins. Nous confronterons les données architecturales à la variabilité de deux paramètres quantitatifs - la surface terrière et le volume. Cette analyse, portant sur un large échantillon, nous conduira à dégager l'effet du relief qui module la variabilité imposée par le cycle sylvigénétique. Ce dernier reste le principal facteur d'hétérogénéisation comme le montrera un exemple pris dans une région de relief plat où le facteur pente est alors éliminé. Un troisième exemple forestier nous permettra d'illustrer l'effet des affleurements rocheux qui interfèrent sur la variabilité imposée par le cycle sylvigénétique et la pente en réduisant la hauteur de la végétation.

Dans un deuxième temps, nous analyserons la variation architecturale de la forêt suivant la séquence topographique afin d'établir une relation entre l'architecture de la végétation et le modelé où interviendront la déclivité, mais aussi la nature des horizons superficiels des sols, autant de facteurs limitant l'enracinement et exposant les arbres au vent. Les exemples seront pris en Amazonie centrale et dans le Sud-Ouest ivoirien.

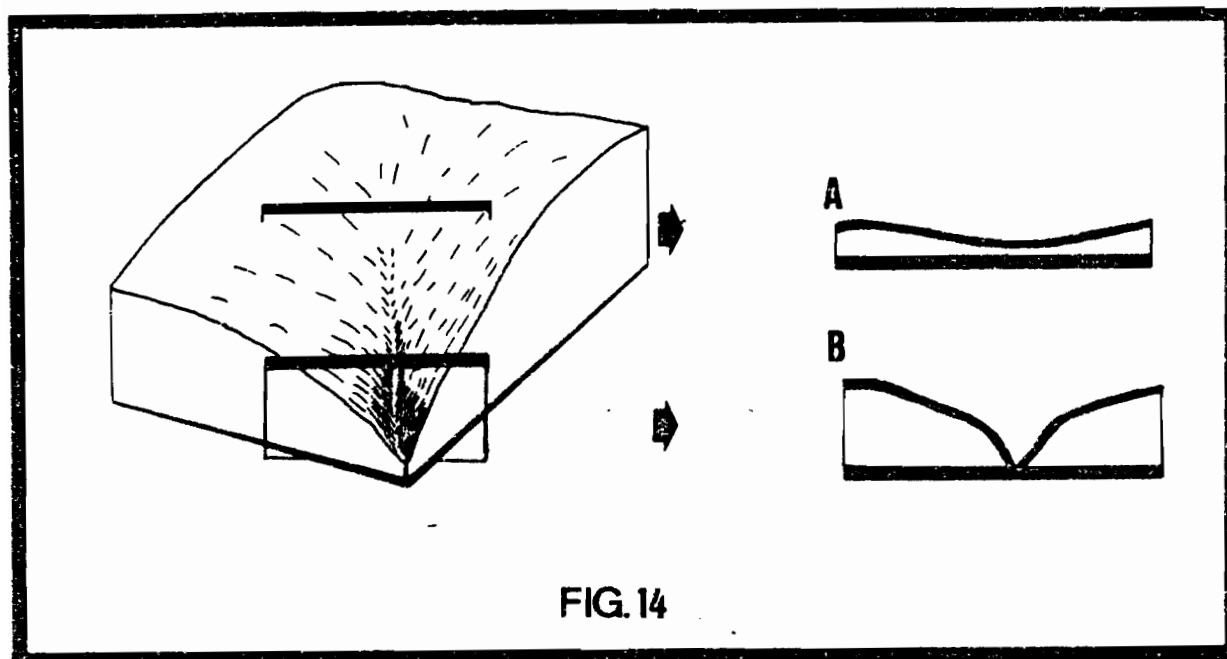


FIG. 14

Bloc diagramme schématisant le relief de la zone 1 avec, en coupe, la topographie au niveau des bas-fonds qui influencera la répartition des grands arbres. Ces bas-fonds ne sont pas hydromorphes ; seules quelques taches d'hydromorphie sont présentes au fond des ravines déjà bien creusées.

A - en début de ravine, le relief du bas-fond est quasi plat, la végétation est floristiquement semblable à celle de la forêt environnante.

B - sur ravine encaissée, le micro relief devient très accidenté.

# CHAPITRE 3

## CYCLE SYLVIGÉNÉTIQUE ET EFFET DE PENTE

### PREMIER EXEMPLE : FORÊT DE LA ZONE 1

---

#### 1. TOPOGRAPHIE DE LA ZONE ETUDIEE (Figure 1A)

Le relief est accentué avec des plateaux souvent réduits à des crêtes étroites. Les pentes longues de 80 à 150 m présentent des déclivités de 20 à 40 %. Cette zone 1 correspond à un début de réseau hydrographique marqué par des ravines plus ou moins encaissées. Les relevés de bas-fonds sont ainsi situés soit au début de la ravine sur un replat, soit sur la ravine fortement encaissée (figure 14). Les sols de ces bas-fonds ne sont pas hydromorphes, sauf au creux de la ravine sur quelques mètres de largeur.

#### 2. COMPOSITION FLORISTIQUE

Le recensement des familles végétales, sur 1,92 hectare, considérant tous les individus de circonférence égale ou supérieure à 0,05 m (tableau 3) donne 4 773 plantes réparties en 38 familles. Six familles se détachent nettement : Leguminosae, Burseraceae, Meliaceae, Annonaceae, Chrysobalanaceae et Violaceae. Les Meliaceae et Violaceae ne sont représentées que par un seul genre, respectivement Guarea et Rinorea, les Burseraceae par deux genres, Protium et Tetragastris.

Certaines familles ne présentent que des espèces arbustives du sous-bois, c'est le cas des Violaceae (Rinorea), tandis que les Leguminosae et Chrysobalanaceae forment de grands arbres comme l'indique le tableau 4.

T A B L E A U 3

Recensement des familles végétales sur 1,92 hectare dans la zone 1,  
Amazonie du Pará (individus de circonférence égale ou supérieure  
à 0,05 cm)

|                  |     |           |                 |    |
|------------------|-----|-----------|-----------------|----|
| Leguminosae      | 662 | (13.87 %) | Euphorbiaceae   | 19 |
| Burseraceae      | 577 | (12.09 %) | Monimiaceae     | 19 |
| Meliaceae        | 554 | (11.61 %) | Simaroubaceae   | 17 |
| Annonaceae       | 517 | (10.83 %) | Flacourtiaceae  | 16 |
| Chrysobalanaceae | 515 | (10.79 %) | Myristicaceae   | 15 |
| Violaceae        | 460 | (9.60 %)  | Elaeocarpaceae  | 15 |
| Sapotaceae       | 294 | (6.16 %)  | Melastomaceae   | 13 |
| Sapindaceae      | 276 | (5.78 %)  | Anacardiaceae   | 12 |
| Lecythidaceae    | 166 |           | Guttiferae      | 11 |
| Myrtaceae        | 125 |           | Tiliaceae       | 10 |
| Lauraceae        | 113 |           | Apocynaceae     | 8  |
| Moraceae         | 108 |           | Bignoniaceae    | 5  |
| Rubiaceae        | 69  |           | Rutaceae        | 5  |
| Bombacaceae      | 32  |           | Celastraceae    | 4  |
| Sterculiaceae    | 28  |           | Hippocrateaceae | 4  |
| Boraginaceae     | 25  |           | Humiriaceae     | 4  |
| Quiinaceae       | 25  |           | Myrsinaceae     | 3  |
| Olacaceae        | 23  |           | Verbenaceae     | 3  |
| Nyctaginaceae    | 21  |           | Capparidaceae   | 1  |

Les Lecythidaceae sont peu nombreuses, elles constituent cependant un fort pourcentage de la phytomasse (17.25 % de la surface terrière calculée à partir de 0,05m de circonférence) ; le cas est encore plus frappant chez les Anacardiaceae avec seulement 12 individus dont 6, de diamètre égal ou supérieur à 0,4m, sur 3.84 ha, réalisent néanmoins 2.7 % de la surface terrière.

T A B L E A U 4

| Recensement des arbres de plus de 0.4m de diamètre et surface<br>terrière correspondante (Relevé de 3.84 hectares. Amazonie du<br>Pará (Zone 1)) |                  |                                               |                                                                  |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------|-----------------------------------------------|------------------------------------------------------------------|
| Nombre<br>d'individus                                                                                                                            | Famille          | Surface<br>terrière<br>m <sup>2</sup> /3.84ha | % de la surface<br>terrière calculée<br>à 0.05m de circonférence |
| 76                                                                                                                                               | Leguminosae      | 26.7                                          | 19.8 %                                                           |
| 34                                                                                                                                               | Lecythidaceae    | 23.2                                          | 17.3 %                                                           |
| 49                                                                                                                                               | Chrysobalanaceae | 9.7                                           | 7.3 %                                                            |
| 16                                                                                                                                               | Burseraceae      | 4.3                                           | 3.2 %                                                            |
| 6                                                                                                                                                | Anacardiaceae    | 3.6                                           | 2.7 %                                                            |
| 6                                                                                                                                                | Lauraceae        | 1.5                                           | 1.1 %                                                            |
| 8                                                                                                                                                | Sapotaceae       | 1.5                                           | 1.1 %                                                            |
| 4                                                                                                                                                | Meliaceae        | 1                                             |                                                                  |
| 1                                                                                                                                                | Bignoniaceae     | 1                                             |                                                                  |
| 2                                                                                                                                                | Myristicaceae    | 0.8                                           |                                                                  |
| 3                                                                                                                                                | Tiliaceae        | 0.5                                           |                                                                  |
| 3                                                                                                                                                | Flacourtiaceae   | 0.4                                           |                                                                  |
| 1                                                                                                                                                | Melastomaceae    | 0.4                                           |                                                                  |
| 2                                                                                                                                                | Nyctaginaceae    | 0.4                                           |                                                                  |
| 1                                                                                                                                                | Bombacaceae      | 0.25                                          |                                                                  |
| 1                                                                                                                                                | Humiriaceae      | 0.2                                           |                                                                  |
| 1                                                                                                                                                | Sterculiaceae    | 0.15                                          |                                                                  |
| 214                                                                                                                                              |                  | 75.6 m <sup>2</sup> /3.84ha                   | (56 %)                                                           |

### 3. ECHANTILLONNAGE ET PARAMETRES QUANTITATIFS

Les résultats obtenus portent sur 32 relevés répartis en 8 topo-séquences qui totalisent une surface de 3.84 ha, selon les positions de sommet, haut de pente, pente et bas-fonds. Pour chaque relevé, une description morpho-structurale a été effectuée. Nous avons d'autre part mesuré toutes les circonférences des troncs égales ou supérieures à 0.05m sur

600 m<sup>2</sup> (20 x 30m) et à 0.4m sur 1 200 m<sup>2</sup> (40 x 30m) à l'emplacement du relevé morpho-structural. Cette surface de 1 200 m<sup>2</sup>, dans les forêts des marges du Tocantins étudiées, correspond à la surface parcourue pour décrire les hoplexols du niveau arborescent supérieur ; nous cadrans donc la surface de mesure à celle de la description pour pouvoir relier les données quantitatives aux données morpho-structurales. Pour chaque individu mesuré, la hauteur a été estimée dans les conditions exposées au chapitre précédent.

Le calcul de la surface terrière consiste en la somme des sections des troncs mesurés à hauteur de poitrine, par convention, à 1.3m.

Les valeurs du volume des arbres (27) sont calculées à partir de la formule donnée par DAWKINS (1961),  $V = St \times Ht \times 0.6$ . Elle a été établie sur une vingtaine d'espèces des Caraïbes et présente, pour nous, l'avantage de considérer la hauteur totale (Ht), ce qui n'est pas le cas des formules établies pour les espèces amazoniennes où est envisagée la hauteur commerciale ( $V = St \times Hc \times 0.7$ , selon HEINSDJIK, 1958 et HEINSDJIK et BASTOS 1963).

Considérant que la limite supérieure de l'hoplexol est la moyenne des hauteurs totales des arbres qui y disposent leur feuillage, nous calculerons le volume hoplexol par hoplexol :

$$V_{hopl.} = St. \text{ hopl.} \times L \times 0.6 \quad (L = \text{limite supérieure de l'hoplexol})$$

Les plantes ligneuses de circonférence égale ou supérieure à 0.05m présentent, dans leur grande majorité, des hauteurs supérieures à 5m. Le volume des arbres sera donc calculé hoplexol par hoplexol au-dessus de 5m.

Nous obtenons ainsi un paramètre volume pour l'hoplexol que nous pouvons traiter en valeur ou en pourcentage du volume du phytoplexion et comparer les volumes du bois supportant les feuillages des différents hoplexols au sein d'un même phytoplexion ou entre phytoplexions différents. Il devient également possible d'établir une correspondance entre les diagnoses (prophyse, propaliphyse, paliphyse) et une estimation de la phytomasse.

Par ailleurs, l'application de cette formule aux ensembles arbus-tifs n'est pas du tout testée. Nous le répétons, la valeur obtenue doit être comprise comme un paramètre comparatif et toutes les spéculations sur les valeurs absolues n'auront de sens que dans les limites qui viennent d'être définies.

En premier lieu, nous illustrerons la variabilité architecturale des ensembles arborescents que nous relierons au cycle sylvigénétique. L'analyse s'effectuera par site topographique, nous pourrons ainsi démasquer l'effet de la pente.

En second lieu, nous confronterons les architectures des ensembles sous-jacents. Nous considérerons alors la variation du nombre d'hoplexols sur les 32 relevés, en fonction de la topographie, mais aussi de l'architecture des ensembles arborescents supérieurs.

Enfin, nous analyserons l'influence de la pente et de l'architecture de la forêt sur la population de palmiers.

## LES ENSEMBLES ARBORESCENTS SUPERIEURS

### 1. LA MOSAIQUE ARCHITECTURALE

Nous classons les relevés par site topographique en fonction du nombre d'ensembles structuraux observés au-dessus de 15 mètres environ. Puis pour chaque groupe de relevés, avec respectivement 1, 2 ou 3 ensembles structuraux supérieurs, le classement s'effectuera selon la valeur relative (en pourcentage) de la surface terrière de l'ensemble arborescent constituant l'hoplexol supérieur. Cette valeur de la surface terrière traduit bien le degré de développement des arbres selon leur âge ; la valeur du volume de l'arbre est plus délicate à interpréter dans la mesure où son calcul fait intervenir la hauteur qui dépend aussi des facteurs édaphiques (cf. Chapitre 4).

#### a) Les relevés de sommet (Tableau 5)

-- Un ensemble structural au-dessus de 15 mètres.

C'est le cas des sommets des séquences 1 et 2. Dans le relevé de la séquence 1, des arbres de l'ensemble d'avenir ont déjà surcimé l'ensemble structural et constituent un deuxième hoplexol au-dessus de 15 m.

-- Deux ensembles structuraux au-dessus de 15 mètres.

C'est le cas des séquences 4 et 5.

La valeur de la surface terrière traduit le développement des ensembles arborescents. Ainsi, le sommet 5 présente le peuplement arborescent supérieur le plus développé. La surface terrière représentée par

l'ensemble sous-jacent diminue relativement (en pourcentage) quand la valeur de l'ensemble supérieur augmente.

-- Trois ensembles structuraux au-dessus de 15 mètres.

Les sommets des toposéquences 3, 8, 7 et 6 présentent 3 ensembles structuraux, mais les 4 parcelles diffèrent par le degré de développement des ensembles arborescents.

Ainsi, pour les sommets 3 et 8, l'ensemble arborescent supérieur représente une surface terrière plus petite que celle de l'ensemble sous-jacent (S3 : 25 %, 38 % ; S8 : 25 %, 29 %).

Au contraire, la surface terrière de l'ensemble arborescent supérieur des sommets 7 et 6 est plus grande que celle de l'ensemble sous-jacent (S7 : 35.5 %, 14.5 % ; S6 : 59 %, 28 %).

Ces quatre parcelles classées selon l'accroissement de la valeur relative de la surface terrière de l'ensemble arborescent supérieur montrent une diminution du pourcentage de la surface terrière des ensembles sous-jacents : ceci est encore plus net si l'on additionne les pourcentages des ensembles n-1 et n-2 (S3 : 61 % ; S8 : 57 % ; S7 : 46.5 % ; S6 : 32 %).

Notons, cependant, que le relevé S7 présente une faible surface terrière qui doit être mise en relation avec l'histoire de la parcelle, elle pourrait correspondre à la cicatrisation d'une grande trouée où n'aurait persisté aucun arbre. C'est ainsi que, dans notre classement des relevés, pour tenter d'échapper à ces différences historiques, nous avons préféré considérer le pourcentage représenté par la surface terrière de l'ensemble arborescent supérieur plutôt que sa valeur absolue.

#### b) Les relevés de haut de pente (Tableau 6)

-- Deux ensembles structuraux au-dessus de 15 mètres.

Cas de hauts de pente des séquences 6, 8 et 3. Le relevé 8 est remarquable par une très forte valeur de la surface terrière qui le distingue dans la série des relevés à 2 ensembles structuraux supérieurs : il présente deux arbres de fort diamètre 1.15 et 1.75m, d'où une forte valeur de la surface terrière marquant la coexistence de deux générations

d'arbres, l'une dégénéréscente, l'autre se réalisant (comme le traduit la diagnose de l'hoplexol supérieur : Propali-Paliphyse). En fait, ce relevé témoigne d'une dynamique de cicatrisation compliquée par la persistance des arbres de l'ensemble du passé dont les branches maîtresses cassées ont partiellement régénéré (Figure 15).

-- Trois ensembles structuraux au-dessus de 15 mètres.

Cas des relevés des séquences 1, 7, 2, 4 et 5.

HP1, HP7 et HP2 : la surface terrière de l'ensemble supérieur est *plus* faible que celle de l'ensemble sous-jacent.

HP4 et HP5 : la surface terrière de l'ensemble arborescent supérieur est plus forte que celle de l'ensemble sous-jacent.

De même que pour les relevés de sommet, nous observons la diminution relative de la surface terrière des ensembles sous-jacents en fonction du développement de l'ensemble supérieur (HP1 : 44 % ; HP7 : 61 % ; HP2 : 55 % ; HP4 : 34 % ; HP5 : 30 %).

Dans cette position topographique de haut de pente (bordure de plateau) et dans le cadre de l'échantillonnage étudié, l'architecture forestière avec un seul ensemble structural arborescent n'a pas été rencontrée.

c) Les relevés de pente (Tableau 7).

-- Un seul ensemble structural au-dessus de 15 mètres.

Cas des relevés des séquences 1 et 2.

-- Deux ensembles structuraux au-dessus de 15 mètres.

Cas des relevés des séquences 5, 4 et 7.

-- Trois ensembles structuraux au-dessus de 15 mètres.

Cas des relevés des séquences 8, 6 et 3.

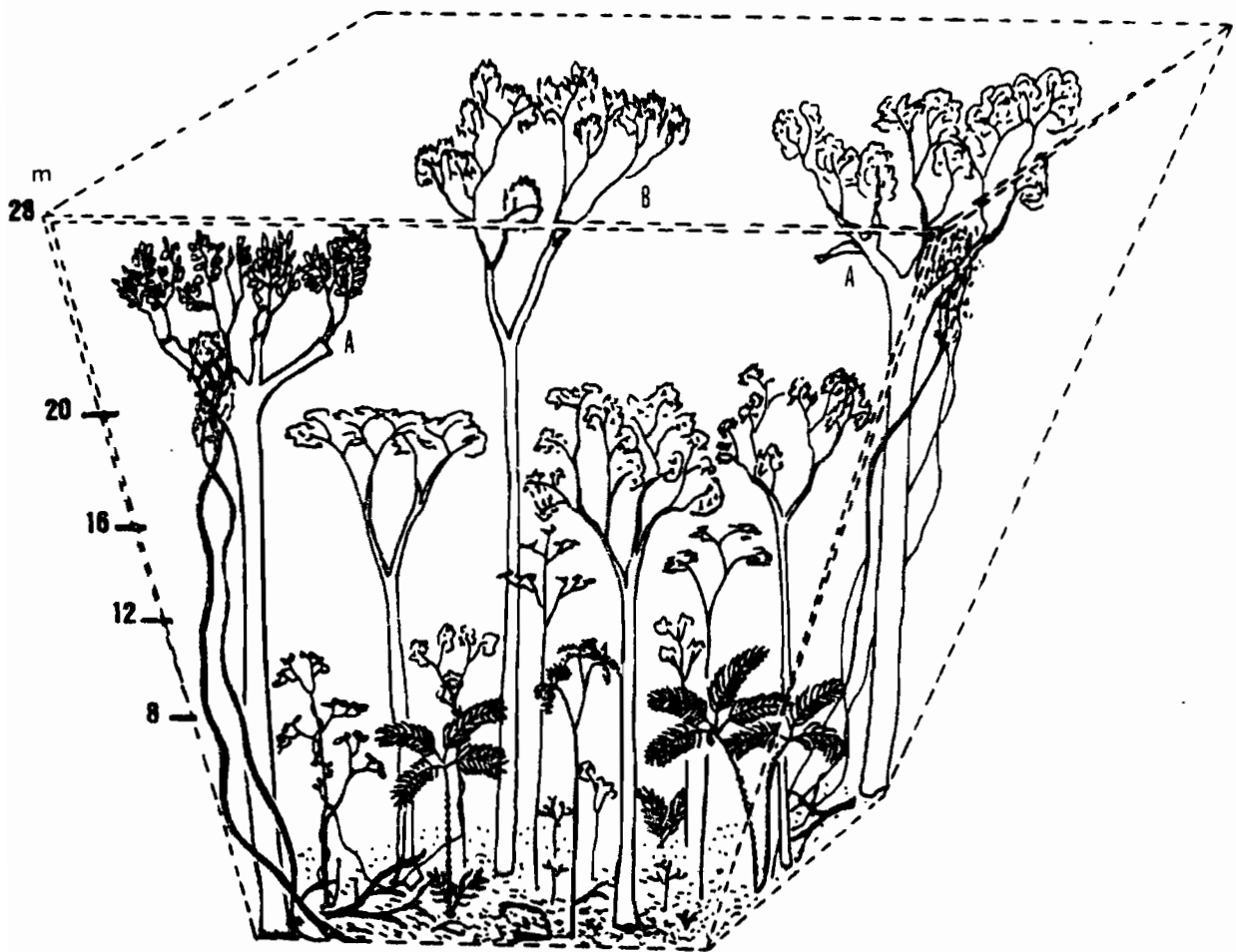


FIG. 15

Ce phytoplexion de haut de pente est marqué par la présence de deux générations d'arbres, les uns en phase de dépérissement (A), les autres se mettant en place dans la voûte (B) (cf. HP 8, tableau 6). Amazonie du Pará (Zone 1).

TABLEAU 6.- Architecture et paramètres quantitatifs des ensembles arborescents supérieurs des relevés de haut de pente.

Le pourcentages se rapportent aux valeurs calculées pour l'ensemble du relevé à partir de 0,05m de circonférence.  
Amazonie du Pará (Zone 1).

| SÉQUENCE     | 6                                   | 8                                       | 3                                        | 1                                       |
|--------------|-------------------------------------|-----------------------------------------|------------------------------------------|-----------------------------------------|
|              |                                     |                                         |                                          | 24/35m Paliphyse <sup>n</sup>           |
| Architecture | 20/25m Paliphyse <sup>n</sup>       | 20/26m Propali-Paliphyse <sup>n</sup>   | 18/24m Pro-Paliphyse <sup>n</sup>        | 20/24m Paliphyse <sup>n-1</sup>         |
|              | 14/20m Pro-Paliphyse <sup>n-1</sup> | 16/20m Propaliphyse                     | 14/18m Prophyse                          | 15/20m Pro-Paliphyse <sup>n-2</sup>     |
|              |                                     |                                         | Phase propaliphysée <sup>n-1</sup>       |                                         |
|              |                                     |                                         |                                          | Surface Volume                          |
|              |                                     |                                         |                                          | terrière                                |
|              |                                     |                                         |                                          | m2 m3                                   |
|              | Surface Volume                      | Surface Volume                          | Surface Volume                           | 0,638 13,4                              |
|              | terrière                            | terrière                                | terrière                                 | (16,06 %) (29,8 %)                      |
|              | m2 m3                               | m2 m3                                   | m2 m3                                    |                                         |
| Paramètres   | 1,262 18,9                          | 4,323 67,4                              | 3,086 44,4                               | 0,832 12                                |
| Quantitatifs | (40,74 %) (51,9 %)                  | (67,91 %) (79,3 %)                      | (78,91 %) (87 %)                         | (20,94 %) (26,7 %)                      |
|              | 1,088 13                            | 0,585 7                                 | 0,392 4,2                                | 0,930 11,2                              |
|              | (35,12 %) (35,8 %)                  | (9,19 %) (8,2 %)                        | (10,02 %) (8,3 %)                        | (23,41 %) (24,9 %)                      |
| Valeurs pour | 25,82m2/ha 36,5m3/1200m2            | 53,05m2/ha 85m3/1200ha                  | 32,59m2/ha 51m3/1200ha                   | 33,11m2/ha 45m3/1200ha                  |
| relevé       | 2 ENSEMBLES STRUCTURAUX             |                                         |                                          | 3 ENSEMBLES STRUCTURAUX                 |
| (200m2)      | AU-DESSUS DE 15m                    |                                         |                                          |                                         |
|              |                                     |                                         |                                          |                                         |
|              | 7                                   | 2                                       | 4                                        | 5                                       |
|              | 24/30m Paliphyse <sup>n</sup>       | 28/35m Paliphyse <sup>n</sup>           | 24/30m Propali-paliphyse <sup>n</sup>    | 28/40m Paliphyse <sup>n</sup>           |
|              | phase prophysée                     |                                         |                                          |                                         |
|              | 18/24m Pro-Paliphyse <sup>n-1</sup> | 22/28m Propali-Paliphyse <sup>n-1</sup> | 18/24m Pali <sup>n-1</sup> -Propaliphyse | 22/28m Pro-Paliphyse <sup>n-1</sup>     |
|              |                                     |                                         | phase prophysée                          |                                         |
|              | 15/18m Propali-Prophyse             | 16/22m Pro-Paliphyse <sup>n-2</sup>     | 14/18m Pali <sup>n-2</sup> -Prophyse     | 16/22m Propali-Paliphyse <sup>n-2</sup> |
|              |                                     |                                         |                                          |                                         |
|              | Surface Volume                      | Surface Volume                          | Surface Volume                           | Surface Volume                          |
|              | terrière                            | terrière                                | terrière                                 | terrière                                |
|              | m2 m3                               | m2 m3                                   | m2 m3                                    | m2 m3                                   |
|              | 0,760 13,7                          | 1,612 33,9                              | 2,632 47,4                               | 4,443 106,6                             |
|              | (19,95 %) (27,7 %)                  | (23,38 %) (33,6 %)                      | (57,08 %) (67,7 %)                       | (62,91 %) (75,4 %)                      |
|              | 1,705 24,6                          | 2,123 35,7                              | 1,271 18,3                               | 1,112 18,7                              |
|              | (44,76 %) (49,7 %)                  | (30,72 %) (35,3 %)                      | (27,56 %) (26,1 %)                       | (15,75 %) (13,2 %)                      |
|              | 0,614 6,6                           | 1,667 22                                | 0,283 3,1                                | 1,036 13,7                              |
|              | (16,12 %) (13,3 %)                  | (24,18 %) (21,8 %)                      | (6,14 %) (4,4 %)                         | (14,67 %) (9,7 %)                       |
|              | 31,73m2/ha 49,5m3/1200m2            | 57,45m2/ha 101m3/1200m2                 | 38,43m2/ha 70m3/1200m2                   | 58,85m2/ha 141,5m3/1200m2               |
|              | 3 ENSEMBLES STRUCTURAUX             |                                         |                                          |                                         |
|              | AU-DESSUS DE 15m                    |                                         |                                          |                                         |

TABLEAU 5.- Architecture et paramètres quantitatifs des ensembles arborescents supérieurs des relevés de sommet.  
Les pourcentages se rapportent aux valeurs calculées pour l'ensemble du relevé à partir de 0,05m de circonférence. Amazonie du Pará (Zone 1).

| SÉQUENCE                                    | 2                                       | 1                                      | 4                                      | 5                                       |
|---------------------------------------------|-----------------------------------------|----------------------------------------|----------------------------------------|-----------------------------------------|
| Architecture                                | 16/22m Pro-Paliphyse <sup>n</sup>       | 22/32m Prophyse                        | 22/26m Pali <sup>n</sup> -Propaliphyse | 18/25m Pro-paliphyse <sup>n</sup>       |
|                                             | 15/22m Paliphyse <sup>n-1</sup>         | 18/22m Pro-Paliphyse <sup>n-1</sup>    | 14/19m Pro-Paliphyse <sup>n-1</sup>    |                                         |
| Paramètres quantitatifs                     | Surface terrière m <sup>2</sup>         | Volume m <sup>3</sup>                  | Surface terrière m <sup>2</sup>        | Volume m <sup>3</sup>                   |
|                                             | 0,08 (2,07 %)                           | 1,5 (4,29 %)                           | 2,061 (54,61 %)                        | 32,2 (66,4 %)                           |
|                                             | 2,32 (67,09 %)                          | 30,6 (80,5 %)                          | 0,921 (24,40 %)                        | 12,2 (25,2 %)                           |
| Valeur pour le relevé (1200m <sup>2</sup> ) | 28,82 m <sup>2</sup> /ha                | 38m <sup>3</sup> /1200m <sup>2</sup>   | 32,26m <sup>2</sup> /ha                | 36,5m <sup>3</sup> /1200m <sup>2</sup>  |
|                                             | 1. ENSEMBLE STRUCTURAL                  |                                        | 2. ENSEMBLES STRUCTURAUX               |                                         |
|                                             | AU - DESSUS DE 15m                      |                                        | AU - DESSUS DE 15m                     |                                         |
|                                             | 3                                       | 8                                      | 7                                      | 6                                       |
|                                             | 26/34m Paliphyse <sup>n</sup>           | 24/37m Paliphyse <sup>n</sup>          | 28/35m Paliphyse <sup>n</sup>          | 30/40m Paliphyse <sup>n</sup>           |
|                                             | 20/26m Paliphyse <sup>n-1</sup>         | 18/24m Pro-Paliphyse <sup>n-1</sup>    | 20/28m Paliphyse <sup>n-1</sup>        | 24/30m Paliphyse <sup>n-1</sup>         |
|                                             |                                         |                                        | phase prophysée                        | phase prophysée                         |
|                                             | 14/20m Propali-Paliphyse <sup>n-2</sup> | 14/18m Pro-Paliphyse <sup>n-2</sup>    | 15/20m Pro-Paliphyse <sup>n-2</sup>    | 18/24m Paliphyse <sup>n-2</sup>         |
|                                             | Surface terrière m <sup>2</sup>         | Volume m <sup>3</sup>                  | Surface terrière m <sup>2</sup>        | Volume m <sup>3</sup>                   |
|                                             | 1,287 (25 %)                            | 26,3 (36,3 %)                          | 1,787 (25 %)                           | 39,7 (41,4 %)                           |
|                                             | 1,922 (38 %)                            | 30 (41,4 %)                            | 2,1 (29 %)                             | 30,2 (31,5 %)                           |
|                                             | 1,165 (23 %)                            | 14 (19,3 %)                            | 2,01 (28 %)                            | 21,7 (22,6 %)                           |
|                                             | 42,07m <sup>2</sup> /ha                 | 72,5m <sup>3</sup> /1200m <sup>2</sup> | 59,47m <sup>2</sup> /ha                | 96m <sup>3</sup> /1200m <sup>2</sup>    |
|                                             | 3 ENSEMBLES STRUCTURAUX                 |                                        | 32,93m <sup>2</sup> /ha                | 58,5m <sup>3</sup> /1200m <sup>2</sup>  |
|                                             | AU DESSUS DE 15 m                       |                                        | 59,08m <sup>2</sup> /ha                | 144,5m <sup>3</sup> /1200m <sup>2</sup> |

TABLEAU 7.- Architecture et paramètres quantitatifs des ensembles arborescents supérieurs des relevés de pente. Les pourcentages se rapportent aux valeurs calculées pour l'ensemble du relevé à partir de 0,05m de circonférence. Amazonia du Pará (Zone 1).

| SEQUENCE                             | 1                                                        | 2                             | 5                                   | 4                                                               |                                             |                           |                    |                  |
|--------------------------------------|----------------------------------------------------------|-------------------------------|-------------------------------------|-----------------------------------------------------------------|---------------------------------------------|---------------------------|--------------------|------------------|
|                                      |                                                          |                               | 22/30m Paliphyse <sup>n</sup>       | 22/28m Prophyse-Paliphyse <sup>n</sup>                          |                                             |                           |                    |                  |
| Architecture                         | 16/22m Paliphyse <sup>n</sup> , prophysé                 | 14/22m Paliphyse <sup>n</sup> | 16/22m Pro-Paliphyse <sup>n-1</sup> | 18/22m Pro-Paliphyse <sup>n-1</sup><br>paliphysé <sup>n-1</sup> |                                             |                           |                    |                  |
|                                      |                                                          |                               |                                     |                                                                 |                                             |                           |                    |                  |
|                                      |                                                          |                               |                                     |                                                                 |                                             |                           |                    |                  |
|                                      |                                                          |                               |                                     |                                                                 |                                             |                           |                    |                  |
|                                      |                                                          |                               | Surface<br>terrière<br>m2           | Volume<br>m3                                                    | Surface<br>terrière<br>m2                   | Volume<br>m3              |                    |                  |
| Paramètres                           | Surface<br>terrière<br>m2                                | Volume<br>m3                  | Surface<br>terrière<br>m2           | Volume<br>m3                                                    | Surface<br>terrière<br>m2                   | Volume<br>m3              |                    |                  |
| quantitatifs                         | 0,892<br>(31,39 %)                                       | 11,8<br>(53,6 %)              | 1,272<br>(38,32 %)                  | 16,8<br>(65,9 %)                                                | 0,862<br>(34,06 %)                          | 11,3<br>(34,8 %)          | 1,4<br>(34,57 %)   | 18,5<br>(34,3 %) |
| Valeur pour<br>le relevé<br>(1200m2) | 23,68m2/ha<br>1 ENSEMBLE STRUCTURAL<br>AU-DESSUS DE 15 m | 27,67m2/ha<br>25,5m3/1200ha   | 21,09m2/ha<br>32,5m3/1200ha         | 33,75m2/ha<br>54m3/1200ha                                       | 2 ENSEMBLES STRUCTURAUX<br>AU-DESSUS DE 15m |                           |                    |                  |
|                                      |                                                          |                               |                                     |                                                                 |                                             |                           |                    |                  |
|                                      | 7                                                        | 8                             | 6                                   | 3                                                               |                                             |                           |                    |                  |
|                                      |                                                          | 28/30m Paliphyse <sup>n</sup> | 26/30m Paliphyse <sup>n</sup>       | 24/34m Paliphyse <sup>n</sup>                                   |                                             |                           |                    |                  |
|                                      | 20/26m Pro-Paliphyse <sup>n</sup>                        | 18/24m Propaliphyse           | 20/26m Propaliphyse                 | 18/24m Paliphyse <sup>n</sup> , n-1<br>phase prophysée          |                                             |                           |                    |                  |
|                                      | 16/20m Paliphyse <sup>n-1</sup><br>phase prophysée       | 14/18m Pali-Propaliphyse      | 16/20m Pro-Paliphyse                | 14/18m Propali-Prophyse                                         |                                             |                           |                    |                  |
|                                      |                                                          | Surface<br>terrière<br>m2     | Volume<br>m3                        | Surface<br>terrière<br>m2                                       | Volume<br>m3                                | Surface<br>terrière<br>m2 | Volume<br>m3       |                  |
|                                      | Surface<br>terrière<br>m2                                | Volume<br>m3                  | 0,421<br>(12,06 %)                  | 7,6<br>(19,5 %)                                                 | 0,777<br>(20,26 %)                          | 14<br>(6,7 %)             | 1,052<br>(25,68 %) | 21,5<br>(38 %)   |
|                                      | 2,097<br>(56,22 %)                                       | 32,7<br>(72,7 %)              | 0,863<br>(24,30 %)                  | 12,4<br>(31,8 %)                                                | 0,886<br>(23,10 %)                          | 13,8<br>(29 %)            | 1,858<br>(45,35 %) | 26,8<br>(47,4 %) |
|                                      | 0,599<br>(16,06 %)                                       | 7,2<br>(16 %)                 | 1,367<br>(39,17 %)                  | 14,8<br>(37,9 %)                                                | 1,027<br>(26,77 %)                          | 12,3<br>(25,9 %)          | 0,538<br>(13,13 %) | 5,8<br>(10,3 %)  |
|                                      | 31,08m2/ha<br>2 ENSEMBLES STRUCTURAUX                    | 29,08m2/ha<br>39m3/1200m2     | 31,97m2/ha<br>47,5m3/1200m2         | 34,14m2/ha<br>56,5m3/1200m2                                     | 3 ENSEMBLES STRUCTURAUX<br>AU-DESSUS DE 15m |                           |                    |                  |

**TABEAU 8.- Architecture et paramètres quantitatifs des ensembles structuraux arborescents supérieurs des relevés de bas-fonds. Les pourcentages se rapportent aux valeurs calculées pour l'ensemble du relevé à partir de 0,05m de circonférence. Amazonie du Para (Zone 1).**

|                                  |                                             |                                         |                           |                                     |                                             |                  |                                     |                  |
|----------------------------------|---------------------------------------------|-----------------------------------------|---------------------------|-------------------------------------|---------------------------------------------|------------------|-------------------------------------|------------------|
| SEQUENCE                         | 2                                           | 8                                       | 5                         | 6                                   |                                             |                  |                                     |                  |
|                                  |                                             |                                         |                           | 24/30m Paliphyse <sup>n</sup>       |                                             |                  |                                     |                  |
| Architecture                     | 16/22m Paliphyse                            | 15/20m Pro-Paliphyse                    | 18/22m Pro-Paliphyse      | 16/24m Pro-Paliphyse <sup>n-1</sup> |                                             |                  |                                     |                  |
|                                  |                                             |                                         |                           |                                     |                                             |                  |                                     |                  |
|                                  |                                             |                                         |                           |                                     |                                             |                  |                                     |                  |
|                                  |                                             |                                         |                           |                                     |                                             |                  |                                     |                  |
|                                  |                                             |                                         |                           | Surface                             | Volume                                      |                  |                                     |                  |
|                                  |                                             |                                         |                           | terrière                            |                                             |                  |                                     |                  |
|                                  |                                             |                                         |                           | m2                                  | m3                                          |                  |                                     |                  |
| Paramètres<br>quantitatifs       | Surface<br>terrière<br>m2                   | Volume<br>m3                            | Surface<br>terrière<br>m2 | Volume<br>m3                        | Surface<br>terrière<br>m2                   | Volume<br>m3     | 0,241<br>(8,04 %)                   | 4,3<br>(11,33 %) |
|                                  | 1,108<br>(42,17 %)                          | 14,6<br>(60,8 %)                        | 1,162<br>(50,13 %)        | 13,9<br>(64,7 %)                    | 1,361<br>(52,17 %)                          | 18<br>(66,7 %)   | 1,853<br>(61,83 %)                  | 26,7<br>(70,3 %) |
| Valeur pour le<br>relevé(1200m2) | 21,89m2/ha                                  | 24m3/1200ha                             | 19,32m2/ha                | 21,5m3/1200m2                       | 21,74m2/ha                                  | 27m3/1200m2      | 24,98m2/ha                          | 38m3/1200m2      |
|                                  | 1 ENSEMBLE STRUCTURAL<br>AU-DESSUS DE 15m   |                                         |                           |                                     |                                             |                  | 2 ENSEMBLES STRUCTURAUX             |                  |
|                                  |                                             |                                         |                           |                                     | 4                                           |                  | 3                                   |                  |
|                                  | 7                                           | 1                                       |                           |                                     | 26/33m Paliphyse <sup>n</sup>               |                  | 28/35m Paliphyse <sup>n</sup>       |                  |
|                                  | 18/30m Paliphyse <sup>n</sup>               | 22/32m Paliphyse <sup>n</sup>           |                           |                                     | 20/26m Paliphyse <sup>n-1</sup>             |                  | 22/28m Paliphyse <sup>n-1</sup>     |                  |
|                                  | 14/18m Pro-Paliphyse <sup>n-1</sup>         | 16/22m Propali-Paliphyse <sup>n-1</sup> |                           |                                     | 14/20m Propali-Paliphyse <sup>n-2</sup>     |                  | 14/22m Pali <sup>n-2</sup> Prophyse |                  |
|                                  |                                             |                                         |                           |                                     | Surface                                     | Volume           | Surface                             | Volume           |
|                                  |                                             |                                         |                           |                                     | terrière                                    |                  | terrière                            |                  |
|                                  |                                             |                                         |                           |                                     | m2                                          | m3               | m2                                  | m3               |
|                                  | Surface                                     | Volume                                  | Surface                   | Volume                              | 0,498                                       | 9,9              | 3,047                               | 64               |
|                                  | terrière                                    |                                         | terrière                  |                                     | (12,31 %)                                   | (18,2 %)         | (46,84 %)                           | (60,7 %)         |
|                                  | m2                                          | m3                                      | m2                        | m3                                  |                                             |                  |                                     |                  |
|                                  | 1,274<br>(39,15 %)                          | 22,9<br>(61,9 %)                        | 2,026<br>(45,57 %)        | 38,9<br>(63,3 %)                    | 1,806<br>(44,65 %)                          | 28,2<br>(51,7 %) | 0,371<br>(5,7 %)                    | 6,2<br>(5,9 %)   |
|                                  | 0,643<br>(19,76 %)                          | 7<br>(18,9 %)                           | 1,026<br>(23,08 %)        | 13,5<br>(22 %)                      | 1,204<br>(29,77 %)                          | 14,5<br>(26,6 %) | 2,309<br>(35,50 %)                  | 30,5<br>(28,9 %) |
|                                  | 27,12m2/ha                                  | 37m3/1200m2                             | 37,05m2/ha                | 61,5m3/1200m2                       | 33,71m2/ha                                  | 54,5m3/1200m2    | 54,21m2/ha                          | 105,5m3/1200m2   |
|                                  | 2 ENSEMBLES STRUCTURAUX<br>AU-DESSUS DU 15m |                                         |                           |                                     | 3 ENSEMBLES STRUCTURAUX<br>AU-DESSUS DE 15m |                  |                                     |                  |

Les trois relevés présentent des ensembles arborescents supérieurs dont la surface terrière est plus petite que celles des ensembles sous-jacents, ce qui traduit le développement encore faible des plus grands arbres.

d) Les relevés de bas-fonds (Tableau 8)

-- Un seul ensemble au-dessus de 15 mètres.

Cas des relevés des séquences 2, 8 et 5.

-- Deux ensembles structuraux au-dessus de 15 mètres.

Séquence 6, 7 et 1. Le développement faible de l'ensemble arborescent dominant du relevé 6 marque la phase de transition avec le stade à 1 seul ensemble structural.

-- Trois ensembles arborescents au-dessus de 15 mètres.

Cas des séquences 4 et 3. L'ensemble arborescent supérieur est peu développé en 4.

e) En résumé

Selon l'architecture des relevés, nous avons distingué un seul ensemble structural au-dessus de 15 mètres, pouvant être surcimé par un ensemble d'arbres d'avenir (tableau 5, S1), puis deux ensembles structuraux enfin 3. Ces ensembles structuraux peuvent être totalement réalisés (paliphyse) ou en cours d'installation (propaliphyse).

Les valeurs moyennes de la surface terrière et du volume des relevés de même architecture au-dessus de 15m croissent en fonction du nombre d'ensembles structuraux arborescents réalisés (tableau 9). Les tableaux 5 à 8 montrent, cependant, que des relevés avec deux ensembles structuraux peuvent présenter des valeurs de surface terrière et de volume plus fortes que d'autres avec trois ensembles structuraux au-dessus de 15m.

Dans la majorité des cas, l'accroissement, d'un relevé à l'autre, du pourcentage de la surface terrière correspondant à l'ensemble arborescent dominant, s'accompagne d'une diminution du pourcentage représenté par la surface terrière des ensembles arborescents sous-jacents. Ceci tient, en partie, aux très fortes dimensions atteintes par les plus grands arbres.

TABLEAU 9.- Valeurs moyennes de la surface terrière et du volume en fonction de l'architecture du niveau arborescent supérieur. Amazonie du Pará (Zone 1).

---

Surface terrière (m<sup>2</sup>/ha)

|                                                                 |       |       |       |
|-----------------------------------------------------------------|-------|-------|-------|
| Nombre d'ensembles structuraux au-dessus de 15 mètres . . . . . |       |       |       |
|                                                                 | 1     | 2     | 3     |
| Sommet . . . . .                                                | 30.54 | 32.37 | 48.4  |
| Haut de pente . . . . .                                         | -     | 37.15 | 43.92 |
| Pente . . . . .                                                 | 25.68 | 28.64 | 31.73 |
| Bas-fond . . . . .                                              | 21    | 29.72 | 43.96 |
| Moyenne pour une même architecture . . . . .                    | 25.7  | 32    | 42    |

Volume

|                                                                 |       |      |      |
|-----------------------------------------------------------------|-------|------|------|
| m <sup>3</sup> /1200m <sup>2</sup>                              |       |      |      |
| Nombre d'ensembles structuraux au-dessus de 15 mètres . . . . . |       |      |      |
|                                                                 | 1     | 2    | 3    |
| Sommet . . . . .                                                | 37.25 | 49   | 93   |
| Haut de pente . . . . .                                         | -     | 57.5 | 81.4 |
| Pente . . . . .                                                 | 24    | 44   | 47.5 |
| Bas-fond . . . . .                                              | 24    | 45.5 | 80   |
| Moyenne pour une même architecture . . . . .                    | 28.5  | 49   | 75.7 |

---

## 2. LE CYCLE SYLVIGENETIQUE

Le nombre d'ensembles structuraux au-dessus de 15 mètres et le degré de réalisation de l'ensemble arborescent supérieur, exprimé en surface terrière, nous ont permis d'agencer les relevés selon leur architecture et ainsi de reconstituer, au moins en partie, la cicatrization de l'espace forestier (figure 16). Nous les avons en fait regroupés selon trois phases architecturales du cycle sylvigénétique qui procède par chute d'arbres et cicatrization des trouées (figure 17A) :

FIGURE 16.-

Architectures forestières en Amazonie du Pará (Zone 1).

- A - Architecture forestière avec 1 ensemble structural supérieur (S2)
- B - Architecture forestière avec 1 ensemble structural réalisé, mais deux hoplexols au-dessus de 15m (S1) ; l'hoplexol supérieur est constitué par des arbres d'avenir.
- C - Architecture forestière illustrant l'établissement d'un 3ème ensemble structural (P8).
- D - Architecture forestière où ce 3ème ensemble est bien développé (HP 5)

A - Surface terrière : 28.82 m<sup>2</sup>/ha

Volume : 38 m<sup>3</sup>/1200m<sup>2</sup>

B - Surface terrière : 32.26 m<sup>2</sup>/ha

Volume : 36.5 m<sup>3</sup>/1200 m<sup>2</sup>

C - Surface terrière : 29.08 m<sup>2</sup>/ha

Volume : 39 m<sup>3</sup>/1200 m<sup>2</sup>

D - Surface terrière : 58.85 m<sup>2</sup>/ha

Volume : 141.5 m<sup>3</sup>/1200 m<sup>2</sup>

(ES = Ensemble structural)

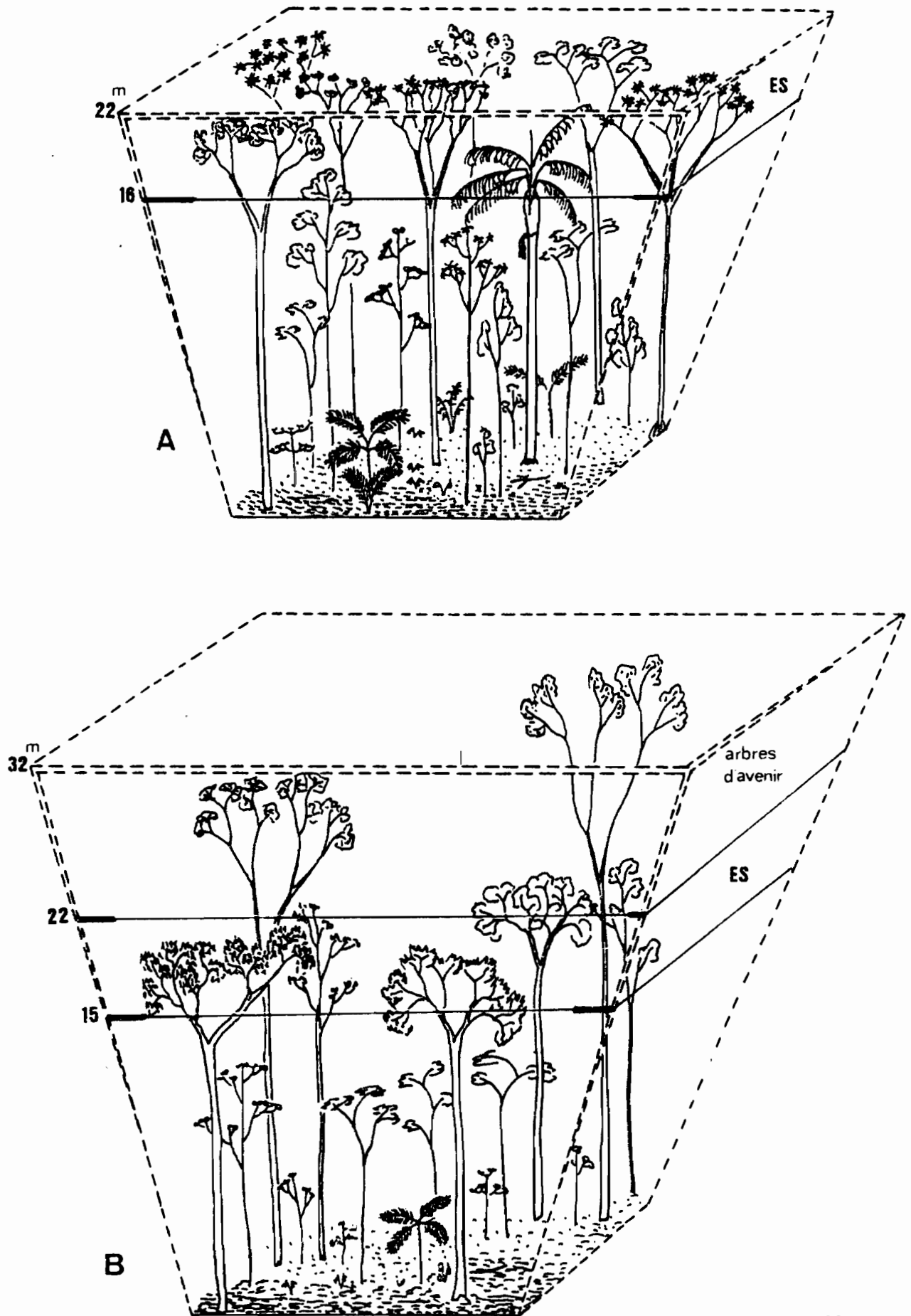
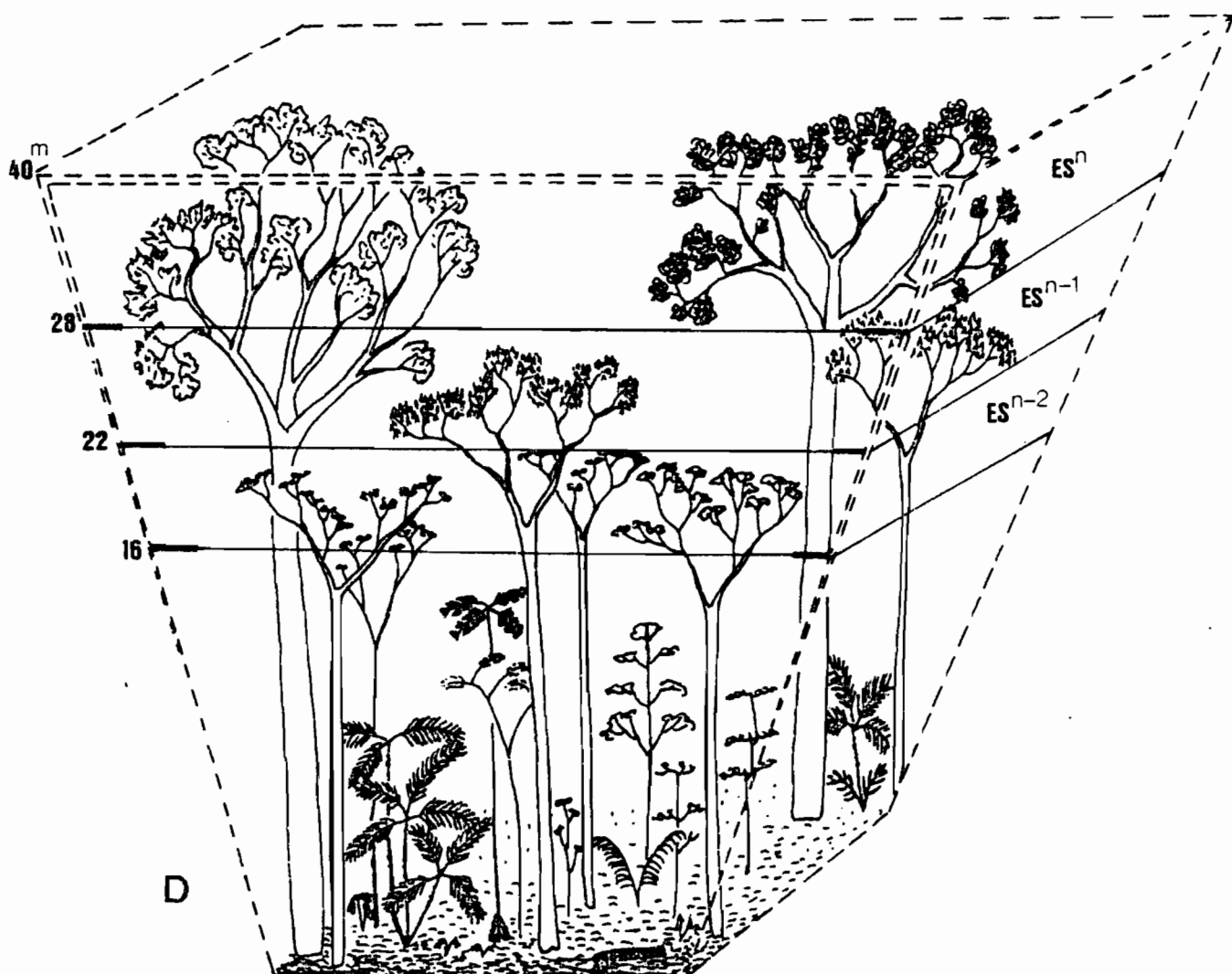
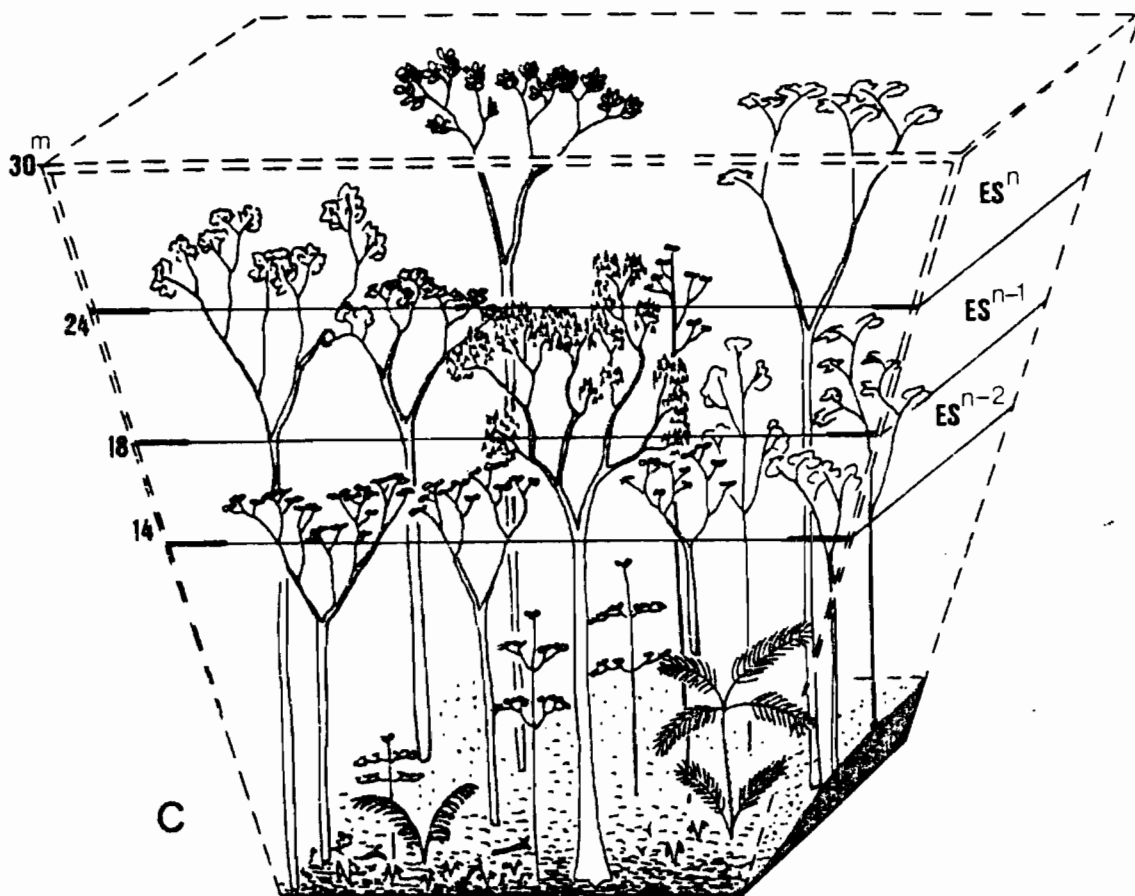


FIG. 16



## FIGURE 17.-

## Cycle sylvigénétique en Amazonie du Pará (Zone 1)

A - Classement des relevés selon les phases architecturales du cycle sylvigénétique.

B - Mise en place, au cours du temps, des ensembles structuraux supérieurs. Les arbres des ensembles  $n$  et  $n-1$  sont des espèces héliophiles qui disposent leur feuillage parmi ceux des arbres pionniers (p) ou sous ces derniers lorsqu'elles tolèrent un certain ombrage.

Les arbres pionniers, lorsqu'ils sont surcimés, dépérissent et laissent place à des espèces sciaphiles qui constituent alors l'ensemble  $n-2$ .

Les grands arbres s'épanouiront, tandis que ceux de l'ensemble sous-jacent  $n-1$  s'installeront sous les trouées de l'ensemble supérieur.

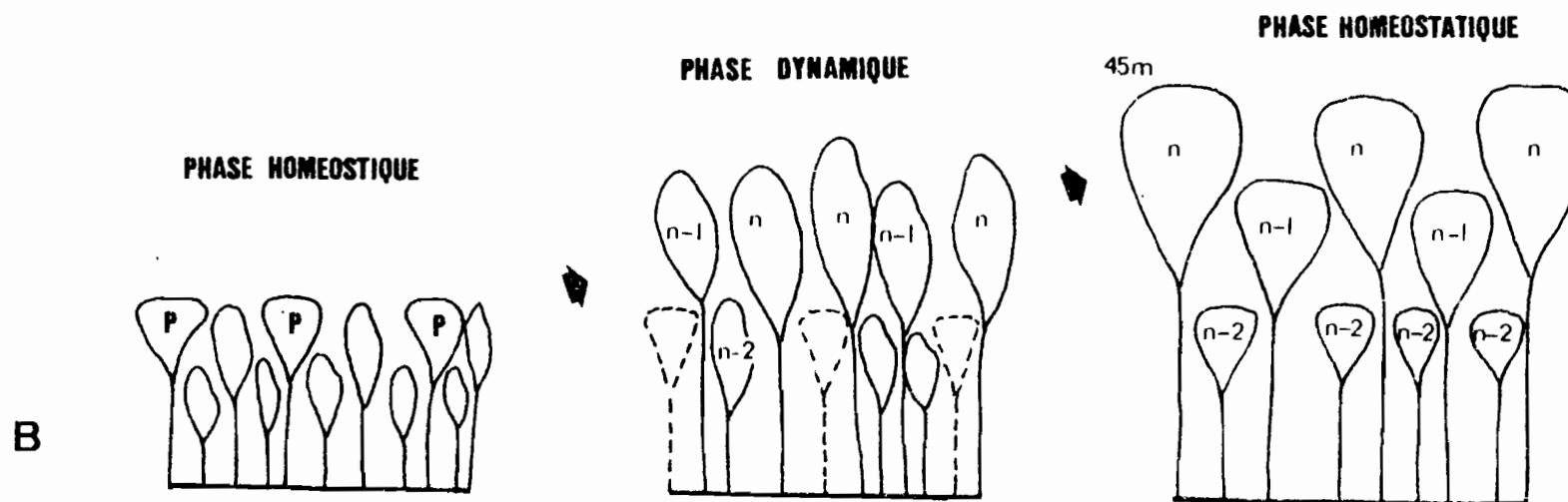
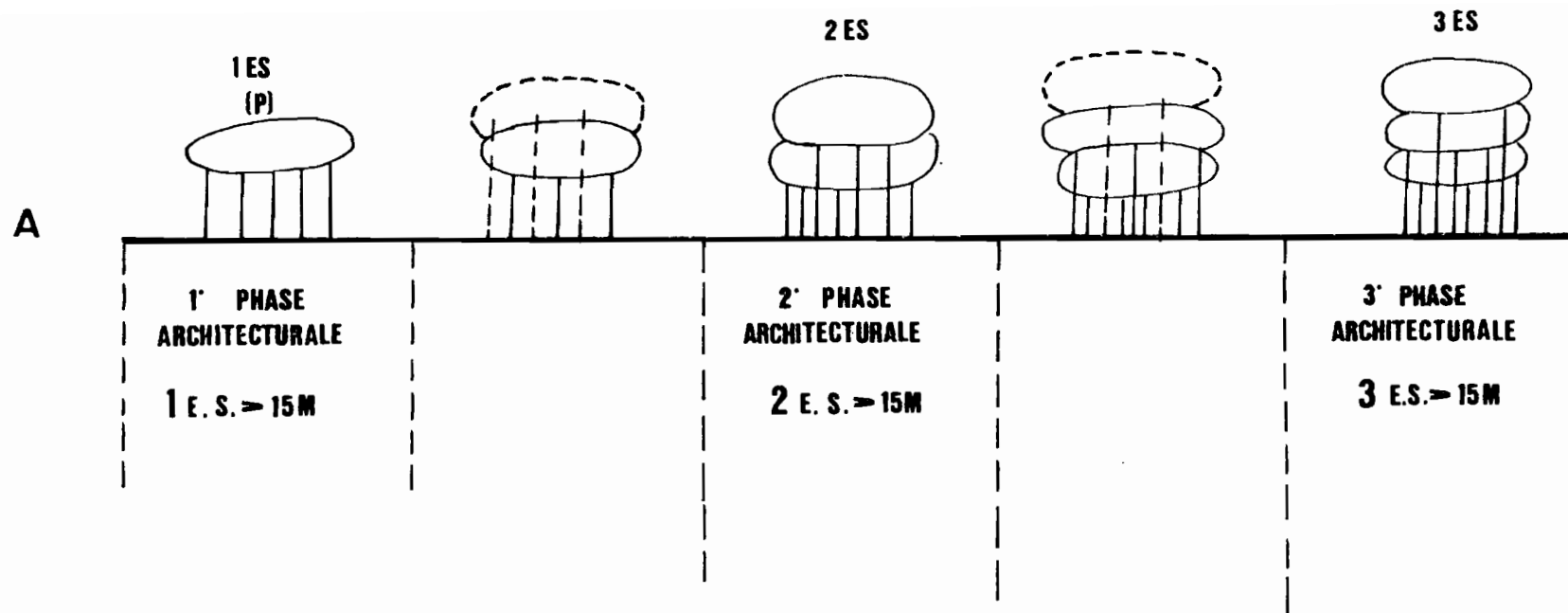


FIG.17

- Première phase : réalisation d'un ensemble structural - phase pionnière.

La composition floristique est dominée par les genres Cecropia (Photo 1), Inga, Vouacapoua, Protium, Guarea, pour les plus fréquents, et les palmiers Oenocarpus bacaba et Iriarteia exorrhiza (Photo 2).

- Deuxième phase : 2 ensembles structuraux.

L'ensemble arborescent supérieur (n) est composé par les genres Licania, Parkia et Dialium guianense pour les plus fréquents. Dans l'ensemble sous-jacent (n-1), on retrouve les espèces dépérissantes de la phase précédente avec de nombreux jeunes arbres ; ces espèces vont progressivement être remplacées par des espèces sciaphiles, moins abondantes, ce qui se traduit par une diminution en valeur relative de la surface terrière de ce niveau.

- Troisième phase : Les grands arbres constituent le troisième ensemble structural avec

Bertholletia excelsa, Anacardium giganteum, Astronium lecointei, Eschweilera sp. pl. Hymenolobium sp.pl., Virola sp.pl. et l'ensemble n-1 comprend : Corythophora alta, très fréquent et des espèces des genres Brosimum, Protium, des Sapotaceae, des Lauraceae, des Elaeocarpaceae et de nombreux jeunes arbres en transit. Dans l'ensemble n-2, on retrouve des espèces héliophiles de la première phase avec de nombreux jeunes arbres. Cette persistance d'espèces héliophiles dans les niveaux arborescents inférieurs peut se concevoir en considérant l'architecture de ces forêts des marges du Tocantins dominées par des arbres géants : ils surplombent une voûte discontinue dont les nombreux interstices permettent aux essences héliophiles plus basses de se maintenir.

Les espèces dominantes des 2ème et 3ème phases sont héliophiles. Elles sont déjà en place parmi ou sous (pour les espèces plus tolérantes à l'ombre) les feuillages des arbres pionniers totalement développés de la première phase, puis les surcimeront et entraîneront leur dépérissement (LESCURE 1978). Les réalisations de ces 2ème et 3ème phases peuvent être simultanées (figure 17B) ; les grandes espèces arborescentes s'épanouissent au niveau supérieur, celles de l'ensemble n-1 se disposent sous les interstices de l'ensemble structural supérieur, mais elles persistent néanmoins à la pleine lumière. Dans le cas où les grands arbres sont nombreux et bien développés,

les espèces du niveau n-1 ne rencontrent alors plus de trouées disponibles ; elles se maintiennent peu nombreuses ou peuvent même disparaître. Ceci explique également les faibles valeurs de la surface terrière du niveau n-1 qui décroît en fonction du développement du niveau n.

En forêt guyanaise, de GRANVILLE (1978), décrivant la cicatrisation de la trouée naturelle distingue "les espèces pionnières nomades héliophiles : Apeiba sp.pl., Cecropia sp.pl., Inga sp.pl., Mimosa sp.pl., Protium heptaphyllum, Schefflera sp.pl., Solanum sp.pl.... Ces pionniers qui ne forment qu'un seul ensemble structural meurent progressivement sur pied au bout de 10 à 20 ans et sont, à leur tour, supplantés par des arbres plus élevés à croissance plus lente : Inga bourgoni, Symphonia globulifera, Sloanea sp.pl., Tapirira sp.pl., Virola melinonii... Les espèces de cette deuxième vague finissent également par dépérir, remplacées par celles de la troisième vague."

Dans la dynamique de cicatrisation de la trouée naturelle, WHITMORE (1975) distingue une phase d'ouverture, formation de la trouée proprement dite, une phase de construction et une phase de maturité.

MUTOJI-A-KAZADI (1977), en Guyane française, considère quatre phases : le chablis proprement dit, une phase pionnière, une phase avancée dynamique et une phase avancée stabilisée.

HALLE et al. (1978) illustrent cinq étapes de cette régénération (figure 18) :

- 1) La destruction ou rupture de la voûte forestière.
- 2) L'amorce de la régénération par les méristèmes latents de la voûte et les germinations. FLORENCE (1981), en forêt gabonaise, décrit avec précision les processus de cicatrisation de la trouée et distingue :
  - la germination des espèces héliophiles
  - le développement des arbres d'avenir qui étaient installés avant le chablis
  - et, dans le cas des petites trouées, la fermeture de la voûte qui est essentiellement assurée par les réitérations des arbres périphériques.
- 3) Phase homéostatique : réalisation d'un ensemble structural constitué des arbres pionniers épanouis.

FIGURE 18.-

Cicatrisation de la trouée naturelle (d'après HALLE et al. 1978)

- 1 - Destruction ou rupture de la voûte forestière.
- 2 et 3 - Amorce de la régénération par les méristèmes latents de la voûte et les germinations, et mise en place du peuplement arborescent pionnier;
- 4 - phase homéostatique : un ensemble structural supérieur est réalisé par les arbres pionniers (p);
- 5 - mort des arbres pionniers qui sont surcimés par des jeunes arbres;
- 6 - de nouveaux ensembles structuraux sont constitués par ces jeunes arbres.

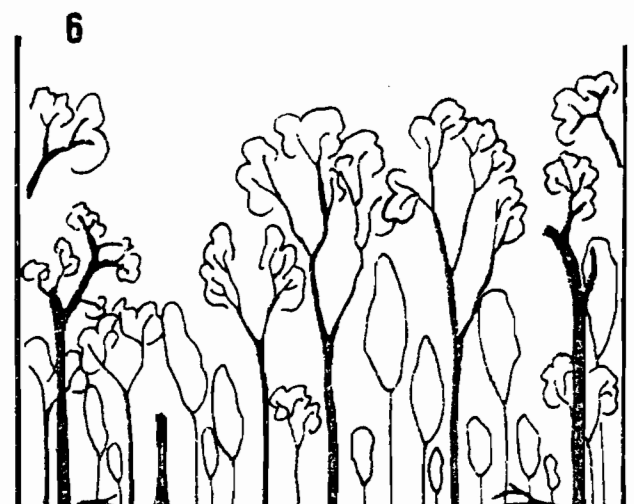
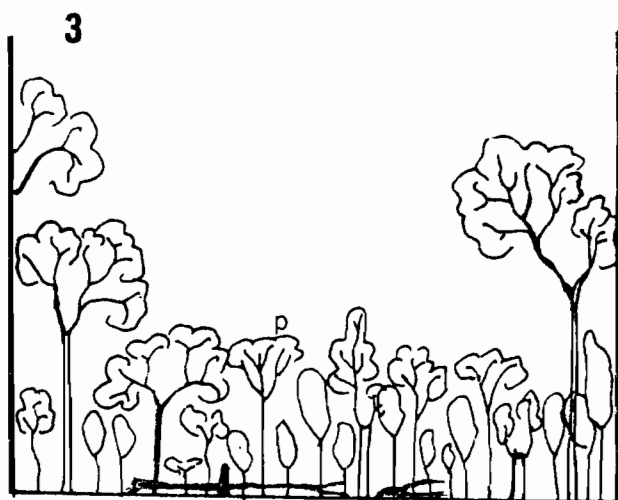
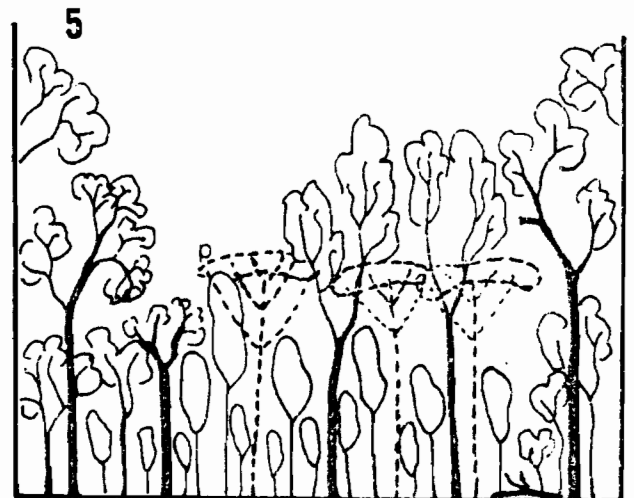
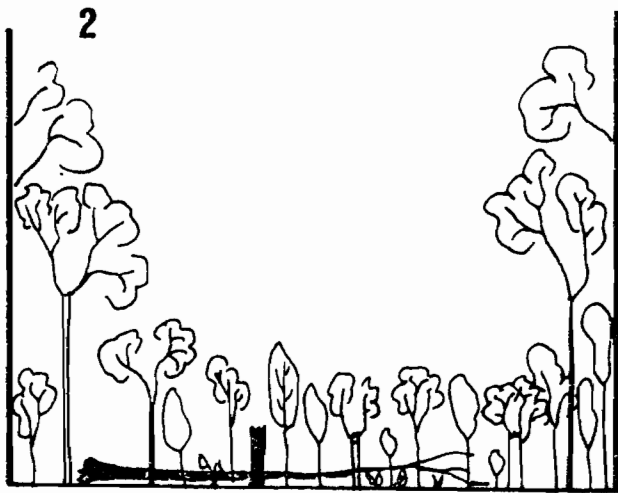
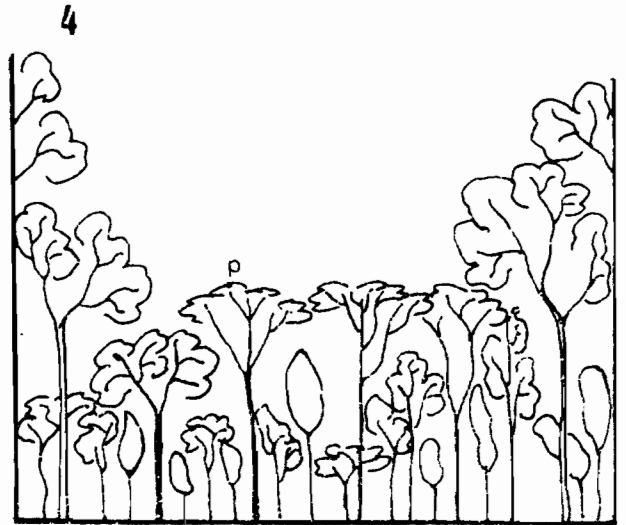
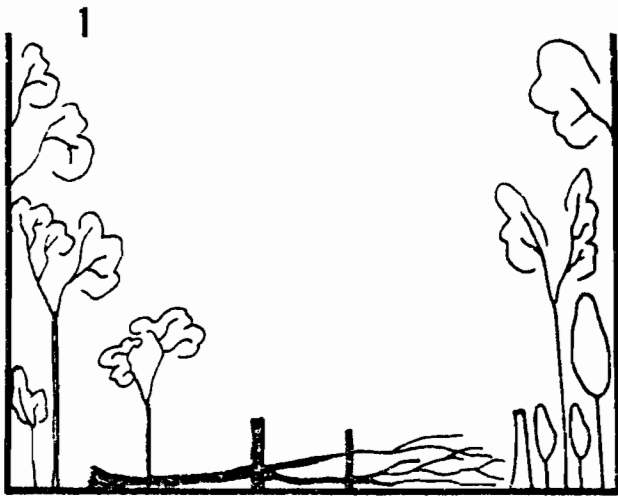


FIG. 18

- 4) Mort des pionniers : les jeunes arbres se développent et surciment les pionniers qui dépérissent.
- 5) De nouveaux ensembles structuraux sont formés par ces arbres. C'est cette dernière étape que nous venons précédemment de préciser. Elle conduit à la réalisation de la forêt homéostatique âgée.

Plusieurs auteurs se sont efforcés de quantifier ces différentes phases de cicatrization du chablis. Nous reprenons ici les principales données regroupées par TORQUEBIAU (1981) :

MUTOJI-A-KAZADI (1977), sur 0,98 hectare en Guyane française, décompte :

- a) chablis : 7 %
- b) pionniers : 6 %
- c) phase avancée dynamique : 23 %
- d) phase avancée stabilisée : 64 %

TORQUEBIAU (1981), sur 5 hectares en forêt mexicaine, distingue :

- a) chablis et végétation pionnière : 25.5 %
- b) zones homéostatiques jeunes : 8.5 %
- c) zones dynamiques : 52 %
- d) zones homéostatiques âgées : 13.5 %. Ce faible pourcentage est expliqué par le haut degré de perturbation du secteur forestier étudié.

GEOLLEQUE (1980), sur 1 hectare à Sumatra, distingue :

- a) "chablis phase" : 6 %
- b) "pioneer phase" : 23 %
- c) "advance dynamic phase" : 28 %
- d) "advance mature (homeostatic) phase" : 43 %

LAUMONIER (1980) également à Sumatra, dans des conditions analogues, trouve :

- a) une phase dynamique de reconstitution : 14 %
- b) une phase dynamique plus âgée : 20 %
- c) une phase homéostatique âgée : 66 %

Enfin, nous avons décompté, en Amazonie du Pará, sur 3.84 hectares :

- a) phytoplexions à un ensemble structural réalisé (au-dessus de 15m) : 22 %
  - b) phytoplexions à deux ensembles structuraux réalisés : 34 %
  - c) phytoplexions à trois ensembles structuraux réalisés : 44 %
- (a-) correspond alors à la première phase homéostatique définie par HALLE et al. (1978) ; (b-) aux phases dynamiques plus avancées ; (c-) à la phase homéostatique âgée.

Nous ne nous sommes jamais situés dans de récentes trouées naturelles dans la mesure où elles n'offrent pas d'intérêt pour une étude quantitative du peuplement arborescent qui n'y existe plus. De pénétration souvent difficile, elles paraissent plus nombreuses à l'observateur cheminant en forêt qu'elles ne sont en réalité. Nous avons dénombré en moyenne un chablis récent (de l'année) par hectare. RIERA (1982), en Guyane française, note l'apparition de 17 chablis sur 20 hectares en un peu moins d'un an, donnée semblable à celles obtenues par HARTSHORN (1978) au Costa Rica où 0.7 à 1.3 chablis par hectare se forme chaque année, et supérieure à celles du Gabon où FLORENCE (1981) obtient une moyenne de 0.6 chablis par hectare et par an. OLDEMAN (1979) estime qu'une aire de 5 à 10 hectares contient toutes les phases du cycle sylvigénétique avec un chablis par hectare et par an.

Nous soulignerons enfin que la méthode morpho-structurale permet d'exprimer les résultats en architectures réalisées et devient alors le complément de la méthode de la mosaïque (TORQUEBIAU 1981) en décrivant le contenu architectural de chaque phase dynamique.

### 3. L'EFFET DE LA PENTE

#### a) Les données architecturales

Sur les 32 relevés, 7 ne présentent qu'un seul ensemble structural supérieur, 11 en offrent 2 et 14 relevés ont trois ensembles structuraux au-dessus de 15 mètres. Mais la répartition de ces architectures, selon la topographie, n'est pas homogène (tableau 10). Les relevés présentant

trois ensembles structuraux sont moins fréquents en situation de pente et de bas-fonds.

Par ailleurs, le développement de l'ensemble arborescent supérieur des relevés avec trois ensembles structuraux des sites de pente, exprimé en pourcentage de la surface terrière du relevé, est toujours plus faible que celui réalisé par l'ensemble arborescent immédiatement sous-jacent ; il ne dépasse pas 25 % de la surface terrière de la parcelle (cf. Tableau 7).

TABLEAU 10.- Architecture forestière et positions topographiques.

| Amazonie du Pará (Zone 1).                  |        |               |       |          |
|---------------------------------------------|--------|---------------|-------|----------|
|                                             | Sommet | Haut de pente | Pente | Bas-fond |
| Nombre de relevés présentant :              |        |               |       |          |
| 3 ensembles structuraux<br>au-dessus de 15m | 4      | 5             | 3     | 2        |
| 2 ensembles structuraux<br>au-dessus de 15m | 2      | 3             | 3     | 3        |
| 1 ensemble structural<br>au-dessus de 15m   | 2      | 0             | 2     | 3        |
| Fréquence des relevés avec                  |        |               |       |          |
| 3 ensembles structuraux                     | 4/8    | 5/8           | 3/8   | 2/8      |

b) Les données quantitatives

\* Répartition en classes diamétriques

Le tableau 11 donne la valeur des diamètres en fonction du site topographique. 128 arbres de diamètre égal ou supérieur à 0.4m ont été rencontrés en sommet et haut de pente, seulement 86 en pente et bas-fond (sur 1.92 ha pour chaque cas). Les valeurs élevées (supérieures à 1.2m) sont absentes des relevés de pente. Il ressort ainsi nettement que la pente s'oppose à la réalisation de fort diamètre.

TABLEAU 11.- Répartition en classes diamétriques selon la topographie.  
Amazonie du Pará (Zone 1).

| Diamètre            |     |     |     |     |        |        |
|---------------------|-----|-----|-----|-----|--------|--------|
| m                   | S   | HP  | P   | BF  | (S+HP) | (P+BF) |
| 0.15 < $\phi$ < 0.4 | 187 | 194 | 204 | 180 | 381    | 384    |
| 0.4 < $\phi$ < 0.8  | 53  | 52  | 42  | 34  | 105    | 76     |
| $\phi \geq 0.4$     | 65  | 63  | 46  | 40  | 128    | 86     |
| $\phi \geq 0.8$     | 12  | 11  | 4   | 6   | 23     | 10     |
| $\phi \geq 1.2$     | 3   | 5   | 0   | 4   | 8      | 4      |
| $\phi \geq 1.6$     | 1   | 2   | 0   | 0   | 3      | 0      |

S = sommet (0.96ha) ; HP = haut de pente (0.96ha) ; P = pente (0.96ha) ;  
BF = bas-fond (0.96ha) ; S + HP (1.92ha) ; P + BF (1.92ha).

Nous avons envisagé l'effet de pente au travers de ces ensembles arborescents supérieurs, car ce sont les grands arbres, par leur répartition et leur développement, qui conditionnent les résultats quantifiés. Ainsi, les arbres de plus de 0.4m de circonférence qui, dans la grande majorité, constituent les hoplexols au-dessus de 15 mètres représentent, en moyenne sur les 3.84 hectares relevés, 78 % de la surface terrière. Pour cette raison, dans les tests statistiques qui suivront, nous traitons la valeur de la surface terrière et du volume pour l'ensemble de la parcelle, incluant les ensembles arbustifs et arborescents moyens dont la faible représentation quantitative ne devrait pas infléchir les conclusions déjà tirées de l'étude architecturale.

#### \* Surface terrière (Tableau 12)

La moyenne de la zone est de 35 m<sup>2</sup>/ha. Sur 32 relevés, 9 présentent une valeur supérieure à la moyenne dont 3 en sommet, 4 en haut de pente et 2 en bas-fond ; tous les relevés de pente sont inférieurs à la moyenne.

L'analyse de la variance (test F) permet de conclure que les différences entre toposéquences ne sont pas statistiquement significatives.

Le même test comparant les 4 situations topographiques ne réagit pas significativement, bien que la valeur de F soit très proche de la valeur seuil à  $p = 0.05$  ( $F = 2.78$  ;  $F_{0,05} = 2.95$  ;  $F_{0,01} = 4.57$ ).

Enfin, le même test comparant d'une part la série / sommet et haut de pente / avec la série / pente et bas-fond / d'autre part, réagit significativement à  $p = 0.01$  ( $F = 8.76$  ;  $F_{0,05} = 4.2$  ;  $F_{0,01} = 7.64$ ). La différence entre ces deux séries s'avère donc hautement significative.

TABLEAU 12.- Variabilité de la surface terrière en Amazonie du Pará (Zone 1)

| Séq. | 1            | 2            | 3            | 4            | 5            | 6            | 7            | 8            | ms           |
|------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| S    | 32.26        | 28.82        | 42.07        | 31.45        | 33.29        | 59.08        | 32.93        | 59.47        | <u>39.92</u> |
| HP   | 33.11        | 57.45        | 32.59        | 38.43        | 58.85        | 25.82        | 31.74        | 53.05        | <u>41.39</u> |
| P    | 23.68        | 27.67        | 34.14        | 33.75        | 21.09        | 31.97        | 31.08        | 29.08        | <u>29.06</u> |
| BF   | 37.05        | 21.89        | 54.21        | 33.71        | 21.74        | 24.98        | 27.12        | 19.32        | <u>30</u>    |
| mt   | <u>31.53</u> | <u>33.96</u> | <u>40.75</u> | <u>34.35</u> | <u>33.74</u> | <u>35.46</u> | <u>30.72</u> | <u>40.23</u> |              |

Les valeurs sont exprimées en  $m^2/ha$  ; chaque relevé est de  $1200 m^2$  ( $30 \times 40m$ )

S = sommet ; HP = haut de pente ; P = pente ; BF = bas-fond.

ms = moyenne par site topographique ; mt = moyenne par toposéquence ;

les valeurs moyennes sont soulignées.

#### \* Volume (tableau 13)

La moyenne des 32 relevés est de  $57m^3/1200m^2$ . Le test F de l'analyse de la variance indique une différence significative entre les séries / sommet et haut de pente / d'une part et / pente et bas-fond / d'autre part ( $F = 7.02$  ;  $F_{0,05} = 4.2$  ;  $F_{0,01} = 7.64$ ). Notons que la valeur du F est proche du seuil à  $p = 0.01$ .

TABLEAU 13.- Variabilité du volume en Amazonie du Pará (Zone 1)

| Séq. | 1         | 2         | 3           | 4         | 5           | 6           | 7           | 8           | MS          |
|------|-----------|-----------|-------------|-----------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|
| S    | 36.5      | 38        | 72.5        | 48.5      | 49.5        | 144.5       | 58.5        | 96          | <u>68</u>   |
| HP   | 45        | 101       | 51          | 70        | 141.5       | 36.5        | 49.5        | 85          | <u>72.5</u> |
| P    | 22        | 25.5      | 56.5        | 54        | 32.5        | 47.5        | 45          | 39          | <u>40.5</u> |
| BF   | 61.5      | 24        | 105.5       | 54.5      | 27          | 38          | 37          | 21.5        | <u>46</u>   |
| mt   | <u>41</u> | <u>47</u> | <u>71.5</u> | <u>57</u> | <u>62.5</u> | <u>66.5</u> | <u>47.5</u> | <u>60.5</u> |             |

Les valeurs sont exprimées en  $m^3/1200 m^2$ .

Les conventions sont les mêmes qu'au tableau 12.

\* Le cas des bas-fonds

L'analyse plus précise des bas-fonds met également en évidence le rôle du microrelief. Dans la zone forestière étudiée, les relevés de bas-fond sont disposés soit en début de ravine, la pente est alors faible, soit sur la ravine encaissée, entre deux pentes fortes (cf. figure 14) :

- Dans le premier cas - pente douce (figure 19A)

| Séquence                                     | 1                                 | 3                                                 | 4                                 |
|----------------------------------------------|-----------------------------------|---------------------------------------------------|-----------------------------------|
| Surface terrière<br>m <sup>2</sup> /ha       | 37.05                             | 54.21                                             | 33.71                             |
| Volume<br>m <sup>3</sup> /1200m <sup>2</sup> | 61.05                             | 105.5                                             | 54.5                              |
|                                              | (1 arbre de 1.45m<br>de diamètre) | (2 arbres de<br>1.25m et<br>1.45m de<br>diamètre) | (1 arbre de 0.9m<br>de diamètre). |

- Dans le second cas - ravines encaissées entre pentes fortes (figure 19B).

| Séquence                                     | 2     | 5     | 8     |
|----------------------------------------------|-------|-------|-------|
| Surface terrière<br>m <sup>2</sup> /ha       | 21.89 | 21.74 | 19.32 |
| Volume<br>m <sup>3</sup> /1200m <sup>2</sup> | 24    | 27    | 21.5  |

Il n'y a pas de diamètre supérieur à 0.9m.

- Deux exceptions : le bas-fond de la séquence 7 (figure 19C), bien que situé sur une ravine encaissée, comprend un arbre de 1.25m de diamètre (surface terrière : 27.12 m<sup>2</sup>/ha ; volume : 37 m<sup>3</sup>/1200m<sup>2</sup>) ; le bas-fond de la séquence 6, malgré l'absence de pente forte, présente des valeurs modestes (surface terrière : 24.98 m<sup>2</sup>/ha ; volume : 38 m<sup>3</sup>/1200m<sup>2</sup>). Ce dernier relevé concerne une phase plus jeune du cycle sylvigénétique avec deux ensembles structuraux au-dessus de 15 mètres, l'ensemble supérieur étant encore peu développé (8.04 % de la surface terrière, voir tableau 8).

Ainsi, l'analyse de ces bas-fonds montre une relation nette entre le microrelief accidenté - ravine encaissée entre deux pentes fortes - et l'absence ou la rareté des gros diamètres.

FIGURE 19.-

La forêt située sur les ravines (bas-fonds). Amazonie du Pará  
Zone 1.

- A - Pente douce, ravine peu marquée : trois ensembles structuraux développés au-dessus de 15 mètres.
- B - Ravines encaissées entre fortes pentes : seules des espèces pionnières héliophiles s'installent sur le pourtour de la ravine (Cecropia, le palmier Iriartea exorrhiza) ; la fréquence des chablis est forte, ils sont, le plus souvent, provoqués par les chutes des couronnes des arbres de la pente.
- C - Quelques exceptions cependant, ici, où un arbre de fort diamètre (1,25 m) Anacardium giganteum, domine la végétation basse au bord d'une ravine fortement creusée.

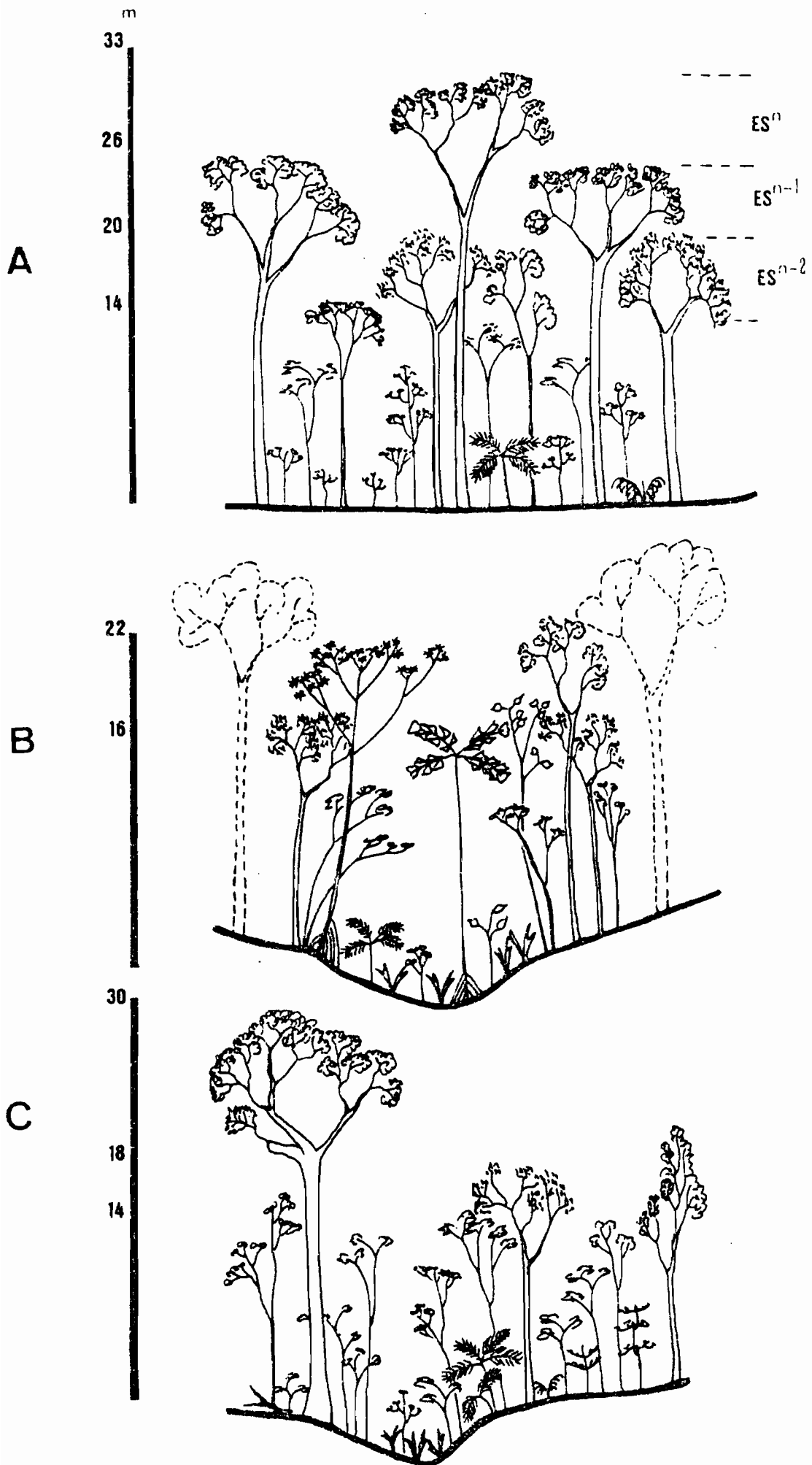


FIG. 19

### c) Conclusion

Le modelé est bien un facteur de variation de l'architecture forestière.

La réaction mitigée du test F d'analyse de la variance montre, cependant, que l'effet de pente est masqué par la variabilité imposée par le cycle sylvigénétique et qu'il demande un échantillonnage important pour se dévoiler.

Cet effet de pente se traduit par la rareté, voire l'absence de forts diamètres sur les versants à déclivité prononcée ou, d'une manière générale, dans les secteurs de microrelief accidenté, tandis que les pentes douces et replats sont riches en grands arbres.

L'absence de forts diamètres indique que le cycle sylvigénétique est plus bref sur les pentes, autrement dit que les chablis y sont plus fréquents. Par ailleurs, la taille des chablis liée à celle des arbres y est inférieure, les perturbations secondaires dues à la chute des branches principales y sont moins importantes. Plus grande fréquence de chablis, mais plus faible dimension des arbres, la forêt sur pente à déclivité prononcée est plus homogène que celle du plateau ou de sa bordure. Ceci ressort nettement de la variabilité de la surface terrière en ces différents sites topographiques ; la différence entre valeurs extrêmes atteint respectivement 30.65 et 33.07 m<sup>2</sup>/ha en sommet et haut de pente, mais se réduit à 13.06 m<sup>2</sup>/ha en pente.

Ce n'est pas le cas de la végétation située le long des ravines encaissées qui est très perturbée, recevant des pentes les couronnes des arbres cassés ou déracinés, et qui constitue des forêts basses dominées par quelques grands arbres où abondent les lianes. Vue de la pente, cette végétation, pour l'observateur non averti, donne l'impression d'être secondarisée (photo 3).

### LES ENSEMBLES SOUS-JACENTS

\* Au niveau arborescent moyen, entre 8-10 et 14-16m, le nombre d'hoplexols varie de 1 à 2 indépendamment de la topographie (tableau 14) et de l'architecture des ensembles arborescents supérieurs (tableau 15). Un seul relevé (S4) présente 3 hoplexols, entre 10 et 18m, composés par de

jeunes arbres très nombreux, se distinguant nettement des ensembles supérieurs.

Les jeunes arbres sont les plus représentés à ce niveau. Dans seulement six relevés, nous avons décrit des arbres du présent, et dans 3, des palmiers.

\* Le niveau arbustif, entre 1.5-2 et 8-10m, présente de 4 à 5 hoplexols, rarement 3.

Le nombre de 5 hoplexols est plus fréquent en sommet et bas-fond, celui de 4, en pente et haut de pente (tableau 14). Les relevés à 3 hoplexols arbustifs n'ont que 1 ou 2 ensembles structuraux développés au-dessus de 15m (tableau 15).

Les arbres d'avenir composent principalement ce niveau ; les palmiers sont toujours présents, parfois abondants ; les arbustes du présent ne sont bien représentés que dans 2 seuls relevés.

\* Enfin, sous 1.5-2m, les ensembles arbustifs inférieurs et herbacés constituent 9 hoplexols, plus rarement 8. Un relevé n'en présente que 5.

Dans les sites de bas-fond, ce nombre d'hoplexols est généralement plus faible, de même que dans les relevés où l'architecture du niveau arborescent est réduite à un seul ensemble structural (tableau 15). Ce nombre moindre tient au développement des plantes herbacées et à l'abondance de jeunes palmiers qui s'installent préférentiellement en milieu ouvert.

TABLEAU 14.- Variation du nombre d'hoplexols en fonction de la topographie  
Amazonie du Pará (Zone 1).

## SOMMET

| Séquence topographique n° | 1  | ! | 2  | ! | 3  | ! | 4  | ! | 5  | ! | 6  | ! | 7  | ! | 8  |
|---------------------------|----|---|----|---|----|---|----|---|----|---|----|---|----|---|----|
| Niveau ARB. SUP.          | 2  |   | 1  |   | 3  |   | 2  |   | 2  |   | 3  |   | 3  |   | 3  |
| Niveau ARB. MOYEN         | 1  |   | 2  |   | 1  |   | 3  |   | 1  |   | 2  |   | 2  |   | 1  |
| Niveau ARBUSTIF           | 5  |   | 5  |   | 4  |   | 5  |   | 4  |   | 5  |   | 5  |   | 5  |
| Niveau ARB. INF. et HERB. | 9  |   | 9  |   | 9  |   | 9  |   | 9  |   | 9  |   | 9  |   | 9  |
| TOTAL                     | 17 |   | 17 |   | 17 |   | 19 |   | 16 |   | 19 |   | 19 |   | 18 |

## HAUT DE PENTE

| Séquence topographique n° | 1  |  | 2  |  | 3  |  | 4  |  | 5  |  | 6  |  | 7  |  | 8  |
|---------------------------|----|--|----|--|----|--|----|--|----|--|----|--|----|--|----|
| Niveau ARB. SUP.          | 3  |  | 3  |  | 2  |  | 3  |  | 3  |  | 2  |  | 3  |  | 2  |
| Niveau ARB. MOYEN         | 2  |  | 2  |  | 1  |  | 1  |  | 1  |  | 1  |  | 2  |  | 2  |
| Niveau ARBUSTIF           | 4  |  | 4  |  | 5  |  | 4  |  | 4  |  | 4  |  | 4  |  | 3  |
| Niveau ARB. et HERB.      | 9  |  | 9  |  | 9  |  | 9  |  | 9  |  | 9  |  | 8  |  | 9  |
| TOTAL                     | 18 |  | 18 |  | 17 |  | 17 |  | 17 |  | 16 |  | 17 |  | 16 |

## PENTE

| Séquence topographique n° | 1  |  | 2  |  | 3  |  | 4  |  | 5  |  | 6  |  | 7  |  | 8  |
|---------------------------|----|--|----|--|----|--|----|--|----|--|----|--|----|--|----|
| Niveau ARB. SUP.          | 1  |  | 1  |  | 3  |  | 2  |  | 2  |  | 3  |  | 2  |  | 3  |
| Niveau ARB. MOYEN         | 2  |  | 1  |  | 1  |  | 2  |  | 2  |  | 2  |  | 2  |  | 1  |
| Niveau ARBUSTIF           | 5  |  | 4  |  | 5  |  | 5  |  | 4  |  | 4  |  | 4  |  | 4  |
| Niveau ARB. INF. et HERB. | 8  |  | 8  |  | 9  |  | 9  |  | 9  |  | 9  |  | 9  |  | 9  |
| TOTAL                     | 16 |  | 14 |  | 18 |  | 18 |  | 17 |  | 18 |  | 17 |  | 17 |

## BAS-FOND

| Séquence topographique n° | 1  |  | 2  |  | 3  |  | 4  |  | 5  |  | 6  |  | 7  |  | 8  |
|---------------------------|----|--|----|--|----|--|----|--|----|--|----|--|----|--|----|
| Niveau ARB. SUP.          | 2  |  | 1  |  | 3  |  | 3  |  | 1  |  | 2  |  | 2  |  | 1  |
| Niveau ARB. MOYEN         | 2  |  | 1  |  | 2  |  | 1  |  | 2  |  | 2  |  | 1  |  | 1  |
| Niveau ARBUSTIF           | 5  |  | 3  |  | 4  |  | 5  |  | 4  |  | 3  |  | 5  |  | 5  |
| Niveau ARB. INF. et HERB. | 9  |  | 5  |  | 8  |  | 9  |  | 9  |  | 9  |  | 8  |  | 8  |
| TOTAL                     | 18 |  | 10 |  | 17 |  | 18 |  | 16 |  | 16 |  | 16 |  | 15 |

TABLEAU 15.- Variation du nombre d'hoplexols en fonction de l'architecture  
du niveau arborescent supérieur. Amazonie du Pará (Zone 1)

---

|                          | 3 ENSEMBLES STRUCTURAUX AU-DESSUS DE 15m |      |      |      |               |      |      |      |      |       |      |      |          |      |
|--------------------------|------------------------------------------|------|------|------|---------------|------|------|------|------|-------|------|------|----------|------|
|                          | sommet                                   |      |      |      | haut de pente |      |      |      |      | pente |      |      | bas-fond |      |
|                          | ! S3                                     | ! S6 | ! S7 | ! S8 | !HP1          | !HP2 | !HP4 | !HP5 | !HP7 | ! P3  | ! P6 | ! P8 | !BF3     | !BF4 |
| Niveau ARB. SUP.         | 3                                        | 3    | 3    | 3    | 3             | 3    | 3    | 3    | 3    | 3     | 3    | 3    | 3        | 3    |
| Niveau ARB. MOYEN        | 1                                        | 2    | 2    | 1    | 2             | 2    | 1    | 1    | 2    | 1     | 2    | 1    | 2        | 1    |
| Niveau ARBUSTIF          | 4                                        | 5    | 5    | 5    | 4             | 4    | 4    | 4    | 4    | 5     | 4    | 4    | 4        | 5    |
| Niveau ARB. INF.et HERB. | 9                                        | 9    | 9    | 9    | 9             | 9    | 9    | 9    | 8    | 9     | 9    | 9    | 8        | 9    |
| TOTAL                    | 17                                       | 19   | 19   | 18   | 18            | 18   | 17   | 17   | 17   | 18    | 18   | 17   | 17       | 18   |

|                          | 2 ENSEMBLES STRUCTURAUX AU-DESSUS DE 15m |    |               |     |     |       |    |    |          |     |     |
|--------------------------|------------------------------------------|----|---------------|-----|-----|-------|----|----|----------|-----|-----|
|                          | sommet                                   |    | haut de pente |     |     | pente |    |    | bas-fond |     |     |
|                          | S3                                       | S5 | HP3           | HP6 | HP8 | P4    | P5 | P7 | BF1      | BF6 | BF7 |
| Niveau ARB. SUP.         | 2                                        | 2  | 2             | 2   | 2   | 2     | 2  | 2  | 2        | 2   | 2   |
| Niveau ARB. MOYEN        | 3                                        | 1  | 1             | 1   | 2   | 2     | 2  | 2  | 2        | 2   | 1   |
| Niveau ARBUSTIF          | 5                                        | 4  | 5             | 4   | 3   | 5     | 4  | 4  | 5        | 3   | 5   |
| Niveau ARB. INF.et HERB. | 9                                        | 9  | 9             | 9   | 9   | 9     | 9  | 9  | 9        | 9   | 8   |
| TOTAL                    | 19                                       | 16 | 17            | 16  | 16  | 18    | 17 | 17 | 18       | 16  | 16  |

|                           | 1 ENSEMBLE STRUCTURAL AU-DESSUS DE 15m |    |       |    |  |  |          |     |
|---------------------------|----------------------------------------|----|-------|----|--|--|----------|-----|
|                           | sommet                                 |    | pente |    |  |  | bas-fond |     |
|                           | S2                                     | S1 | P1    | P2 |  |  | BF2 -BF5 | BF8 |
| Niveau ARB. SUP.          | 1                                      | 2  | 1     | 1  |  |  | 1        | 1   |
| Niveau ARB. MOYEN         | 2                                      | 1  | 2     | 1  |  |  | 1        | 2   |
| Niveau ARBUSTIF           | 5                                      | 5  | 5     | 4  |  |  | 3        | 4   |
| Niveau ARB. INF. et HERB. | 9                                      | 9  | 8     | 8  |  |  | 5        | 9   |
| TOTAL                     | 17                                     | 17 | 16    | 14 |  |  | 10       | 16  |

## SUR LA VARIATION DE NOMBRE D'HOPLEXOLS

A la vue du tableau 15, nous pouvons conclure que l'architecture forestière bien développée avec trois ensembles structuraux supérieurs correspond à 3 hoplexols au-dessus de 15m, de 1 à 2 hoplexols entre 8-10 et 14-16m, de 4 à 5 hoplexols entre 1,5-2 et 8-10m et à 9 hoplexols sous 2m.

Excepté le nombre des hoplexols inférieurs, entre 0 et 2m, qui diminue lorsque les plantes herbacées et les jeunes palmiers sont bien représentés sous une voûte forestière plus ouverte, il n'est guère possible de relier les variations observées entre les ensembles sous-jacents - qui d'ailleurs restent faibles - à celles des niveaux supérieurs. Cela signifie que les ensembles inférieurs et moyens se mettent rapidement en place, dans leur architecture stable, alors même que la voûte est encore peu développée avec un seul ensemble structural réalisé.

Le nombre de 19 hoplexols apparaît dans les trois relevés de sommet et jamais dans les autres sites topographiques. Et, comme la déclivité et le microrelief se manifestent en réduisant la fréquence de réalisation des ensembles arborescents supérieurs, les relevés de pente et de bas-fond présentent des nombres plus faibles d'hoplexols (tableau 16), respectivement 15, 14 et 10 (dans ce dernier cas intervient le nombre moindre d'hoplexols inférieurs) qui se rapportent effectivement à trois relevés à un seul ensemble structural supérieur (tableau 17). Par ailleurs, le nombre maximal d'hoplexols décrits ne paraît pas strictement lié au plein développement des ensembles arborescents supérieurs puisqu'un des relevés à 19 hoplexols ne compte que deux ensembles structuraux au-dessus de 15m.

Enfin, l'architecture à 17 hoplexols est la plus fréquente avec 11 relevés sur 32, 8 relevés comptent 18 hoplexols et 7 seulement 16.

TABLEAU 16.- Fréquence des relevés selon leur nombre d'hoplexols par site topographique. Amazonie du Pará (Zone 1).

|                                             |      |      |      |      |      |      |      |   |  |
|---------------------------------------------|------|------|------|------|------|------|------|---|--|
| !-----!-----!-----!-----!-----!-----!-----! |      |      |      |      |      |      |      |   |  |
| ! Nombre d'hoplexols                        | ! 19 | ! 18 | ! 17 | ! 16 | ! 15 | ! 14 | ! 10 | ! |  |
| !-----!-----!-----!-----!-----!-----!-----! |      |      |      |      |      |      |      |   |  |
| ! SOMMET                                    | ! 3  | ! 1  | ! 3  | ! 1  | ! -  | ! -  | ! -  | ! |  |
| !-----!-----!-----!-----!-----!-----!-----! |      |      |      |      |      |      |      |   |  |
| ! HAUT DE PENTE                             | ! -  | ! 2  | ! 4  | ! 2  | ! -  | ! -  | ! -  | ! |  |
| !-----!-----!-----!-----!-----!-----!-----! |      |      |      |      |      |      |      |   |  |
| ! PENTE                                     | ! -  | ! 3  | ! 3  | ! 1  | ! -  | ! 1  | ! -  | ! |  |
| !-----!-----!-----!-----!-----!-----!-----! |      |      |      |      |      |      |      |   |  |
| ! BAS - FOND                                | ! -  | ! 2  | ! 1  | ! 3  | ! 1  | ! -  | ! 1  | ! |  |
| !-----!-----!-----!-----!-----!-----!-----! |      |      |      |      |      |      |      |   |  |

TABLEAU 17.- Fréquence des relevés selon leur nombre d'hoplexols et en fonction de l'architecture du niveau arborescent supérieur. Amazonie du Pará (Zone 1).

|                                             |      |      |      |      |      |      |      |   |  |
|---------------------------------------------|------|------|------|------|------|------|------|---|--|
| !-----!-----!-----!-----!-----!-----!-----! |      |      |      |      |      |      |      |   |  |
| ! Nombre d'hoplexols                        | ! 19 | ! 18 | ! 17 | ! 16 | ! 15 | ! 14 | ! 10 | ! |  |
| !-----!-----!-----!-----!-----!-----!-----! |      |      |      |      |      |      |      |   |  |
| ! NOMBRE d'ENSEMBLES                        | !    | !    | !    | !    | !    | !    | !    | ! |  |
| ! STRUCTURAUX SUP.                          | !    | !    | !    | !    | !    | !    | !    | ! |  |
| ! 3                                         | ! 2  | ! 6  | ! 6  | ! -  | ! -  | ! -  | ! -  | ! |  |
| ! 2                                         | ! 1  | ! 2  | ! 3  | ! 5  | ! -  | ! -  | ! -  | ! |  |
| ! 1                                         | ! -  | ! -  | ! 2  | ! 2  | ! 1  | ! 1  | ! 1  | ! |  |
| !-----!-----!-----!-----!-----!-----!-----! |      |      |      |      |      |      |      |   |  |

#### INFLUENCE DE LA PENTE ET DE L'ARCHITECTURE FORESTIERE SUR LA POPULATION DE PALMIERS

Plusieurs espèces de palmiers fréquentes dans la zone étudiée présentent, sur 3.84 hectares, des effectifs suffisamment grands pour faire l'objet d'une analyse quantitative où nous tenterons de dissocier l'effet de la pente, traduisant le drainage, de celui de l'architecture de la forêt conditionnant la lumière. Les palmiers ont été recensés par classes de hauteurs dans les mêmes parcelles de 1200m<sup>2</sup> (30x40m) utilisées pour les mesures de diamètres.

Parmi les espèces considérées (photos 4 à 10), Oenocarpus bacaba, Syagrus inajai et Attalea regia sont des palmiers monocaules (modèle architectural de CORNER) ; Astrocaryum munbaca, Bactris humilis, B. elegans et Geonoma deversa constituent des touffes (modèle architectural de TOMLINSON). Dans ce dernier cas, les effectifs portent sur le nombre d'axes.

Cinq espèces réagissent à la pente :

- Astrocaryum munbaca (Tableau 18A)

L'effectif de la population varie en fonction du site topographique, particulièrement au niveau du site de pente qui présente la plus faible densité.

Nous avons considéré trois groupes de relevés en fonction du nombre d'ensembles structuraux au-dessus de 15 mètres :

| 1 Ensemble structural<br>1 seul hoplexol | 2 Ensembles structuraux (28) | 3 Ensembles structuraux |
|------------------------------------------|------------------------------|-------------------------|
| 6 relevés - 0.72 ha                      | 12 relevés - 1.44 ha         | 14 relevés - 1.68 ha    |
| N = 245 (soit 340/ha)                    | N = 493 (soit 342/ha)        | N = 444 (soit 264/ha)   |
| n > 3m = 80                              | n > 3m = 136                 | n > 3m = 117            |
| (soit 111/ha)                            | (soit 94/ha)                 | (soit 70/ha)            |
| n > 5m = 62                              | n > 5m = 60                  | n > 5m = 74             |
| (soit 86/ha)                             | (soit 42/ha)                 | (soit 44/ha)            |

Il est net que les effectifs sont plus faibles quand l'architecture est totalement développée. Les relevés à trois ensembles structuraux au-dessus de 15m étant plus fréquents dans les sites de sommet et haut de pente (tableau 10), l'effectif d'Astrocaryum munbaca devrait y être plus faible, ceux à 1 seul ensemble structural sont plus nombreux en pente et bas-fond où l'effectif du palmier devrait être plus élevé. Les résultats obtenus, en cumulant les relevés par sites topographiques, sont en contradiction avec ces prévisions, ce qui montre bien que l'effet de pente efface celui de l'architecture des niveaux supérieurs et prédomine. Dans les sites de bas-fonds, l'effet de pente s'atténue, la végétation est plus ouverte le long des ravines et favorise l'installation d'une population plus nombreuse.

TABLEAU 18.- Le peuplement de palmiers de la Zone 1 (3.84 ha)

S : sommet ; HP : haut de pente ; P : pente ; BF : bas-fond.

Seuls les effectifs des espèces les plus abondantes sont donnés

A.- Astrocaryum munbaca

|            | S    | HP   | P    | BF   |
|------------|------|------|------|------|
| - 1m       | 100  | 101  | 64   | 57   |
| 1m à 3m    | 173  | 134  | 71   | 149  |
| 3m à 5m    | 45   | 33   | 26   | 43   |
| 5m et plus | 63   | 59   | 28   | 36   |
|            | ---- | ---- | ---- | ---- |
|            | 381  | 327  | 189  | 285  |

D.- Oenocarpus bacaba

|           | S    | HP   | P    | BF   |
|-----------|------|------|------|------|
| - 1m      | 113  | 133  | 70   | 41   |
| 1m à 3m   | 65   | 46   | 16   | 17   |
| 3m à 6m   | 9    | 5    | 3    | 4    |
| 6m à 10m  |      | 4    | 1    |      |
| 10m à 15m |      | 1    |      |      |
| 15m à 20m | 2    |      |      |      |
|           | ---- | ---- | ---- | ---- |
|           | 189  | 189  | 90   | 62   |

B.- Bactris humilis

|         | S    | HP   | P    | BF   |
|---------|------|------|------|------|
| - 1m    | 19   | 20   | 11   | 6    |
| 1m à 3m | 51   | 63   | 19   | 26   |
| 3m et + | 19   | 15   | 13   | 16   |
|         | ---- | ---- | ---- | ---- |
|         | 89   | 98   | 43   | 48   |

E.- Syagrus inajai

|         | S    | HP   | P    | BF   |
|---------|------|------|------|------|
| - 1m    | 6    | 4    | 4    | 1    |
| 1m à 3m | 30   | 17   | 3    | 4    |
| 3m à 5m | 4    | 2    |      |      |
| 5m à 8m |      | 1    |      | 1    |
| 8m et + | 1    | 2    |      |      |
|         | ---- | ---- | ---- | ---- |
|         | 41   | 26   | 7    | 6    |

C.- Bactris elegans

|         | S    | HP   | P    | BF   |
|---------|------|------|------|------|
| - 1m    | 38   | 81   | 22   | 9    |
| 1m à 3m | 87   | 161  | 42   | 7    |
| 3m et + | 34   | 31   | 12   | 1    |
|         | ---- | ---- | ---- | ---- |
|         | 159  | 273  | 76   | 17   |

F.- Geonoma deversa

|         | S    | HP   | P    | BF   |
|---------|------|------|------|------|
| - 1m    | 14   | 39   | 30   | 72   |
| 1m à 3m | 34   | 54   | 56   | 118  |
| 3m et + | 1    | 4    | 8    | 29   |
|         | ---- | ---- | ---- | ---- |
|         | 49   | 97   | 94   | 219  |

G.- Attalea regia

|         | S    | HP   | P    | BF   |
|---------|------|------|------|------|
| - 1m    | 11   | 18   | 24   | 5    |
| 1m à 3m | 53   | 29   | 24   | 11   |
| 3m à 5m | 3    |      |      | 1    |
| 5m à 8m |      | 2    |      |      |
|         | ---- | ---- | ---- | ---- |
|         | 67   | 49   | 48   | 17   |

Dans la zone forestière étudiée (Zone 1), les bas-fonds ne sont pas hydromorphes. Des relevés dans d'autres secteurs forestiers des marges du Tocantins, où les bas-fonds deviennent hydromorphes, ont montré que ce palmier y est toujours absent alors même qu'il abonde sur les pentes voisines.

Dans les relevés qui présentent une architecture avec un seul ensemble structural au-dessus de 15m, le nombre d'axes plus hauts que 5m est nettement supérieur. Ainsi, la population de cette espèce paraît bien caractériser la première phase homéostatique du cycle sylvigénétique en présentant un développement notable. De GRANVILLE (1978), en Guyane française, chez plusieurs espèces, et MARTINEZ (1980), en forêt mexicaine, chez Astrocaryum mexicanum, arrivent à une même conclusion.

Connaissant la production annuelle de feuilles et comptant les cicatrices foliaires, PINERO et al. (1977) établissent une relation entre la hauteur du palmier Astrocaryum mexicanum et son âge. Une telle relation peut être utilisée pour dater les jeunes phases sylvigénétiques et des anomalies dans la distribution des hauteurs pourraient être reliées à l'histoire sylvigénétique (cf. TORQUEBIAU 1981). Astrocaryum munbaca est une espèce ramifiée et rhizomateuse. Trois critères devront alors être considérés : la distribution en classes de hauteurs, le nombre de touffes et le nombre d'axes par touffes ; la productivité foliaire de chaque axe devrait dépendre du nombre d'axes par touffe, ce qui compliquera l'interprétation de la distribution en classes de hauteurs.

- Bactris humilis (Tableau 18B)

L'effectif de la population varie du simple au double entre les sites de pente et bas - fond d'une part, ceux de haut de pente et sommet d'autre part.

- Bactris elegans, Oenocarpus bacaba, Syagrus inajai (Tableau 18C, D et E).

Ces trois espèces sont nettement moins représentées dans les sites de pente et bas-fond.

Pour Oenocarpus bacaba, le nombre d'individus inférieurs à 2m est plus fort en sommet et haut de pente. Or, c'est là que l'architecture forestière est en moyenne plus développée et donc qu'elle assure un ombrage

plus grand. Une autre observation indique que Oenocarpus bacaba germe à l'ombre : il est fréquent de trouver des groupes de "plantules" autour d'une souche de l'espèce, le tronc étant décomposé. L'absence de palmier adulte à la périphérie suggère qu'elles proviennent des graines du palmier disparu, stockées dans le sol. La petite trouée sous la voûte due à la mort du palmier est déjà cicatrisée, Oenocarpus bacaba apparaît comme une espèce d'abord sciaphile qui ne devient héliophile que dans un stade plus élevé de son développement lorsqu'elle élabore un tronc (cf. Chapitre 5). Elle se plaît sur les plateaux et leurs bordures.

Au contraire des espèces précédentes, Geonoma deversa (tableau 18F) préfère le bord des ravines où les chablis sont fréquents, le facteur lumière semble être déterminant pour cette espèce.

Enfin, l'effectif de la population d'Attalea regia (tableau 18G) est moins important dans les bas-fonds. Cependant les 181 palmiers rencontrés sur les 3.84 hectares ne comprennent qu'un seul individu de 6m et un autre de 8m de hauteur. Ce palmier commence à fructifier lorsqu'il dépasse une dizaine de mètres et qu'il a élaboré un tronc d'environ 1m encore masqué par les gaines foliaires persistantes. Nous n'avons donc pas, dans cette zone 1, rencontré d'Attalea regia "adulte".

## DEUXIEME EXEMPLE : UNE FORET SUR RELIEF PLAT

---

### 1. SITUATION ET ECHANTILLONNAGE

---

Cette forêt (figure 1A, zone 3) est située sur un relief plat tout juste sillonné de dépressions peu marquées inondées pendant plusieurs mois par an. Les relevés sont disposés sur les surfaces non inondables, la pente y est très faible et il n'est guère possible de distinguer des positions topographiques. Nous avons effectué 6 relevés morpho-structuraux dans les conditions déjà exposées ; leurs emplacements sont pratiquement contigus.

## 2. COMPOSITION FLORISTIQUE

37 familles végétales regroupant 1 137 individus de circonférence égale ou supérieure à 0.05m ont été recensées sur 0.48 hectare (tableau 19). La famille des Leguminosae reste la plus représentée.

Les Lecythidaceae tiennent une place importante dans la composition de la voûte forestière (Tableau 20).

TABLEAU 19.- Recensement des familles végétales sur 0.48 ha dans la zone 3. Amazonie du Pará (Individus de circonférence égale ou supérieure à 0.05m)

|                  |     |           |                 |   |
|------------------|-----|-----------|-----------------|---|
| Leguminosae      | 235 | (20.67 %) | Olacaceae       | 9 |
| Lecythidaceae    | 142 | (12.49 %) | Boraginaceae    | 7 |
| Chrysobalanaceae | 90  | ( 7.96 %) | Guttiferae      | 7 |
| Meliaceae        | 84  | ( 7.39 %) | Myristicaceae   | 7 |
| Annonaceae       | 82  | ( 6.09 %) | Violaceae       | 5 |
| Sapindaceae      | 69  |           | Anacardiaceae   | 3 |
| Myrtaceae        | 62  |           | Dichapetalaceae | 3 |
| Burseraceae      | 46  |           | Melastomaceae   | 3 |
| Bombacaceae      | 43  |           | Sapotaceae      | 3 |
| Lauraceae        | 35  |           | Quiinaceae      | 2 |
| Nyctaginaceae    | 31  |           | Elaeocarpaceae  | 2 |
| Sterculiaceae    | 30  |           | Hippocrateaceae | 2 |
| Moraceae         | 27  |           | Apocynaceae     | 1 |
| Monimiaceae      | 26  |           | Humiriaceae     | 1 |
| Rutaceae         | 26  |           | Loganiaceae     | 1 |
| Simaroubaceae    | 17  |           | Menispermaceae  | 1 |
| Flacourtiaceae   | 12  |           | Tiliaceae       | 1 |
| Rubiaceae        | 11  |           | Vochysiaceae    | 1 |
| Euphorbiaceae    | 10  |           |                 |   |

|                                    |                                       |                                          |                                  |
|------------------------------------|---------------------------------------|------------------------------------------|----------------------------------|
| N° de Relevé                       | 4                                     | 5                                        | 3                                |
|                                    |                                       | 24/32m Paliphyse <sup>n</sup>            | 22/32m Paliphyse <sup>n</sup>    |
| Architecture                       | 15/22m Pali <sup>n</sup> -Prophyse    | 16/24m Pali <sup>n-1</sup> -Propaliphyse | 15/22m Paliphyse <sup>n-1</sup>  |
|                                    |                                       | Surface<br>terrière<br>m2/1200m2         | Volume<br>m3/1200m2              |
|                                    |                                       | 1.310<br>(34,42%)                        | 25.2<br>(56 %)                   |
| paramètres                         | 1.385                                 | 1.215                                    | 1.217                            |
| quantitatifs                       | (49.62 %)                             | (33.81 %)                                | (30.75 %)                        |
| Valeurs pour le<br>relevé (1200m2) | 23.26m2/ha                            | 29.98m2/ha                               | 32.98m2/ha                       |
|                                    | 28m2/1200m2                           | 45m3/1200m2                              | 55.5m3/1200m2                    |
|                                    | 2                                     | 6                                        | 1                                |
|                                    | 20/30m Propali-Paliphyse <sup>n</sup> | 20/28m Paliphyse <sup>n</sup>            | 22/28m Paliphyse <sup>n</sup>    |
|                                    | 14/20m Prophyse                       | 15/20m Pro-Propaliphyse,                 | 15/22m Propaliphyse              |
|                                    | phase paliphysée <sup>n-1</sup>       | paliphysée <sup>n-1</sup>                |                                  |
|                                    | Surface<br>terrière<br>m2/1200m2      | Volume<br>m3/1200m2                      | Surface<br>terrière<br>m2/1200m2 |
|                                    | 1.926                                 | 1.966                                    | 2.746                            |
|                                    | (54.26 %)                             | (49.53 %)                                | (43.63 %)                        |
|                                    | 0.667                                 | 0.558                                    | 1.076                            |
|                                    | (18.76 %)                             | (13.99 %)                                | (17.09 %)                        |
|                                    | 29.63m2/ha                            | 33.23m2/ha                               | 52.45m2/ha                       |
|                                    | 47.5m3/1200m2                         | 49.5m3/1200m2                            | 72m3/1200m2                      |

TABLEAU 21.- Architecture et paramètres quantitatifs des ensembles arborescents supérieurs d'une forêt sur relief plat (Zone 3, Amazonie du Pará).  
Les pourcentages se rapportent aux valeurs calculées pour l'ensemble à partir de 0.05m de circonférence.

TABLEAU 20.- Recensement des arbres de plus de 0.4m de diamètre et surface terrière correspondante (relevé de 0.96ha). Zone 3, Amazonie du Pará.

| Nombre<br>d'individus | Famille          | Surface<br>terrière<br>m <sup>2</sup> /0.96ha | % de la surface<br>terrière calculée<br>à 0.05m de circonférence |
|-----------------------|------------------|-----------------------------------------------|------------------------------------------------------------------|
| 16                    | Lecythidaceae    | 5.8                                           | 19.7 %                                                           |
| 12                    | Leguminosae      | 4.1                                           | 13.9 %                                                           |
| 2                     | Euphorbiaceae    | 1.3                                           | 4.4 %                                                            |
| 3                     | Meliaceae        | 0.6                                           | 2 %                                                              |
| 1                     | Vochysiaceae     | 0.6                                           | 2 %                                                              |
| 1                     | Bombacaceae      | 0.3                                           | 0.9 %                                                            |
| 1                     | Apocynaceae      | 0.3                                           | 0.9 %                                                            |
| 1                     | Lauraceae        | 0.2                                           | 0.8 %                                                            |
| 1                     | Chrysobalanaceae | 0.15                                          | 0.5 %                                                            |
| ---                   |                  | -----                                         |                                                                  |
| 38                    |                  | 13.4 m <sup>2</sup> /0.96ha                   | (45 %)                                                           |

38 arbres de plus de 0.4m de diamètre représentent 45 % de la surface terrière calculée à partir de 0.05 m de circonférence. A titre de comparaison, rappelons que, dans la zone 1, il y avait 214 arbres de plus de 0.4m de diamètre pour 3.84 ha (soit 53 arbres pour 0.96 ha) qui représentaient 56 % de la surface terrière. Les Leguminosae et Lecythidaceae dominent la composition floristique de la voûte forestière avec respectivement 13.9 % et 19.7 % de la surface terrière calculée à 0.05 m de circonférence, ces pourcentages étaient de 26.7 et de 23.2 dans la zone 1. Encore faut-il souligner que la zone 3 a fait l'objet d'un échantillonnage limité à 0.96 hectare.

### 3. ARCHITECTURE ET PARAMETRES QUANTITATIFS

Sur les six relevés, cinq représentent deux ensembles structuraux arborescents réalisés ou en cours de réalisation, un seul relevé n'en présente qu'un (tableau 21).

Contrairement à la zone 1 précédemment étudiée, sur relief marqué, aucun relevé ne compte trois ensembles structuraux supérieurs, alors qu'il y en avait 14 sur les 32 décrits. Une observation plus étendue de cette forêt sur relief plat a confirmé l'absence du 3ème niveau arborescent qui apparaît, cependant, avec l'accusation du relief en bordure de cette même zone.

Les valeurs de la surface terrière, de 23m<sup>2</sup>/ha à 52.5 m<sup>2</sup>/ha, et du volume, de 28 à 72 m<sup>3</sup>/1200m<sup>2</sup> (Tableau 22) montrent la grande variabilité imposée par le cycle sylvigénétique, l'effet de la pente étant cette fois éliminé.

TABLEAU 22.- Variation de la surface terrière et du volume entre 6 relevés contigus d'une forêt sur relief plat (Zone 3, Amazonie du Pará ).

| Relevé n°              | ! 1     | ! 2     | ! 3     | ! 4     | ! 5     | ! 6     | ! Moyenne      |
|------------------------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|----------------|
| Surface                |         |         |         |         |         |         |                |
| terrière               | ! 52.45 | ! 29.63 | ! 32.98 | ! 23.26 | ! 29.98 | ! 33.23 | ! <u>33.59</u> |
| m <sup>2</sup> /ha     | !       | !       | !       | !       | !       | !       | !              |
| Volume                 | ! 72    | ! 47.5  | ! 55.5  | ! 28    | ! 45    | ! 49.5  | ! <u>49.5</u>  |
| m <sup>3</sup> /1200ha |         |         |         |         |         |         |                |

Cette variabilité apparaît moins nettement dans les relevés morpho-structuraux (tableau 23). La grande constance des niveaux sous-jacents contraste avec la variabilité des paramètres quantitatifs. La relative homogénéité architecturale des ensembles arborescents moyens, arbustifs et herbacés, évaluée en nombre d'hoplexols, souligne encore le fait qu'ils sont rapidement mis en place lors des processus de cicatrisation du chablis et pleinement constitués, dès la réalisation du premier ensemble structural supérieur, c'est-à-dire dès la première phase d'homéostasie, définie par HALLE et al. (1978), qui correspond au développement total des arbres pionniers.

TABLEAU 23.- Variation de l'architecture des ensembles arborescents supérieurs et du nombre d'hoplexols dans une forêt sur relief plat (Zone 3, Amazonie du Pará).

| N° du relevé                   | 1  | 2  | 3  | 4  | 5  | 6  |
|--------------------------------|----|----|----|----|----|----|
| Nombre d'ensembles structuraux |    |    |    |    |    |    |
| au-dessus de 15m               | 2  | 2  | 2  | 1  | 2  | 2  |
| Nombre d'hoplexols :           |    |    |    |    |    |    |
| Niveau arborescent supérieur   | 2  | 2  | 2  | 1  | 2  | 2  |
| Niveau arborescent moyen       | 2  | 2  | 2  | 2  | 2  | 2  |
| Niveau arbustif                | 4  | 4  | 4  | 4  | 4  | 5  |
| Niveau arbustif et herbacé     | 9  | 8  | 8  | 8  | 8  | 9  |
| Total                          | 17 | 16 | 16 | 15 | 16 | 18 |

### TROISIEME EXEMPLE : UNE FORET SUR AFFLEUREMENTS ROCHEUX

En annexe du présent chapitre, nous présenterons une forêt qui se distingue des précédentes par des affleurements rocheux abondants dans toutes les parcelles étudiées ; il ne s'agira donc pas ici de dégager l'effet de la pente, mais d'appréhender l'effet des affleurements rocheux sur l'architecture forestière.

#### 1. TOPOGRAPHIE

Cette forêt est située sur la rive gauche du Tocantins (figure 1A, zone 4). Le relief est bien marqué, les pentes sont fortes (40 %) et courtes (70-80 m) ; les bas-fonds au sol sableux sont inondés plusieurs mois par an par la crue d'un affluent du Tocantins.

#### 2. COMPOSITION FLORISTIQUE

Le tableau 24 présente le recensement par famille de tous les individus de circonférence égale ou supérieure à 0.05m sur 0.48 hectare. 34 familles se répartissent en 1035 individus. La famille des Leguminosae est, comme pour les zones 1 et 3, largement majoritaire.

TABLEAU 24.- Recensement des familles végétales dans la zone 4, Amazonie du Pará (individus de circonférence égale ou supérieure à 0,05m) , sur 0,48 ha.

|                  |               |                 |    |
|------------------|---------------|-----------------|----|
| Leguminosae      | 271 (26.18 %) | Rubiaceae       | 12 |
| Sapindaceae      | 86 ( 8.31 %)  | Lauraceae       | 12 |
| Meliaceae        | 82 ( 7.92 %)  | Olacaceae       | 9  |
| Myrtaceae        | 82 ( 7.92 %)  | Boraginaceae    | 8  |
| Flacourtiaceae   | 79 ( 7.63 %)  | Bombacaceae     | 6  |
| Lecythidaceae    | 70 ( 6.76 %)  | Quiinaceae      | 6  |
| Rutaceae         | 68            | Simaroubaceae   | 5  |
| Annonaceae       | 37            | Apöcynaceae     | 2  |
| Burseraceae      | 30            | Combretaceae    | 2  |
| Bignoniaceae     | 25            | Tiliaceae       | 2  |
| Sapotaceae       | 24            | Guttiferae      | 2  |
| Chrysobalanaceae | 23            | Loganiaceae     | 2  |
| Violaceae        | 21            | Araliaceae      | 1  |
| Sterculiaceae    | 19            | Elaeocarpaceae  | 1  |
| Moraceae         | 17            | Euphorbiaceae   | 1  |
| Nyctaginaceae    | 15            | Hippocrateaceae | 1  |
| Monimiaceae      | 13            | Verbenaceae     | 1  |

Les arbres de la voûte forestière de diamètre égal ou supérieur à 0.4m, relevés sur 0.96 hectare (Tableau 25), sont au nombre de 60 répartis en 13 familles où dominent les Leguminosae avec 32 arbres qui couvrent plus de 25 % de la surface terrière et les Lecythidaceae qui, avec seulement 7 arbres, représentent 21 % de la surface terrière.

TABLEAU 25.- Répartition des familles végétales dans la voûte forestière de la zone 4 (arbres de diamètre égal ou supérieur à 0.04m), sur 0.96ha.

| Nombre<br>d'individus | Famille          | Surface<br>terrière<br>m <sup>2</sup> /0.96ha | % de la surface terrière<br>calculée à 0.05m de<br>circonférence. |
|-----------------------|------------------|-----------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------|
| 32                    | Leguminosae      | 9.4                                           | 25.6 %                                                            |
| 7                     | Lecythidaceae    | 7.8                                           | 21.36 %                                                           |
| 5                     | Burseraceae      | 1.1                                           | 3 %                                                               |
| 2                     | Sterculiaceae    | 0.9                                           | 2.4 %                                                             |
| 4                     | Bignoniaceae     | 0.9                                           | 2.4 %                                                             |
| 2                     | Meliaceae        | 0.6                                           | 1.6 %                                                             |
| 1                     | Caryocaraceae    | 0.4                                           | 1 %                                                               |
| 2                     | Chrysobalanaceae | 0.35                                          | 0.9 %                                                             |
| 1                     | Moraceae         | 0.3                                           | 0.7 %                                                             |
| 1                     | Anacardiaceae    | 0.2                                           | 0.6 %                                                             |
| 1                     | Lauraceae        | 0.2                                           | 0.5 %                                                             |
| 1                     | Apocynaceae      | 0.2                                           | 0.5 %                                                             |
| 1                     | Tiliaceae        | 0.15                                          | 0.4 %                                                             |
| -----                 |                  | -----                                         |                                                                   |
| 60                    |                  | 22.50 m <sup>2</sup> /0.96ha                  | (61 %)                                                            |

### 3. ARCHITECTURE ET PARAMETRES QUANTITATIFS

Contrairement à la zone 1, située également sur un relief accentué, qui présentait de nombreux relevés à trois ensembles structuraux au-dessus de 15m, cette forêt sur affleurements rocheux ne réalise que des architectures à deux ensembles structuraux supérieurs. La hauteur sur les 8 relevés ne dépasse pas 32 m, et exceptés les relevés 4 et 5 correspondant à de plus jeunes stades du cycle sylvigénétique où elle est plus faible (23 et 22m), elle est en moyenne de 28m.

Or, la valeur moyenne de la surface terrière est élevée (38m<sup>2</sup>/ha) et traduit la présence d'arbres de fort diamètre (4 arbres de diamètre supérieur à 1.2m sur 0.96ha). Ainsi, le pourcentage de la surface terrière

représenté par les arbres de diamètre égal ou supérieur à 0.4m atteint presque 61 % (alors qu'il n'était que de 56 % dans la zone 1 et de 45% dans la zone 3).

Le tableau 26 montre que la variation de la surface terrière obtenue pour les différents relevés reste faible : elle est inférieure à 35 % de la plus grande valeur, alors qu'elle atteignait 67.5 % pour la zone 1 et 55.6 % pour la zone 3. Le volume moyen des arbres, calculé pour chaque hoplexol selon la formule de DAWKINS (1961), est de 53m<sup>3</sup>/1200m<sup>2</sup> ; cette valeur faible du volume, considérée la forte surface terrière, résulte de la hauteur réduite de cette forêt.

TABLEAU 26.- Valeurs de la surface terrière (St) et de la hauteur (h) dans une forêt sur affleurements rocheux (zone 4, Amazonie du Pará).

|                       | Sommet | Haut de pente | Pente | Bas-fond |
|-----------------------|--------|---------------|-------|----------|
|                       | 1      | 2             | 3     | 4        |
| St m <sup>2</sup> /ha | 37.65  | 34.66         | 40.25 | 35.07    |
| h m                   | 26     | 28            | 32    | 23       |
|                       | 5      | 6             | 7     | 8        |
| St m <sup>2</sup> /ha | 31.29  | 45.47         | 41.93 | 38.93    |
| h m                   | 22     | 28            | 28    | 28       |

Fort développement du peuplement arborescent évalué en surface terrière dont la variation est relativement faible d'un relevé à l'autre, hauteur modeste des arbres qui ne constituent que deux ensembles structuraux au-dessus de 15m, telles sont les caractéristiques de cette forêt sur affleurements rocheux. La faible variation de la surface terrière peut être reliée à la hauteur réduite des arbres qui, à leur mort, provoquent des trouées d'extension moindre.

La hauteur limitée des plus grands arbres qui, comme Bertholletia excelsa, atteignent fréquemment et dépassent 45m en d'autres secteurs forestiers, réduit l'espace sous la couronne et empêche la réalisation d'un troisième ensemble structural au-dessus de 15m. Cette absence d'un ensemble arborescent contribue également, dans une certaine mesure, à réduire la variation des paramètres quantitatifs : les arbres traumatisés et brisés par

la chute de l'arbre dominant seront moins nombreux, l'impact sur les ensembles inférieurs sera moins sensible.

## EN CONCLUSION

Nous avons tout d'abord analysé la variabilité architecturale d'un secteur forestier homogène au plan du relief et de la floristique (Zone 1), les 32 relevés se répartissant dans une aire d'une dizaine d'hectares. La confrontation avec une forêt sur relief plat nous a permis d'éliminer le facteur pente et de ne considérer alors que le seul effet du cycle sylvigénétique.

Nous retiendrons trois points :

- 1) Le déroulement du cycle sylvigénétique impose à la forêt son organisation en mosaïque de parcelles de différentes architectures qui correspondent aux phases de cicatrisation des chablis, et entraîne une variation des paramètres quantitatifs, les relevés étant effectués à l'échelle du phytoplexion, c'est-à-dire de l'unité de végétation stratifiée.
- 2) L'effet du modelé, sensible au niveau des pentes à forte déclivité et des secteurs de microrelief accidenté, module le cycle sylvigénétique en limitant la fréquence de réalisation des grands arbres. Cet effet de la déclivité s'exerce directement sur l'enracinement de l'arbre en provoquant un déséquilibre entre les parties amont et aval, indirectement en exposant plus au vent les couronnes des arbres dégagées de la voûte forestière ; il en résulte une plus grande instabilité de l'arbre situé sur pente accentuée. OLDEMAN (1974a), HARTSHORN (1978), BONNIS (1980), montrent que les chablis sont plus fréquents au niveau des ruptures de pente. Récemment, LOVEJOY et al. (1983) soulignent le rôle des vents dominants dans les chutes d'arbres en région d'Amazonie centrale.

Une forêt sur affleurement rocheux, floristiquement semblable aux autres forêts de la région du Tocantins, s'en distingue par une plus faible hauteur des arbres dont le développement, en surface terrière, peut néanmoins être important. Dans des conditions d'enracinement plus difficiles, la stratégie des arbres serait de réduire la hauteur. Il est d'ailleurs délicat, dans ce cas, de savoir si les affleurements rocheux augmentent réellement

l'instabilité de l'arbre : les racines se fraient un passage entre les blocs rocheux qu'elles contournent et finalement, dans une certaine mesure, elles fixent l'arbre à la roche. C'est peut-être plus au niveau des réserves en eau disponible d'un substrat rocheux qu'il faut rechercher les causes de cette plus faible hauteur de la forêt.

3) L'architecture des ensembles arbustifs du sous-bois est relativement constante : ils sont rapidement mis en place lors des processus de cicatrisation et réagissent peu à la pente ou aux variations de l'architecture des niveaux arborescents supérieurs. Soulignons que, si l'architecture du sous-bois ne varie pas sensiblement en fonction de la pente, les espèces - comme le montre la distribution des palmiers - y sont sensibles. Il y a donc, suivant les positions topographiques, une substitution d'espèces d'exigences écologiques différentes qui réalisent, cependant, des architectures voisines.

Il semble bien qu'une architecture "minimale" avec un seul ensemble arborescent supérieur réalisé assure les conditions "d'homéostasie" du sous-bois. Nous pouvons d'ores et déjà penser que les sous-bois des forêts tropicales ne montreront pas de grandes variations architecturales.

Photo 1 : De jeunes Cecropia dans un chablis. Amazonie du Pará (zone 1)

Photo 2 : Le palmier Iriartes exorrhiza (hauteur 20 m) dans une trouée forestière sur forte pente.

Photo 3 : Le long des ravines, la végétation, pour l'observateur non averti, donne l'impression d'être secondarisée.

#### LES PALMIERS DES FORETS DES MARGES DU TOCANTINS, AMAZONIE DU PARA

Photo 4 : Astrocaryum munbaca (hauteur 6 m). Ce palmier constitue le plus souvent des touffes (Chapitre 5). (F.K. 525, 533, 606, 607 INPA-Ecologia, Manaus).

Photo 5 : Bactris humilis (hauteur 3m). A la base du court stipe (0.5 m), un 2ème axe est initié. (F.K. 523, 574, INPA-Ecologia).

Photo 6 : Oenocarpus bacaba (hauteur 20 m). (F.K. 603 INPA-Ecologia).

Photo 7 : Syagrus inajai (hauteur 7 m). (F.K. 593, 602, 604 INPA-Ecologia)

Photo 8 : Bactris elegans (hauteur 2 m). (F.K. 524, 530, 531, 590, 608 INPA Ecologia)

Photo 9 : Attalea regia (hauteur 15 m)

Photo 10: Geonoma deversa (hauteur 2m). (F.K. 592, 595, INPA-Ecologia).







## CHAPITRE 4

### ARCHITECTURE FORESTIÈRE ET SÉQUENCE TOPOGRAPHIQUE

#### REMARQUE PRELIMINAIRE

-----

L'effet de la pente interfère sur le cycle sylvigénétique en réduisant la fréquence de réalisation de l'édifice arborescent. L'objectif du présent Chapitre est de caractériser, pour les différents sites topographiques, "l'architecture optimale réalisable" qui correspond au stade du plus fort développement des arbres.

Afin de limiter la variabilité due au cycle sylvigénétique, les relevés ont été systématiquement effectués dans des sites de belle forêt, sous les arbres bien développés ; nous verrons d'ailleurs qu'il n'est guère possible de l'éliminer totalement.

#### EXEMPLE EN AMAZONIE CENTRALE

La forêt étudiée est située à 45 km de Manaus, sur la route Manaus-Boa Vista (Figure 1B).

Des plateaux plus ou moins étroits se terminent par des pentes raides qui aboutissent dans des bas-fonds hydromorphes bien caractéristiques, le plus souvent après un replat assez long (80-100m) où le sol devient plus sableux (figure 20).

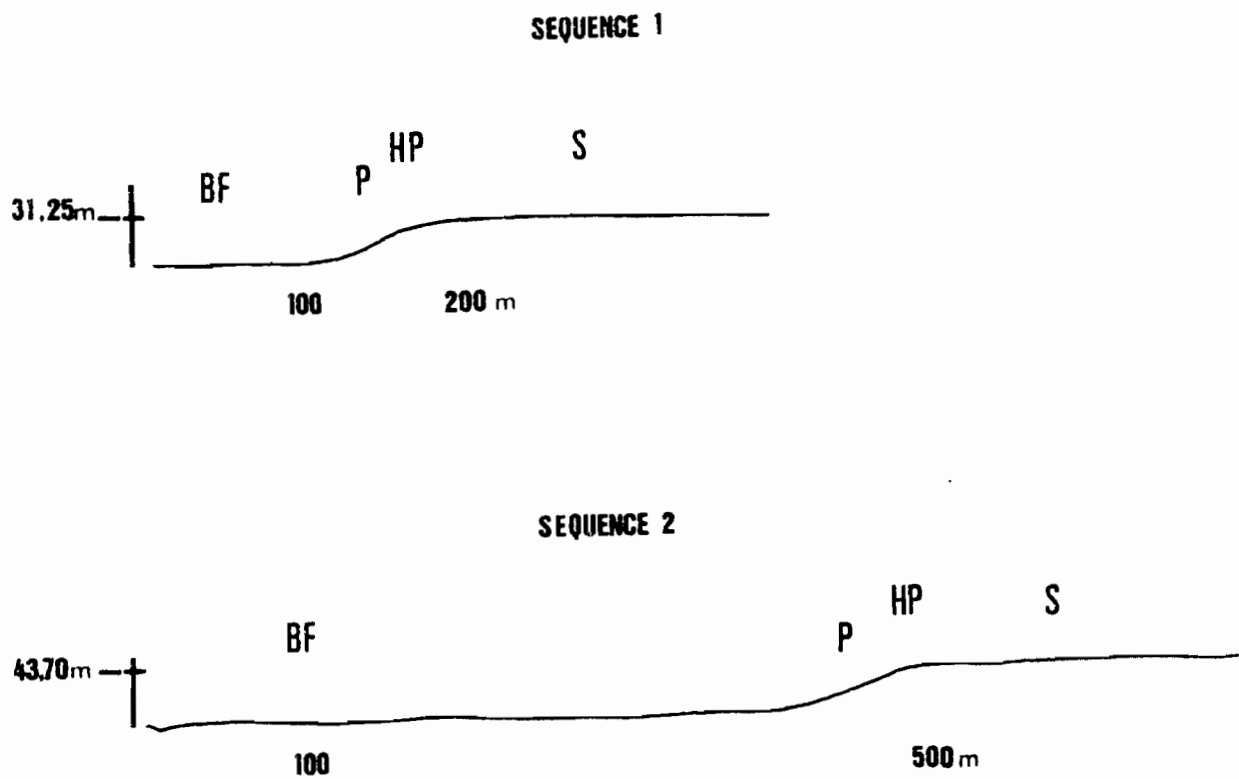
Quatre toposéquences ont été décrites par des relevés morpho-structuraux disposés en sommet, haut de pente et bas-fond.

#### 1. LES ENSEMBLES ARBORESCENTS SUPERIEURS

---

##### a) Les relevés de sommet (tableau 27)

- Séquence 1 : 3 hoplexols constitués par les feuillages de 3 ensembles d'arbres ; 2 ensembles structuraux réalisés (paliphyse<sup>n</sup> et paliphyse<sup>n-2</sup>) (29) et un ensemble intermédiaire en cours de réalisation (propaliphyse<sup>n-1</sup>).

**FIG. 20**

PROFILS TOPOGRAPHIQUES DES SEQUENCES 1 et 2 (dressés par A. CHAUVEL)

**S : SOMMET**  
**HP : HAUT DE PENTE**  
**P : PENTE**  
**BF : BAS-FOND HYDROMORPHE**

TABLEAU 27.- Les relevés de sommet. Amazonie Centrale

| 1       |       |                                                  | 2     |                                                  |  |
|---------|-------|--------------------------------------------------|-------|--------------------------------------------------|--|
| NIV.    | 35m   | Paliphyse <sup>n</sup>                           | 40m   | Paliphyse <sup>n</sup>                           |  |
| ARB.    | 26m   | Propaliphyse <sup>n-1</sup>                      | 30m   | Paliphyse <sup>n-1, n</sup>                      |  |
|         | 22m   | Paliphyse <sup>n-1</sup>                         | 22m   | Pali <sup>n-1</sup> -Propaliphyse <sup>n-2</sup> |  |
| NIV.    | 16m   | Prophyse, phase paliphysée                       | 17m   | Pali-Prophyse                                    |  |
| ARB.    | 13m   | Prophyse                                         | 13m   | Prophyse                                         |  |
| MOYEN   | 11m   | Prophyse                                         |       |                                                  |  |
|         | 8m    | Styla-Prophyse                                   | 9m    | Styla-Prophyse, phase monophysée                 |  |
| NIV.    | 6m    | Styla-Prophyse                                   | 6m    | Pro-Stylagé, phase monophysée                    |  |
| ARB.    | 4.5m  | Prophyse-Stylagé                                 | 4m    | Pro-Stylagé, phase monophysée                    |  |
|         | 3.5m  | Pro-Stylagé, monophysé                           | 3m    | Styla-Pro-Monophyse                              |  |
|         | 2.2m  | Pro-Monophyse                                    | 2.2m  | Mono-Pro-Stylagé                                 |  |
|         | 1.4m  | Pro-Stylagé, monophysé                           | 1.6m  | Stylagé, prophysé, phase monophysée              |  |
| NIV.    | 1m    | Pro-Stylagé                                      | 1.2m  | Pro-Stylagé, phase monophysée                    |  |
| ARBUS.  | 0.6m  | Pro-Stylagé                                      | 0.8m  | Pro-Stylagée, phase kortodée, phase gramen       |  |
| INF.    | 0.3m  | Néo-Stylagé, phase kortodée                      | 0.5m  | Pro-Stylagé, kortodé.                            |  |
| ET      | 0.2m  | Néo-Stylagé, phase kortodée                      | 0.3m  | Néo-Stylagé                                      |  |
| Herb.   | 0.08m | Stylagé, phase néophytique                       | 0.2m  | Néo-Stylagé                                      |  |
|         | 0.04m | Nécrophytion-Stylagé                             | 0.03m | Nécrophytion-Stylagé                             |  |
| 3       |       |                                                  | 4     |                                                  |  |
| NIV.    | 26m   | Propali-Paliphyse <sup>n</sup>                   | 40m   | Paliphyse <sup>n</sup>                           |  |
| ARB.    | 20m   | Propaliphyse, phase paliphysée <sup>n-1, n</sup> | 30m   | Paliphyse <sup>n-1</sup> , phase dendrigée       |  |
| SUP.    |       |                                                  | 23m   | Paliphyse <sup>n-2</sup> , prophysé              |  |
| NIV.    | 14m   | Prophyse                                         | 17m   | Prophyse, propaliphyse                           |  |
| ARB.    |       |                                                  | 12m   | Styla-Prophyse                                   |  |
| MOYEN   |       |                                                  |       |                                                  |  |
|         | 8m    | Prophyse                                         | 8m    | Styla-Prophyse                                   |  |
| NIV.    | 6m    | Styla-Prophyse                                   | 5.5m  | Pro-Stylagé, phase monophysée                    |  |
| ARBUST. | 4.5m  | Prophyse-Stylagé                                 | 4m    | Pro-Stylagé                                      |  |
|         | 3m    | Styla-Pro-Monophyse                              | 3m    | Pro-Mono-Stylagé                                 |  |
|         | 2m    | Styla-Monophyse, prophysée                       | 2.2m  | Pro-Mono-Stylagé                                 |  |
| NIV.    | 1.6m  | Pro-Stylagé                                      | 1.5m  | Pro-Stylagé                                      |  |
| ARB.    | 1.1m  | Pro-Stylagé                                      | 0.9m  | Pro-Stylagé                                      |  |
| INF.    | 0.8m  | Pro-Stylagé                                      | 0.6m  | Pro-Stylagé                                      |  |
| et      | 0.5m  | Pro-Stylagé                                      | 0.4m  | Prophyse-Stylagé                                 |  |
| HERB.   | 0.35m | Néo-Stylagé                                      | 0.25m | Néo-Stylagé                                      |  |
|         | 0.20m | Néo-Stylagé                                      | 0.15m | Néo-Stylagé                                      |  |
|         | 0.08m | Nécro-Stylagé, phase néophytique                 | 0.07m | Néo-Stylagé                                      |  |
|         | 0.03m | Nécrophytion-Stylagé                             | 0.03m | Nécrophytion-Stylagé                             |  |

TABLEAU 28.- Les relevés de haut de pente, Amazonie centrale

| 1       |       |                                                        | 2     |                                                 |  |
|---------|-------|--------------------------------------------------------|-------|-------------------------------------------------|--|
| NIV.    | 35m   | Paliphyse <sup>n</sup>                                 | 35m   | Paliphyse <sup>n</sup>                          |  |
| ARB.    | 24m   | Paliphyse <sup>n-1</sup> , propaliphyse                | 24m   | Paliphyse <sup>n-1</sup>                        |  |
| SUP.    | ----- |                                                        | ----- |                                                 |  |
| NIV.    | 18m   | Propaliphyse                                           | 15m   | Prophyse, phase paliphysée, phase monophysée    |  |
| ARB.    | 12m   | Prophyse, stylagé                                      | 12m   | Prophyse                                        |  |
| MOYEN   | ----- |                                                        | ----- |                                                 |  |
|         | 9m    | Styla-Mono-Prophyse                                    | 10m   | Styla-Pali-Prophyse                             |  |
| NIV.    | 6m    | Styla-Prophyse                                         | 7m    | Stylagé, phase prophysée                        |  |
| ARBUST. | 4.5m  | Styla-Prophyse                                         | 5m    | Pro-Stylagé, phase monophysée                   |  |
|         | 3m    | Pro-Stylagé, monophysé                                 | 3m    | Styla-Monophyse                                 |  |
|         | 2.5m  | Styla-Pro-Monophyse                                    | 2.5m  | Styla-Monophyse                                 |  |
|         | ----- |                                                        | ----- |                                                 |  |
|         | 1.8m  | Styla-Pro-Monophyse                                    | 1.8m  | Pro-Stylagé, monophysé                          |  |
| NIV.    | 1m    | Pro-Stylagé, phase monophysée                          | 1.3m  | Promono-Pro-Stylagé                             |  |
| ARBUST. | 0.7m  | Pro-Stylagé, phase kortodée                            | 0.9m  | Pro-Stylagé, promonophysé                       |  |
| INF.    | 0.4m  | Korto-Prophyse-Stylagé                                 | 0.6m  | Pro-Stylagé, promonophysé                       |  |
| et      | 0.2m  | Néo-Stylagé, phase kortodée                            | 0.3m  | Néo-Stylagé, phase kortodée                     |  |
| HERB.   | 0.10m | Stylagé, néophytique                                   | 0.2m  | Néo-Stylagé, phase kortodée                     |  |
|         | 0.03m | Stylagé, nécrophytion                                  | 0.03m | Nécrophytion-stylagé                            |  |
|         |       |                                                        |       |                                                 |  |
|         | 3     |                                                        | 4     |                                                 |  |
| NIV.    | 30m   | Propaliphyse <sup>n</sup>                              | 30m   | Paliphyse <sup>n</sup>                          |  |
| ARB.    | 22m   | Propaliphyse <sup>n-1</sup> , paliphyse <sup>n-1</sup> | 22m   | Paliphyse <sup>n-1, n</sup> , prophysé          |  |
| SUP.    | ----- |                                                        | ----- |                                                 |  |
| NIV.    | 16m   | Prophyse, paliphysé                                    | 16m   | Pro-Paliphyse                                   |  |
| ARB.    | 12m   | Prophyse, stylagé                                      | 12m   | Styla-Prophyse                                  |  |
| MOYEN   | ----- |                                                        | ----- |                                                 |  |
| NIV.    | 8m    | Styla-Prophyse                                         | 9m    | Styla-Prophyse                                  |  |
| ARBUST. | 5.5m  | Styla-Prophyse, monophysé                              | 6m    | Pro-Stylagé, phase monophysée                   |  |
|         | 4m    | Styla-Prophyse, monophysé                              | 4.5m  | Pro-Stylagé, phase paliphysée, phase monophysée |  |
|         | 3m    | Pro-Mono-Stylagé                                       | 3m    | Pro-Monophyse-Stylagé                           |  |
|         | 2m    | Pro-Mono-Stylagé                                       | 2.5m  | Prophyse-Stylagé, monophysé                     |  |
|         | ----- |                                                        | ----- |                                                 |  |
| NIV.    | 1.5m  | Pro-Stylagé, monophysé                                 | 2m    | Promono-Prophyse-Stylagé                        |  |
| ARBUST. | 1m    | Promono-Pro-Stylagé                                    | 1.5m  | Promono-Prophyse-Stylagé                        |  |
| INF.    | 0.6m  | Pro-Stylagé, promonophysé                              | 1.1m  | Promono-Pro-Stylagé                             |  |
| et      | 0.45m | Pro-Stylagé                                            | 0.8m  | Promono-Pro-Stylagé                             |  |
| HERB.   | 0.3m  | Néo-Stylagé, phase nécrophytique                       | 0.5m  | Pro-Stylagé                                     |  |
|         | 0.15m | Néo-Stylagé, phase nécrophytique                       | 0.35m | Néophytion-Stylagé                              |  |
|         | 0.04m | Nécrophytion-Stylagé                                   | 0.20m | Néo-Stylagé                                     |  |
|         |       |                                                        | 0.1m  | Néo-Stylagé                                     |  |
|         |       |                                                        | 0.03m | Nécrophytion-Stylagé.                           |  |

TABLEAU 29.- Les relevés de pente, Amazonie centrale.

| 1       |       |                                                     | 2     |                                                |  |
|---------|-------|-----------------------------------------------------|-------|------------------------------------------------|--|
| NIV.    | 32m   | Paliphyse <sup>n</sup>                              | 28m   | Paliphyse <sup>n</sup>                         |  |
| ARB.    | 24m   | Propali <sup>n-1</sup> -Paliphyse <sup>n-1, n</sup> | 22m   | Pro-Dendrigé, paliphyse <sup>n</sup>           |  |
| SUP.    | ----- |                                                     | ----- |                                                |  |
| NIV.    | 16m   | Propaliphyse                                        | 15m   | Pro-Paliphyse                                  |  |
| ARB.    | 14m   | Styla-Prophyse                                      |       |                                                |  |
| MOYEN   | ----- |                                                     | ----- |                                                |  |
|         | 10m   | Styla-Prophyse                                      | 9m    | Styla-Prophyse                                 |  |
| NIV.    | 8m    | Styla-Prophyse                                      | 6m    | Styla-Prophyse, stigme monophysé               |  |
| ARBUST. | 5m    | Styla-Prophyse                                      | 4m    | Styla-Prophyse, phase monophysée               |  |
|         | 3.5m  | Styla-Prophyse, phase monophysée                    | 2.5m  | Styla-Pro-Monophysé                            |  |
|         | 2.5m  | Styla-Monophysé                                     |       |                                                |  |
|         | ----- |                                                     | ----- |                                                |  |
| NIV.    | 1.7m  | Pro-Stylagé                                         | 1.5m  | Pro-Stylagé, phase promonophysée               |  |
| ARBUST. | 1.2m  | Pro-Stylagé, phase promonophysée                    | 1m    | Pro-Stylagé, phase promonophysée               |  |
| INF.    | 0.6m  | Pro-Stylagé, gramen                                 | 0.6m  | Pro-Stylagé, phase kortodée                    |  |
| et      | 0.4m  | Gramo-Stylagé, néophytique                          | 0.35m | Néo-Stylagé, phase néomonophysée               |  |
| HERB.   | 0.1m  | Nécro-Stylagé, néophytique                          | 0.15m | Néo-Stylagé, phase néomonophysée               |  |
|         | 0.04m | Nécro-Stylagé                                       | 0.04m | Nécrophytion-Stylagé                           |  |
|         | ----- |                                                     | ----- |                                                |  |
|         | 3     |                                                     | 4     |                                                |  |
| NIV.    | 30m   | Propaliphyse <sup>n</sup>                           | 30m   | Paliphyse <sup>n</sup>                         |  |
| ARB.    | 25m   | Dendri-Paliphyse <sup>n-1</sup>                     | 22m   | Pali <sup>n</sup> -Propaliphyse <sup>n-1</sup> |  |
| SUP.    | ----- |                                                     | ----- |                                                |  |
| NIV.    | 18m   | Pro-Paliphyse                                       | 15m   | Prophyse                                       |  |
| ARB.    | 14m   | Prophyse, paliphysé                                 |       |                                                |  |
| MOYEN   | ----- |                                                     | ----- |                                                |  |
| NIV.    | 9m    | Styla-Prophyse                                      | 10m   | Styla-Prophyse                                 |  |
| ARBUST. | 6m    | Styla-Prophyse                                      | 6m    | Styla-Prophyse                                 |  |
|         | 4m    | Styla-Prophyse, monophysé                           | 4m    | Monophysé-Stylagé, prophysé                    |  |
|         | 2m    | Pro-Monophysé-Stylagé                               | 2.5m  | Pro-Monophysé-Stylagé                          |  |
|         | ----- |                                                     | ----- |                                                |  |
| NIV.    | 1.5m  | Prophyse-Stylagé                                    | 1.8m  | Pro-Monophysé-Stylagé                          |  |
| ARBUST. | 0.9m  | Prophyse-Stylagé                                    | 1.3m  | Pro-Stylagé, promonophysé                      |  |
| INF.    | 0.6m  | Pro-Stylagé                                         | 0.8m  | Pro-Stylagé, promonophysé                      |  |
| et      | 0.4m  | Pro-Stylagé, néomonophysé                           | 0.4m  | Pro-Stylagé                                    |  |
| HERB.   | 0.3m  | Néo-Stylagé, néomonophysé                           | 0.25m | Néo-Stylagé                                    |  |
|         | 0.15m | Nécro-Stylagé, phase néophytique                    | 0.10m | Néo-Stylagé                                    |  |
|         | 0.05m | Nécrophytion-Stylagé                                | 0.04m | Nécrophytion-Stylagé                           |  |

TABLEAU 30.- Les relevés de bas-fonds hydromorphes, Amazonie centrale

|         | 1     |                                                | 2     |                                             |
|---------|-------|------------------------------------------------|-------|---------------------------------------------|
| NIV.    | 25m   | Propali-Paliphyse <sup>n</sup>                 | 30m   | Paliphyse <sup>n</sup> , monophysé          |
| ARB.    | 20m   | Dendri-Propaliphyse <sup>n-1</sup> , monophysé | 24m   | Paliphyse <sup>n-1</sup> , phase monophysée |
| SUP.    |       | phase paliphysée                               |       |                                             |
|         | ----- |                                                | ----- |                                             |
| NIV.    | 15m   | Mono-Prophyse                                  | 16m   | Dendri-Monophyse, paliphysé <sup>n-1</sup>  |
| ARB.    |       |                                                | 12m   | Monophyse, stigme stylagé                   |
| MOYEN   | ----- |                                                | ----- |                                             |
| NIV.    | 9m    | Mono-Prophyse                                  | 8m    | Pro-ES, monophysé                           |
| ARBUST. | 7m    | ES-Monophyse                                   | 5m    | ES-Pro-Promonophyse                         |
|         | 4.5m  | ES-Promonophyse                                | 3m    | ES-Promonophyse                             |
|         | 3m    | Pro-Mono-ES                                    |       |                                             |
|         | ----- |                                                | ----- |                                             |
|         | 2m    | Promono-ES, prophysé                           | 1.8m  | ES-Promonophyse                             |
| NIV.    | 1.1m  | Promono-ES, prophysé                           | 1m    | Promono-ES                                  |
| ARBUST. | 0.7m  | Pro-Promono-ES                                 | 0.6m  | Néomono-ES, gramen                          |
| INF.    | 0.4m  | Néomono-ES, kortodé                            | 0.3m  | Néomono-ES, nécrophytique                   |
| et      | 0.2m  | Néomono-Néo-ES                                 | 0.15m | Nécro-ES, néomonophyse                      |
| HERB.   | 0.1m  | Nécrophytion-ES                                | 0.03m | Nécrophytion-ES                             |
|         | 0.05m | Nécrophytion-ES                                |       |                                             |
|         | 3     |                                                | 4     |                                             |
| NIV.    | 30m   | Paliphyse <sup>n</sup> , phase monophysée      | 25m   | Paliphyse <sup>n</sup> , monophysé          |
| ARB.    | 22m   | Dendri-Paliphyse <sup>n-1</sup> , n            | ----- |                                             |
| SUP.    | ----- |                                                | 18m   | Pro-Pali-Monophyse                          |
| NIV.    | 16m   | Pro-Paliphyse, monophysé                       | 12m   | Monophyse, propaliphysé                     |
| ARB.    | 13m   | Pro-Monophyse                                  |       |                                             |
| MOYEN   | ----- |                                                | ----- |                                             |
| NIV.    | 7m    | ES-Monophyse                                   | 6m    | ES-Promono-Prophyse                         |
| ARBUST. | 5m    | Pro-Monophyse-ES                               | 4.5m  | Promono-Pro-ES                              |
|         | 3m    | Pro-Monophyse-ES                               | 3m    | Promono-Pro-ES                              |
|         | ----- |                                                | ----- |                                             |
| NIV.    | 2m    | Pro-Monophyse-ES                               | 2m    | Pro-Promonophyse-ES                         |
| ARBUST. | 1.5m  | Pro-ES                                         | 1.3m  | Prophyse-ES, promonophyse                   |
| INF.    | 1m    | Pro-ES                                         | 0.9m  | Pro-Promono-ES                              |
| et      | 0.7m  | Néomono-Gramen                                 | 0.6m  | Korto-Gramen                                |
| HERB.   | 0.4m  | Néomono-Gramen                                 | 0.35m | Gramo-Néo-ES                                |
|         | 0.2m  | Néomonophyse-Néophytion-ES                     | 0.2m  | Gramo-Néo-ES                                |
|         | 0.12m | Néomono-Néo-ES                                 | 0.1m  | Néo-ES                                      |
|         | 0.05m | Nécro-ES                                       | 0.02m | Nécrophytion-ES                             |

ES = Stipiagé + Stylagé

- Séquence 2 : même organisation, mais cette fois, c'est l'ensemble inférieur qui est en cours de réalisation parmi les feuillages bas de l'ensemble structural n-1.

- Séquence 3 : 2 hoplexols au-dessus de 14m. L'hoplexol supérieur est constitué par un ensemble structural en cours de réalisation (propali-) et par un ensemble réalisé (paliphyse<sup>n</sup>). L'hoplexol inférieur comprend les feuillages bas du précédent et ceux d'un ensemble structural n-1 dont certains éléments sont réalisés, d'autres en cours de réalisation.

- Séquence 4 : 3 hoplexols formés par les feuillages de trois ensembles structuraux. Dans l'hoplexol inférieur, des feuillages d'arbres d'avenir se mêlent à ceux d'arbres du présent.

Trois relevés de sommet sur quatre présentent trois hoplexols au niveau arborescent supérieur constitués par les feuillages de trois ensembles verticaux d'arbres du présent réalisés ou en cours de réalisation ; un seul relevé n'est constitué que par deux hoplexols avec seulement deux ensembles structuraux.

b) Les relevés de haut de pente (tableau 28)

Les quatre relevés présentent deux hoplexols supérieurs avec deux ensembles structuraux. Dans les séquences 1 et 3, l'hoplexol inférieur est composé par un ensemble en cours de réalisation. Dans la séquence 4, l'hoplexol inférieur comprend également des feuillages d'arbres d'avenir et la base des feuillages de l'ensemble structural supérieur.

c) Les relevés de pente (tableau 29)

- Séquences 1, 3 et 4 : les deux hoplexols sont respectivement constitués par deux ensembles structuraux ; dans le relevé de la séquence 4, l'ensemble inférieur est en cours de formation parmi les bases des feuillages des arbres du présent dominants.

- Séquence 2 : un seul ensemble structural s'étend dans les deux hoplexols, avec, à sa base, des feuillages d'arbres d'avenir.

d) Les relevés de bas-fonds hydromorphes (tableau 30)

- Séquence 1 : L'hoplexol supérieur est constitué des feuillages d'un ensemble structural réalisé et d'un ensemble en cours de réalisation. L'hoplexol inférieur comprend les feuillages d'un ensemble en cours de réalisation, des palmiers et des branches basses et feuillages de l'ensemble structural supérieur.

- Séquence 2 : Les deux hoplexols sont respectivement constitués des feuillages d'un ensemble structural réalisé et de palmiers.

- Séquence 3 : L'hoplexol supérieur est composé par des feuillages d'arbres du présent et quelques palmiers qui dominent la végétation ; l'hoplexol inférieur, par les feuillages d'un second ensemble du présent parmi les branches maîtresses (dendrigé) de l'ensemble supérieur.

- Séquence 4 : Ce relevé ne présente qu'un hoplexol au-dessus de 18 mètres composé d'arbres du présent et de palmiers.

2. LES ENSEMBLES SOUS-JACENTS

Au niveau arborescent moyen, entre 8-10 et 14-16m, un ensemble structural réalisé ou en cours de réalisation est décrit dans la plupart des relevés. Ce niveau est envahi par les palmiers dans les bas-fonds hydromorphes.

Au niveau arbustif, entre 1.5-2 et 8-10m, ce sont les palmiers qui dominent. Les Dicotylédones sont représentées par des jeunes arbres ; les arbustes du présent n'apparaissent que dans deux relevés de haut de pente (tableau 28):

- Séquence 2 : 7/10m Styla-Pali-Prophyse

- Séquence 4 : 4.5/6m Pro-Stylagé, phase paliphysée, phase monophysée.

Le tableau 31 récapitule le nombre d'hoplexols de cette forêt. Le site de haut de pente se distingue par la constance des relevés. Le nombre d'hoplexols arbustifs égal à 5 en sommet et haut de pente diminue en pente et bas-fond. Celui du niveau inférieur varie en fonction de l'abondance des "plantules" : certains relevés présentent un hoplexol supplémentaire entre 0.02-0.03m et 0.08-0.1m (figure 21A) ; le développement et l'abondance des plantes herbacées et des jeunes palmiers provoquent, au contraire, une diminution du nombre d'hoplexols (figure 21B).

TABLEAU 31.- Nombre d'hoplexols des forêts d'Amazonie centrale

|                              | SOMMET |    |    |    | HAUT DE PENTE |    |    |    |
|------------------------------|--------|----|----|----|---------------|----|----|----|
| Niveau arborescent supérieur | 3      | 3  | 2  | 3  | 2             | 2  | 2  | 2  |
| Niveau arborescent moyen     | 3      | 2  | 1  | 2  | 2             | 2  | 2  | 2  |
| Niveau arbustif              | 5      | 5  | 5  | 5  | 5             | 5  | 5  | 5  |
| Niveau arb.inf.et herbacé    | 7      | 7  | 8  | 8  | 7             | 7  | 7  | 9  |
| TOTAL                        | 18     | 17 | 16 | 18 | 16            | 16 | 16 | 18 |

|                              | PENTE |    |    |    | BAS-FOND |    |    |    |
|------------------------------|-------|----|----|----|----------|----|----|----|
| Niveau arborescent supérieur | 2     | 2  | 2  | 2  | 2        | 2  | 2  | 1  |
| Niveau arborescent moyen     | 2     | 1  | 2  | 1  | 1        | 2  | 2  | 2  |
| Niveau arbustif              | 5     | 4  | 4  | 4  | 4        | 3  | 3  | 3  |
| Niveau arb.inf.et herbacé    | 6     | 6  | 7  | 7  | 7        | 6  | 8  | 8  |
| TOTAL                        | 15    | 13 | 15 | 14 | 14       | 13 | 15 | 14 |

### 3. EN CONCLUSION

Seuls les relevés de sommet présentent trois ensembles structuraux au-dessus d'une quinzaine de mètres, alors que, dans les autres positions topographiques, les relevés n'ont que deux ensembles structuraux réalisés au-dessus de cette même limite.

Les relevés de sommet et de haut de pente sont constitués de 16 à 18 hoplexols,, les relevés de pente et de bas-fond ne dépassent pas 15 hoplexols (tableau 31).

Nous avons évité les jeunes phases du cycle sylvigénétique et décrit, au contraire, des architectures bien réalisées : il est clair que la forêt sur sommet peut ne présenter qu'un seul ensemble structural arborescent. Notre but n'était pas ici d'appréhender la variabilité architecturale de la forêt, mais de cerner l'architecture optimale réalisable pour chaque position topographique. Néanmoins, force est de constater que nous n'avons pu échapper à la variabilité imposée par le cycle sylvigénétique.

## FIGURE 21.-

- A - L'abondance des "plantules" entraîne la formation d'un nouvel hoplexol, entre 0.03 et 0.08 m.
- B - L'abondance de jeunes palmiers entraîne une diminution du nombre des hoplexols inférieurs, comparée à une population de jeunes Dicotylédones.

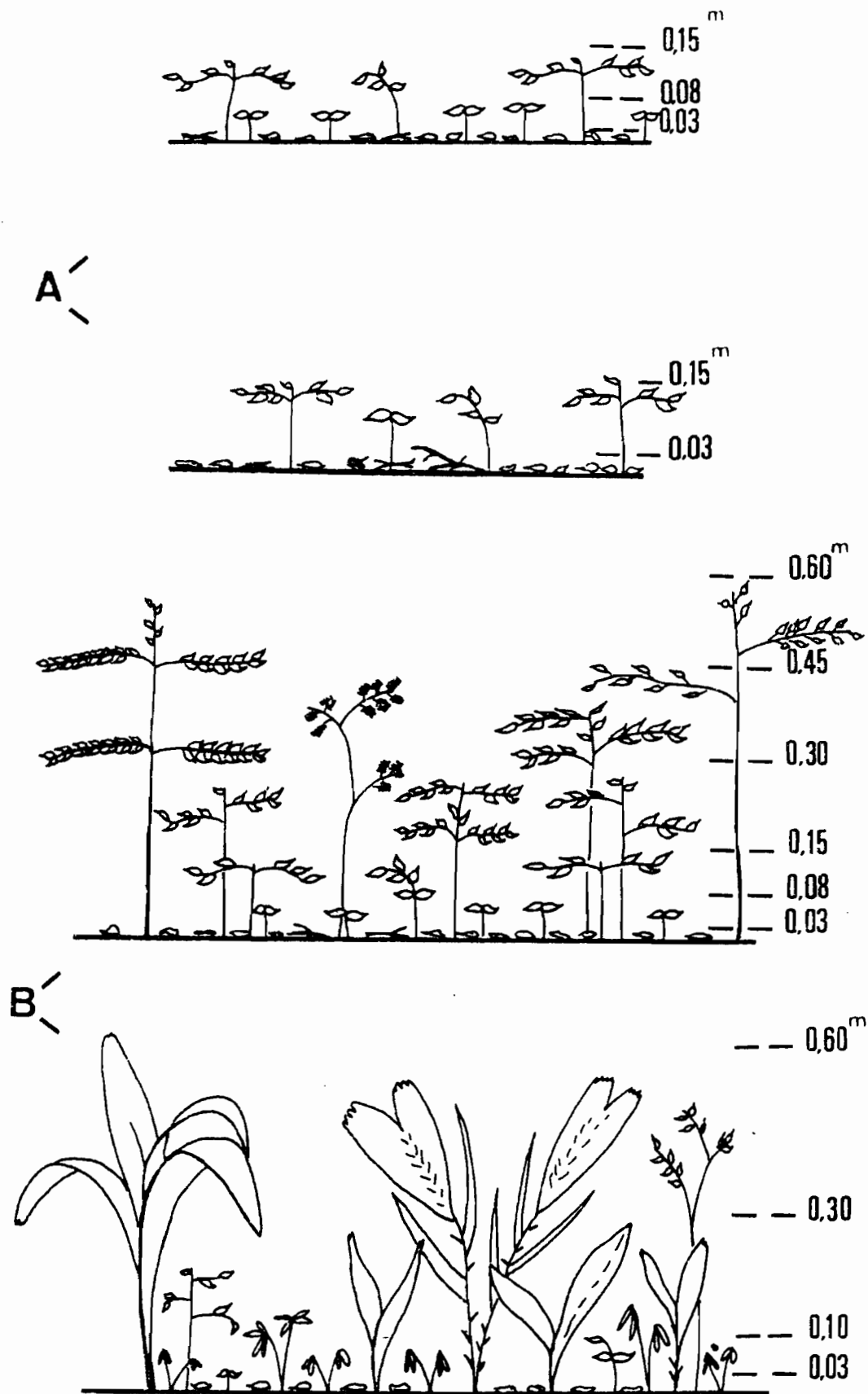


FIG. 21

De tels résultats doivent être compris en terme de fréquence de réalisation de l'architecture optimale. Il n'est d'ailleurs pas exclu de rencontrer des forêts à trois ensembles structuraux arborescents réalisés sur pente, mais de telles architectures sont rares.

#### 4. LES PALMIERS ET LA SEQUENCE TOPOGRAPHIQUE

Tous les secteurs de la forêt d'Amazonie centrale sont marqués par les palmiers toujours abondants. KLINGE et RODRIGUES (1971) montrent que les feuilles de palmiers, sur une parcelle de 2 000 m<sup>2</sup>, représentent, en poids frais, jusqu'à 17 % du poids total des feuillages de la parcelle (calculé pour toutes les plantes de plus de 1,5 m de hauteur). TAKEUCHI (1960) dénombre 112 palmiers, sur 1 600 m<sup>2</sup> en forêt qu'il qualifie de "terre ferme haute", et 176, sur 2 200 m<sup>2</sup> en forêt de "terre ferme basse". Nous avons compté 2 326 palmiers (toutes espèces, toutes hauteurs) sur 7 200 m<sup>2</sup> en forêt sur sol drainé, dont 1 350 de plus de 1 m de haut, et 3 643 palmiers sur 4 800 m<sup>2</sup> en forêt sur sol hydromorphe, dont 1 196 de plus de 1 m de haut.

Ces chiffres soulignent l'importance de cette famille en Amazonie centrale. Si le nombre d'individus est considérable, le nombre d'espèces est également remarquable : 32 espèces ont été dénombrées sur 1.2 ha.

Nous présenterons tout d'abord le peuplement de palmiers sur sol drainé qui couvre les sites de sommet, haut de pente et pente, puis sur sol hydromorphe qui supporte la forêt de bas-fond. En chaque site topographique des séquences 1 et 2, nous avons recensé tous les palmiers par classes de hauteurs sur 1 200 m<sup>2</sup> (30x40m) (30).

##### a) Sur sol drainé

Deux espèces acaules, Astrocaryum javarense (photo 11 et 12) (31) et Attalea attaleoides (photos 13 et 14) constituent une couverture végétale dense, entre 1.8 et 2.5m, qui va en s'atténuant jusqu'à 4m de hauteur (tableau 32A). De 0.5m à 4-5m, de nombreuses espèces des genres Bactris et Geonoma (tableau 33), de fréquence très variable, produisent des touffes de fins palmiers.

Trois espèces à petit tronc disposent leur feuillage entre 6 et 9m : Astrocaryum munbaca (photos 15 et 16) qui ne se rencontre que sur sol drainé ; Oenocarpus minor (photos 17 et 18) qui pénètre la zone de transition entre les sols drainé et hydromorphe ; et Iriartella setigera (photo 19) qui semble indépendante de la nature du sol (nous l'avons ultérieurement rencontrée dans des bas-fonds hydromorphes).

Cette dernière espèce est remarquable par la production de stolons qui courent sur la litière de feuilles mortes puis s'enracinent dans le sol (photos 20 à 22).

Le seul palmier arborescent rencontré au-dessus de 10m est Oenocarpus bacaba. De jeunes individus de Iriartea exorrhiza et Euterpe precatoria, espèces également arborescentes, ont été répertoriés ; Iriartea exorrhiza est indépendant de la nature du sol et se plaît surtout dans les trouées forestières ; Euterpe precatoria est une espèce de sol hydromorphe qui se trouve occasionnellement sur sol drainé. Ces trois espèces arborescentes sont monocauls.

Les relevés de haut de pente se distinguent par des effectifs plus élevés (tableau 328) qui sont très voisins (454 et 452/1200m<sup>2</sup>), contrairement aux autres sites topographiques où la densité en palmiers est plus variable. Ces données doivent être rapprochées de deux faits : d'une part, les relevés morpho-structuraux des hauts de pente témoignent également d'une grande similitude architecturale (tableau 28) ; d'autre part, la valeur de la surface terrière mesurée en ces sites (GUILLAUMET et KAHN 1982) est plus faible que dans les autres positions topographiques sur sol drainé et traduit un développement moindre de ces forêts de bordure de plateau. Dans la région du Tocantins précédemment étudiée, les hauts de pente décrivaient une courbure large avant d'amorcer la pente ; ici, ils sont courts ; la transition entre le plateau et la pente est quasi inexistante. Les arbres situés à cette limite sont très exposés aux vents et seule une forêt basse peut s'y maintenir. La lumière qui pénètre obliquement le sous-bois de ces végétations est plus intense que dans les forêts de sommet ou de pente voisines et favorise la régénération des espèces.

TABLEAU 32.- Palmiers de la forêt sur sol drainé - Amazonie centrale.

## A. Effectifs de palmiers acaules (2400m2/relevé)

\* Astrocaryum javarense

| Hauteurs | ! | Sommet | ! | Haut de pente | ! | Pente |
|----------|---|--------|---|---------------|---|-------|
| - 1m     | ! | 45     | ! | 46            | ! | 31    |
| 1 à 3m   | ! | 118    | ! | 122           | ! | 102   |
| 3 à 5m   | ! | 35     | ! | 38            | ! | 29    |

\* Attalea attaleoides

| Hauteurs | ! | Sommet | ! | Haut de pente | ! | Pente |
|----------|---|--------|---|---------------|---|-------|
| - 1m     | ! | 5      | ! | 5             | ! | 10    |
| 1 à 3m   | ! | 65     | ! | 63            | ! | 42    |
| 3 à 5m   | ! | 16     | ! | 23            | ! | 24    |

## B. Effectifs totaux de palmiers (entre parenthèses figure le nombre de palmiers de hauteur supérieure à 10m)

|                     | Sommet  | ! | Haut de pente | ! | Pente |
|---------------------|---------|---|---------------|---|-------|
| Séquence 1 (1200m2) | 306 (1) | ! | 454 (0)       | ! | 409   |
| Séquence 2 (1200m2) | 394 (1) | ! | 452 (2)       | ! | 311   |
| Total (2400m2)      | 700     | ! | 906           | ! | 720   |

dont :

|                              |         |  |         |  |     |
|------------------------------|---------|--|---------|--|-----|
| <u>Astrocaryum javarense</u> | 198     |  | 206     |  | 162 |
| <u>Attalea attaleoides</u>   | 86      |  | 91      |  | 75  |
| <u>Astrocaryum munbaca</u>   | 37      |  | 60      |  | 49  |
| <u>Syagrus inajai</u>        | 16      |  | 66      |  | 8   |
| <u>Oenocarpus bacaba</u>     | 211 (2) |  | 231 (2) |  | 205 |
| <u>Oenocarpus minor</u>      | 6       |  | 30      |  | 24  |
| Autres espèces               | 146     |  | 222     |  | 197 |

---

TABLEAU 33.- Richesse spécifique en palmiers dans la forêt d'Amazonie centrale.

| <u>Séquence 1</u>   | Nombre d'espèces | Espèces arborescentes | Espèces du sous-bois |
|---------------------|------------------|-----------------------|----------------------|
| Sommet              | 16               | 2                     | 14                   |
| Haut de pente       | 19               | 3                     | 16                   |
| Pente               | 19               | 2                     | 17                   |
| Bande de transition | 5                | 2                     | 3                    |
| Bas-fond            | 7 (+1)           | 4 (+1)                | 3                    |
|                     |                  |                       | } Sol drainé         |
|                     |                  |                       | } Sol hydromorphe    |
| <u>Séquence 2</u>   |                  |                       |                      |
| Sommet              | 16               | 2                     | 14                   |
| Haut de pente       | 20               | 3                     | 17                   |
| Pente               | 19               | 3                     | 16                   |
| Bande de transition | 10               | 3                     | 7                    |
| Bas-fond            | 6                | 3                     | 3                    |
|                     |                  |                       | } Sol drainé         |
|                     |                  |                       | } Sol hydromorphe    |

Les relevés sont de 1 200m<sup>2</sup>

Espèces arborescentes :

- Sommet, haut de pente et pente : Oenocarpus bacaba, Euterpe precatoria, Iriartea exorrhiza.
- Bande de transition et bas-fond : Jessenia bataua, Mauritia aculeata, Euterpe precatoria, Iriartea exorrhiza, Mauritia flexuosa (+1 : hors des relevés mais abondant par taches).

Espèces du sous-bois :

- Sommet, haut de pente et pente : 6 espèces du genre Geonoma, 11 du genre Bactris, Astrocaryum javarense, Attalea attaleoides, Iriartella setigera, Oenocarpus minor, Astrocaryum munbaca, Syagrus inajai.
- Bande de transition : Attalea spectabilis, Astrocaryum acaule et quelques espèces de sol drainé pénètrent cette bande, Bactris simplifrons, Geonoma sp., Oenocarpus minor et Iriartella setigera.
- Bas-fond : Bactris sp., Manicaria martiana, Attalea spectabilis (rare).

b) Sur sol hydromorphe

La forêt de bas-fond se caractérise par la présence de palmiers à tous les niveaux. Le passage entre la forêt de pente sur sol fortement argileux et le bas-fond sur podzol hydromorphe s'effectue selon une bande de transition qui s'étend sur une centaine de mètres où le sol est plus sableux et gorgé d'eau à la saison des pluies. Cette bande est strictement marquée par la présence de deux espèces acaules, Attalea spectabilis (photos 23 à 25) et Astrocaryum acaule (photo 50), dont les feuilles envahissent le sous-bois jusqu'à 5m de hauteur. Ces deux espèces disparaissent dans la zone hydromorphe où abondent les jeunes Jessenia bataua : ainsi, sur 2 400m<sup>2</sup> de cette zone de transition ont été comptés 343 palmiers acaules (Attalea spectabilis, Astrocaryum acaule) de plus de 1m de haut et 158 Jessenia bataua entre 1m et 6m de haut, alors que sur une même surface du bas-fond hydromorphe, seulement 19 pieds de Attalea spectabilis ont été rencontrés, mais 472 jeunes Jessenia bataua occupent l'espace entre 1 et 6m (photos 26 à 28).

Sur 1 200m<sup>2</sup> en zone hydromorphe, nous trouvons 3 à 5 espèces arborescentes (Jessenia bataua, Mauritia flexuosa, Mauritia aculeata, Euterpe precatoria, Iriarteia exorrhiza) et seulement 2 espèces du sous-bois (Bactris sp. et Manicaria martiana, photos 29 et 30), avec quelques rares Attalea spectabilis. Cette faible richesse spécifique en palmiers du sous-bois de la forêt de bas-fond contraste avec la haute diversité des forêts de plateau et de pente qui comptent jusqu'à 17 espèces du sous-bois pour une même surface de 1 200m<sup>2</sup> (tableau 33).

Les palmiers arborescents sont peu nombreux en forêt sur sol drainé où seulement 4 individus de hauteur supérieure à 10m ont été comptés sur 7 200m<sup>2</sup>, alors que dans la zone hydromorphe, 26 palmiers au-dessus de cette même hauteur ont été recensés sur seulement 4 800m<sup>2</sup>.

Les "plantules" des grands palmiers arborescents couvrent le sol des bas-fonds (photo 31) où elles reçoivent une lumière encore intense qui pénètre ces végétations ouvertes.

## EXEMPLE DU SUD-OUEST IVOIRIEN

### 1. DONNEES TOPOGRAPHIQUES ET PEDOLOGIQUES

Pour la zone de Tai, la topographie est marquée par des crêtes très arrondies, parfois étroites, des hauts de pente à très forte déclivité mais courts, ne dépassant pas 50 mètres, des pentes douces et longues se terminant par des bas de pente quasiment plats qui aboutissent au bas-fond hydromorphe après un petit talus. Les deux toposéquences étudiées ont 450 à 500m de long du sommet à la zone hydromorphe.

Les sols varient le long de la toposéquence. Les sols de sommet présentent une forte proportion en éléments grossiers gravillonnaires dans les horizons superficiels ; le long de la pente, l'horizon gravillonnaire est progressivement recouvert d'éléments meubles. La teneur en argile forte en sommet diminue dans la pente ; la texture des sols de bas de pente est plus sableuse, les éléments grossiers sont absents. Les bas-fonds ont des sols sableux avec des îlots lenticulaires d'éléments plus fins (COLLINET com. pers.).

Ces caractéristiques se retrouvent pour la zone de Grabo où la déclivité des pentes est plus accentuée.

Nous présentons deux toposéquences de la région de Tai et une de celle de Grabo. Chaque toposéquence a fait l'objet de cinq relevés morpho-structuraux disposés en sommet, haut de pente, pente, bas de pente et bas-fond.

Faits plusieurs années auparavant, ces relevés de Tai et de Grabo n'ont certes pas été programmés avec ceux d'Amazonie centrale. Nous cherchions alors à mettre en évidence l'effet du modelé sur l'architecture forestière et, dans cette optique, nous disposions les relevés dans des secteurs de belle forêt. Nous les utiliserons ici pour tenter d'appréhender "l'architecture optimale réalisable" en chaque site topographique.

### 2. LES ENSEMBLES ARBORESCENTS SUPERIEURS

#### a) Les relevés de sommet (Tableau 34)

##### - Deux ensembles structuraux

C'est le cas de la séquence 2 avec deux ensembles structuraux

réalisés constituant deux hoplexols et de la séquence 3 où l'ensemble sous-jacent, entre 12 et 20 mètres, est en cours de réalisation. Dans ce dernier cas, trois hoplexols sont élaborés, les deux supérieurs constitués par les arbres dominants (paliphyse<sup>n</sup>) dont les feuillages se retrouvent dans l'hoplexol inférieur parmi ceux d'arbres du présent non pleinement réalisés.

- Trois ensembles structuraux

Cas de la séquence 1, avec trois hoplexols.

b) Les relevés de haut de pente (tableau 35)

- Deux ensembles structuraux -

Cas de la séquence 2 avec deux hoplexols et de la séquence 3 où apparaît un troisième hoplexol composé par des feuillages d'arbres d'avenir qui se disposent parmi les branches maîtresses du deuxième ensemble structural (n-1).

- Trois ensembles structuraux

Cas de la séquence 1, avec trois hoplexols.

c) Les relevés de pente (tableau 36)

- Trois ensembles structuraux

Cas des séquences 2 et 3, avec trois hoplexols.

- Quatre ensembles structuraux

Cas de la séquence 1, avec un quatrième ensemble structural (n-3) en cours de réalisation, constituant un quatrième hoplexol.

d) Les relevés de bas de pente (tableau 37)

- Trois ensembles structuraux

Cas des séquences 2 et 4 avec trois hoplexols.

- Quatre ensembles structuraux

Cas de la séquence 1 avec cinq hoplexols. Entre le troisième (n-2) et le quatrième (n-3) ensemble structural, parmi les branches maîtresses du troisième ensemble, s'intercalent des feuillages d'arbres d'avenir.

|         |       | 1 (Tai)                           |       | 2 (Tai)                             |       | 3 (Grabo)                                                     |
|---------|-------|-----------------------------------|-------|-------------------------------------|-------|---------------------------------------------------------------|
| NIV.    | 30m   | Paliphyse <sup>n</sup>            | 30m   | Paliphyse <sup>n</sup>              | 40m   | Paliphyse <sup>n</sup>                                        |
| ARB.    | 25m   | Paliphyse <sup>n-1</sup>          | 22m   | Dendri-Paliphyse <sup>n-1</sup>     | 30m   | Dendrigé-Paliphyse <sup>n</sup>                               |
| SUP.    | 18m   | Dendrigé-Paliphyse <sup>n-2</sup> |       |                                     | 20m   | Propaliphyse <sup>n-1</sup> -Dendrigé, paliphysé <sup>n</sup> |
|         | ----  |                                   | ----- |                                     | ----- |                                                               |
| NIV.    | 14m   | Pro-Paliphyse                     | 16m   | Dendri-Pro-Paliphyse <sup>n-1</sup> | 12m   | Paliphyse                                                     |
| ARB.    |       |                                   | 12m   | Styla-Prophyse-Paliphyse            |       |                                                               |
| MOYEN   | ----- |                                   | ----- |                                     | ----- |                                                               |
| NIV.    | 9m    | Styla-Propaliphyse, prophysé      | 8m    | Styla-Pali-Prophyse                 | 6.5m  | Pro-Stylagé                                                   |
| ARBUST. | 6m    | Styla-Prophyse                    | 5m    | Pro-Pali-Stylagé                    | 5m    | Pali-Stylagé, prophysé                                        |
|         | 4m    | Styla-Propali-Prophyse            |       |                                     | 3.5m  | Pali-Stylagé                                                  |
|         | 2.5m  | Pro-Stylagé, propaliphysé         | 3m    | Pali-Prophyse-Stylagé               | 2.5m  | Pali-Stylagé                                                  |
|         | ----- |                                   | ----  |                                     | ----- |                                                               |
|         |       |                                   |       |                                     | 2m    | Stylagé, prophysé                                             |
| NIV.    | 1.8m  | Pro-Stylagé                       | 1.8m  | Prophyse-Stylagé                    | 1.6m  | Stylagé, prophysé                                             |
| ARBUST. | 1.2m  | Pro-Stylagé                       | 1.3m  | Pro-Stylagé                         | 1m    | Pro-Stylagé                                                   |
| INF.    | 0.8m  | Pro-Stylagé                       | 0.8m  | Pro-Stylagé                         | 0.6m  | Pro-Stylagé, gramen                                           |
| et      | 0.4m  | Néo-Stylagé                       | 0.5m  | Néophytion-Stylagé                  | 0.4m  | Néophytion-Stylagé                                            |
| HERB.   | 0.2m  | Néophytion-Stylagé                | 0.3m  | Néo-Stylagé                         | 0.2m  | Néo-Stylagé                                                   |
|         | 0.1m  | Stylagé, nécrophytique            | 0.12m | Gramo-Néo-Stylagé                   | 0.1m  | Nécro-Stylagé, phase néophytique                              |
|         | 0.03m | Nécrophytton-Stylagé              | 0.03m | Nécrophytton-Stylagé                | 0.04m | Nécrophytton-Stylagé                                          |

TABLEAU 34.- Les relevés de sommet, Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire.

|         |       | 1 (Tai)                             |       | 2 (Tai)                               |       | 3 (Grabo)                        |
|---------|-------|-------------------------------------|-------|---------------------------------------|-------|----------------------------------|
| NIV.    | 35m   | Paliphyse <sup>n</sup>              | 50m   | Paliphyse <sup>n</sup>                | 42m   | Paliphyse <sup>n</sup>           |
| ARB.    | 25m   | Paliphyse <sup>n-1</sup> , dendrigé | 25m   | Dendri-Paliphyse <sup>n, n-1</sup>    | 32m   | Paliphyse <sup>n-1</sup>         |
| SUP.    | 18m   | Paliphyse <sup>n-2</sup>            |       |                                       | 23m   | Prophyse, dendrigé               |
|         | ----- |                                     | ----- |                                       | ----- |                                  |
| NIV.    | 14m   | Styla-Prophyse                      | 15m   | Styla-Dendri-Paliphyse <sup>n-1</sup> | 18m   | Paliphyse                        |
| ARB.    |       |                                     |       |                                       |       |                                  |
| MOYEN   | ----- |                                     | ----- |                                       | ----- |                                  |
|         |       |                                     |       |                                       | 11m   | Prophyse                         |
| NIV.    | 9m    | Pro-Stylagé, propaliphysé           | 10m   | Styla-Prophyse-Paliphyse              | 7m    | Styla-Propaliphyse               |
| ARBUST. | 6m    | Styla-Pro-Propaliphyse              | 6m    | Prophyse-Stylagé                      | 4.5m  | Styla-Pro-Propaliphyse           |
|         | 4.5m  | Pro-Stylagé                         | 4m    | Pro-Paliphyse-Stylagé                 | 3m    | Pro-Stylagé                      |
|         | 3.5m  | Pro-Stylagé                         | 2.5m  | Prophyse-Stylagé                      | 2.2m  | Pro-Stylagé                      |
|         | 2.5m  | Pro-Stylagé                         | 2m    | Prophyse-Stylagé                      |       |                                  |
|         | ----- |                                     | ----- |                                       | ----- |                                  |
| NIV.    | 1.5m  | Pro-Stylagé                         | 1.5m  | Prophyse-Stylagé                      | 1.5m  | Pro-Stylagé                      |
| ARBUST. | 0.8m  | Pro-Stylagé                         | 0.9m  | Pro-Stylagé                           | 0.9m  | Pro-Stylagé                      |
| INF.    | 0.4m  | Néophytion-Stylagé                  | 0.6m  | Prophyse-Stylagé                      | 0.6m  | Pro-Gramen-Stylagé               |
| et      | 0.25m | Néophytion-Stylagé                  | 0.3m  | Néo-Stylagé                           | 0.3m  | Néo-Gramen-Stylagé               |
| HERB.   | 0.05m | Nécrophytion-Stylagé                | 0.15m | Nécro-Stylagé, phase néophytique      | 0.2m  | Néo-Stylagé                      |
|         |       |                                     | 0.04m | Nécrophytion-Stylagé                  | 0.1m  | Nécro-Stylagé, phase néophytique |
|         |       |                                     |       |                                       | 0.04m | Nécrophytion-Stylagé             |

TABLEAU 35.- Les relevés de haut de pente, Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire.

|         |       | 1 (Tai)                                       |       | 2 (Tai)                              |       | 3 (Grabo)                            |
|---------|-------|-----------------------------------------------|-------|--------------------------------------|-------|--------------------------------------|
| NIV.    | 50m   | Paliphyse <sup>n</sup>                        |       |                                      |       |                                      |
| ARB.    | 42m   | Dendri-Paliphyse <sup>n, n-1</sup>            | 42m   | Paliphyse <sup>n</sup>               | 45m   | Paliphyse <sup>n</sup>               |
| SUP.    | 32m   | Pali <sup>n-1, n-2</sup> , Dendrigé           | 32m   | Dendri-Paliphyse <sup>n, n-1</sup>   | 35m   | Dendri-Paliphyse <sup>n, n-1</sup>   |
|         | 22m   | Propaliphyse <sup>n-3</sup> , phase dendrigée | 22m   | Dendri-Paliphyse <sup>n-1, n-2</sup> | 30m   | Dendri-Paliphyse <sup>n-1, n-2</sup> |
|         | ----- |                                               | ----- |                                      | ----- |                                      |
| NIV.    | 15m   | Pro-Paliphyse                                 | 14m   | Pro-Pali-Dendrigé                    | 18m   | Prophyse                             |
| ARB.    |       |                                               |       |                                      |       |                                      |
| MOYEN   | ----- |                                               | ----- |                                      | ----- |                                      |
| NIV.    | 11m   | Styla-Prophyse                                | 9m    | Pro-Stylagé                          | 11m   | Prophyse                             |
| ARBUST. | 8m    | Styla-Prophyse                                | 6m    | Pro-Stylagé                          | 6m    | Styla-Pro-Paliphyse                  |
|         | 6m    | Styla-Pro-Propaliphyse                        | 4m    | Prophyse-Stylagé                     | 4m    | Pro-Pali-Stylagé                     |
|         | 4m    | Styla-Pro-Paliphyse                           | 3m    | Prophyse-Stylagé                     | 3m    | Pro-Stylagé                          |
|         | 3m    | Pro-Stylagé                                   | 2m    | Pro-Stylagé                          | 2m    | Pro-Stylagé                          |
|         | 2.2m  | Pro-Stylagé                                   | ----- |                                      | ----- |                                      |
|         | ----- |                                               |       |                                      |       |                                      |
| NIV.    | 1.4m  | Pro-Stylagé                                   | 1.5m  | Prophyse-Stylagé                     | 1.3m  | Pro-Stylagé                          |
| ARBUST. | 0.9m  | Pro-Stylagé                                   | 0.9m  | Prophyse-Stylagé                     | 0.9m  | Gramo-Pro-Stylagé                    |
| INF.    | 0.5m  | Pro-Stylagé                                   | 0.5m  | Prophyse-Stylagé                     | 0.6m  | Gramo-Pro-Stylagé                    |
| et      | 0.25m | Néophytion-Stylagé                            | 0.25  | Gramo-Néo-Stylagé                    | 0.35m | Gramo-Néo-Stylagé                    |
| HERB.   | 0.1m  | Stylagé, nécrophytique, néophytique           | 0.10m | Nécro-Stylagé, néophytique           | 0.2m  | Gramo-Néo-Stylagé                    |
|         | 0.05m | Nécrophytion-Stylagé                          | 0.04m | Nécrophytion-Stylagé                 | 0.08m | Nécrophytion-Stylagé, néophyt.       |
|         |       |                                               |       |                                      | 0.03m | Nécrophytion-Stylagé                 |

TABLEAU 36.- Les relevés de pente, Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire.

TABLEAU 37.- Les relevés de bas de pente, Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire.

|         | 1 (Tai) |                                                  | 2 (Tai) |                                 | 3 (Grabo) |                                      |
|---------|---------|--------------------------------------------------|---------|---------------------------------|-----------|--------------------------------------|
| NIV.    | 55m     | Paliphyse <sup>n</sup>                           |         |                                 |           |                                      |
| ARB.    | 45m     | Paliphyse <sup>n-1, n</sup>                      | 40m     | Paliphyse <sup>n</sup>          | 45m       | Paliphyse <sup>n</sup>               |
| SUP.    | 40m     | Paliphyse <sup>n-2, n-1</sup>                    |         |                                 | 35m       | Paliphyse <sup>n-1, n</sup>          |
|         | 30m     | Dendrigé, phase prophysée                        | 30m     | Dendri-Paliphyse <sup>n-1</sup> | 22m       | Dendri-Paliphyse <sup>n-2, n-1</sup> |
|         | 22m     | Pali <sup>n-3</sup> -Prophyse, à phase dendrigée | 22m     | Pali <sup>n-2</sup> -Dendrigé   |           |                                      |
|         | -----   |                                                  | -----   |                                 | -----     |                                      |
| NIV.    | 15m     | Prophyse                                         | 16m     | Stylagé-Prophyse                | 15m       | Dendrigé, phase prophysée            |
| ARB.    |         |                                                  | 12m     | Styla-Prophyse                  | 11m       | Styla-Prophyse                       |
| MOYEN   | -----   |                                                  | -----   |                                 | -----     |                                      |
| NIV.    | 9m      | Prophyse, paliphysé                              | 6m      | Styla Prophyse                  | 8m        | Pro-Stylagé                          |
| ARBUST. | 6m      | Pro-Stylagé                                      | 4.5m    | Pro-Stylagé                     | 6m        | Pro-Stylagé                          |
|         | 4.5m    | Pro-Propali-Stylagé                              | 3m      | Prophyse-Stylagé                | 4.5m      | Styla-Paliphyse                      |
|         | 3m      | Pro-Propali-Stylagé                              | 2.2m    | Prophyse-Stylagé                | 3.5m      | Pro-Stylagé, phase paliphysée        |
|         | 2m      | Pro-Stylagé                                      |         |                                 | 2.5m      | Pro-Stylagé                          |
|         | -----   |                                                  | -----   |                                 | 2m        | Pro-Stylagé                          |
|         |         |                                                  |         |                                 | -----     |                                      |
| NIV.    | 1.3m    | Pro-Stylagé                                      | 1.6m    | Pro-Stylagé                     | 1.5m      | Pro-Stylagé                          |
| ARBUST. | 0.8m    | Pro-Stylagé                                      | 0.9m    | Pro-Stylagé                     | 1.1m      | Pro-Stylagé                          |
| INF.    | 0.4m    | Prophyse-Stylagé                                 | 0.6m    | Pro-Stylagé                     | 0.7m      | Pro-Stylagé, gramen                  |
| et      | 0.20m   | Korto-Néophytion-Stylagé                         | 0.45m   | Prophyse-Stylagé                | 0.45m     | Prophyse-Stylagé                     |
| HERB.   | 0.07m   | Phoro-Stylagé, nécrophytique                     | 0.25m   | Néophytion-Stylagé              | 0.25m     | Néo-Kortode-Stylagé                  |
|         | 0.02m   | Nécrophytion-Stylagé                             | 0.12m   | Néophytion-Stylagé              | 0.12m     | Korto-Stylagé, phase néophytique     |
|         |         |                                                  | 0.03m   | Phoro-Nécrophytion-Stylagé      | 0.06m     | Phoro-Stylagé                        |
|         |         |                                                  |         |                                 | 0.02m     | Nécro-Stylagé                        |

TABLEAU 38.- Les relevés des bas-fonds hydromorphes, Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire.

|         | 1 (Tai) |                                   | 2 (Tai) |                                 | 3 (Grabo) |                                    |
|---------|---------|-----------------------------------|---------|---------------------------------|-----------|------------------------------------|
| NIV.    | 32m     | Dendri-Paliphyse <sup>n</sup>     | 30m     | Propaliphyse <sup>n</sup>       | 30m       | Paliphyse <sup>n</sup>             |
| ARB.    | 22m     | Pro-Pali <sup>n-1</sup> -Dendrigé | 22m     | Pro-paliphyse <sup>n-1</sup>    | 22m       | Dendri-Paliphyse <sup>n-1</sup>    |
| SUP.    | -----   |                                   | -----   |                                 | -----     |                                    |
| NIV.    | 12m     | Pro-Stylagé                       | 15m     | Styla-Dendrigé, phase prophysée | 17m       | Dendrigé-Paliphyse                 |
| ARB.    |         |                                   | 12m     | Stylagé                         |           |                                    |
| MOYEN   | -----   |                                   | -----   |                                 | -----     |                                    |
| NIV.    | 7m      | Styla-Pro-Monophyse               | 8m      | Styla-Pro-Paliphyse             | 9m        | Prophyse, phase stylagée           |
| ARBUST. | 5m      | Styla-Pali-Monophyse              | 6m      | Dendri-Styla-Prophyse           | 6m        | Prophyse, phase stylagée           |
|         | 3m      | Styla-Pali-Monophyse              | 4.5m    | Prophyse-Stylagé                | 4m        | Styla-Prophyse, phase paliphysée   |
|         | ----    |                                   | -----   |                                 | 2.5m      | Styla-Prophyse                     |
|         | 2m      | Pro-Monophyse-Stylagé             | 2.2m    | Pro-Stylagé                     | 1.8m      | Pro-Stylagé                        |
| NIV.    | 1.3m    | Pro-Stylagé                       | 1.2m    | Stylagé, phase prophysée        | 1m        | Pro-Stylagé, phase kortodée        |
| ARB.    | 0.9m    | Pro-Kortode-Stylagé               | 0.7m    | Néo-Korto-Stylagé               | 0.6m      | Korto-Stylagé, prophysé            |
| INF.    | 0.6m    | Pro-Kortode-Stylagé               | 0.35m   | Néo-Korto-Stylagé               | 0.4m      | Styla-Kortode                      |
| et      | 0.3m    | Néo-Kortode-Stylagé               | 0.10m   | Néo-Korto-Stylagé               | 0.2m      | Néo-Kortode-Stylagé                |
| HERB.   | 0.2m    | Néo-Kortode-Stylagé               | 0.02m   | Nécrophytion-Stylagé            | 0.08m     | Stylagé, phorophytique             |
|         | 0.10m   | Néo-Korto-Stylagé                 |         |                                 | 0.04m     | Nécro-Stylagé, phase phorophytique |
|         | 0.03m   | Nécrophytion-Stylagé              |         |                                 |           |                                    |

e) Les relevés de bas-fonds hydromorphes (tableau 38)

Les trois séquences présentent deux ensembles structuraux constituant deux hoplexols.

Ces observations sont résumées par le tableau 39 : l'architecture de la forêt sur pente et bas de pente est incontestablement plus élaborée que celle des sommets et hauts de pente d'une part, des bas-fonds hydromorphes d'autre part. Tous les relevés de pente et de bas de pente présentent au moins trois ensembles structuraux, parfois quatre, alors qu'il y en a que deux, parfois trois dans les autres positions topographiques.

TABLEAU 39.- Nombre d'ensembles structuraux au niveau arborescent supérieur (nombre d'hoplexols correspondants). Sud-Ouest ivoirien.

|                    | Sommet | Haut de pente | Pente | Bas de pente | Bas-fond |
|--------------------|--------|---------------|-------|--------------|----------|
| Séquence 1 (Tai)   | 3 (3)  | 3 (3)         | 4 (4) | 4 (5)        | 2 (2)    |
| Séquence 2 (Tai)   | 2 (2)  | 2 (2)         | 3 (3) | 3 (3)        | 2 (2)    |
| Séquence 3 (Grabo) | 2 (3)  | 2 (3)         | 3 (3) | 3 (3)        | 2 (2)    |

### 3. LES ENSEMBLES SOUS-JACENTS

Au niveau arborescent moyen, entre 8-10 et 14-16m, 1 à 2 hoplexols peuvent être composés par des arbres du présent, par les feuillages bas de l'ensemble structural supérieur (tableau 34, séquence 2) et par des feuillages d'arbres d'avenir toujours présents, plus ou moins abondants selon les relevés.

Au niveau arbustif, le nombre d'hoplexols réalisés est constant en haut de pente, variable dans les autres sites, plus faible en sommet et bas-fond. Les hoplexols sont composés de jeunes arbres et d'arbustes à différents degrés de développement qui peuvent former jusqu'à trois ensembles structuraux verticaux. Le bas-fond de la séquence 1 se distingue par un peuplement de Raphia sassandriensis.

Au niveau arbustif inférieur et herbacé, le nombre de 7 hoplexols est le plus fréquent. La séquence de Grabo montre un plus grand nombre d'hoplexols dû à l'abondance de deux espèces de Mapania (M. coriandrum et M. africana) qui s'épanouissent à des hauteurs différentes.

Le tableau 40 récapitule le nombre d'hoplexols de ces forêts : il augmente du sommet au bas de pente comme, d'ailleurs, le nombre d'ensembles structuraux arborescents réalisés ; il est plus faible dans les bas-fonds.

TABLEAU 40.- Nombre d'hoplexols en forêt du Sud-Ouest ivoirien

| Séquence et position topographique | S1        | S2        | S3        | HP1       | HP2       | HP3       | P1        | P2        | P3        |
|------------------------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| Niveau arborescent supérieur       | 3         | 2         | 3         | 3         | 2         | 3         | 4         | 3         | 3         |
| Niveau arborescent moyen           | 1         | 2         | 1         | 1         | 1         | 1         | 1         | 1         | 1         |
| Niveau arbustif                    | 4         | 3         | 4         | 5         | 5         | 5         | 6         | 5         | 5         |
| Niveau arbustif inf. et herbacé    | 7         | 7         | 8         | 5         | 6         | 7         | 6         | 6         | 7         |
| <b>TOTAL</b>                       | <b>15</b> | <b>14</b> | <b>16</b> | <b>14</b> | <b>14</b> | <b>16</b> | <b>17</b> | <b>15</b> | <b>16</b> |
| Séquence et position topographique | BP1       | BP2       | BP3       | BF1       | BF2       | BF3       |           |           |           |
| Niveau arborescent supérieur       | 5         | 3         | 3         | 2         | 2         | 2         |           |           |           |
| Niveau arborescent moyen           | 1         | 2         | 2         | 1         | 2         | 1         |           |           |           |
| Niveau arbustif                    | 5         | 4         | 6         | 3         | 3         | 4         |           |           |           |
| Niveau arbustif inf. et herbacé    | 6         | 7         | 8         | 8         | 6         | 7         |           |           |           |
| <b>TOTAL</b>                       | <b>17</b> | <b>16</b> | <b>19</b> | <b>14</b> | <b>13</b> | <b>14</b> |           |           |           |

#### 4. EN CONCLUSION

Les forêts sur sommet et haut de pente offrent une architecture moins élaborée. En haut de pente, la déclivité est forte ; de plus, dans ces deux sites topographiques, l'horizon gravillonnaire du sol est superficiel et limite l'enracinement ; par ailleurs, les arbres installés sur ces

crêtes étroites ou leurs bordures sont plus exposés aux vents : on conçoit alors qu'en ces sites topographiques, la fréquence de réalisation des grands arbres soit faible, et l'architecture de la forêt moins développée.

Dans cette même forêt de Tai, HUTTEL (1977) démontre que les pourcentages des grands arbres (diamètres égaux ou supérieurs à 1.2m) sont significativement plus faibles au sommet et sur forte pente que dans les autres sites topographiques. VOOREN (1979), par l'analyse morpho-structurale, montre un développement plus important des forêts sur pente à déclivité douce. BONNIS (1980), étudiant la répartition des chablis, conclut à une plus grande fréquence en bordure de sommet, au niveau du haut de pente. Enfin, NIERSTRASZ (1975), en forêt du Banco près d'Abidjan, trouve un plus grand nombre de chablis sur forte pente.

GUILLAUMET (1967) écrit sur ces forêts du Sud-Ouest ivoirien :  
 " arrivés à une certaine hauteur, si la pente est forte, supérieure à 45°, les arbres sont fragiles et tombent à la moindre occasion (rafales de vent, fortes pluies, glissements de terrain."

Ces descriptions et analyses conduites en Côte d'Ivoire convergent pour souligner l'impact de la forte déclivité sur le développement des arbres, et au-delà, sur l'architecture forestière.

## LA VARIATION TOPOSEQUENTIELLE

La forêt d'Amazonie du Pará nous a permis de mettre en évidence l'effet de la pente sur l'architecture forestière : les pentes à forte déclivité, plus de 30 %, ou les terrains accidentés, s'opposent à la réalisation des grands arbres.

La forêt d'Amazonie centrale, reposant sur un relief accentué, constitué de plateaux peu étendus, bordés de pentes fortes, témoigne d'une nette variation de son architecture en fonction du relief : seule la forêt du plateau présente une architecture pleinement réalisée avec trois ensembles structuraux supérieurs, alors que celles de haut de pente et de pente n'en réalisent que deux.

La forêt du Sud-Ouest ivoirien des régions de Tai et de Grabo montre une variation inverse : les végétations de sommet et de haut de pente ne présentent que deux ensembles structuraux pour quatre des six relevés, tandis que celles de pente et de bas de pente en réalisent jusqu'à 4.

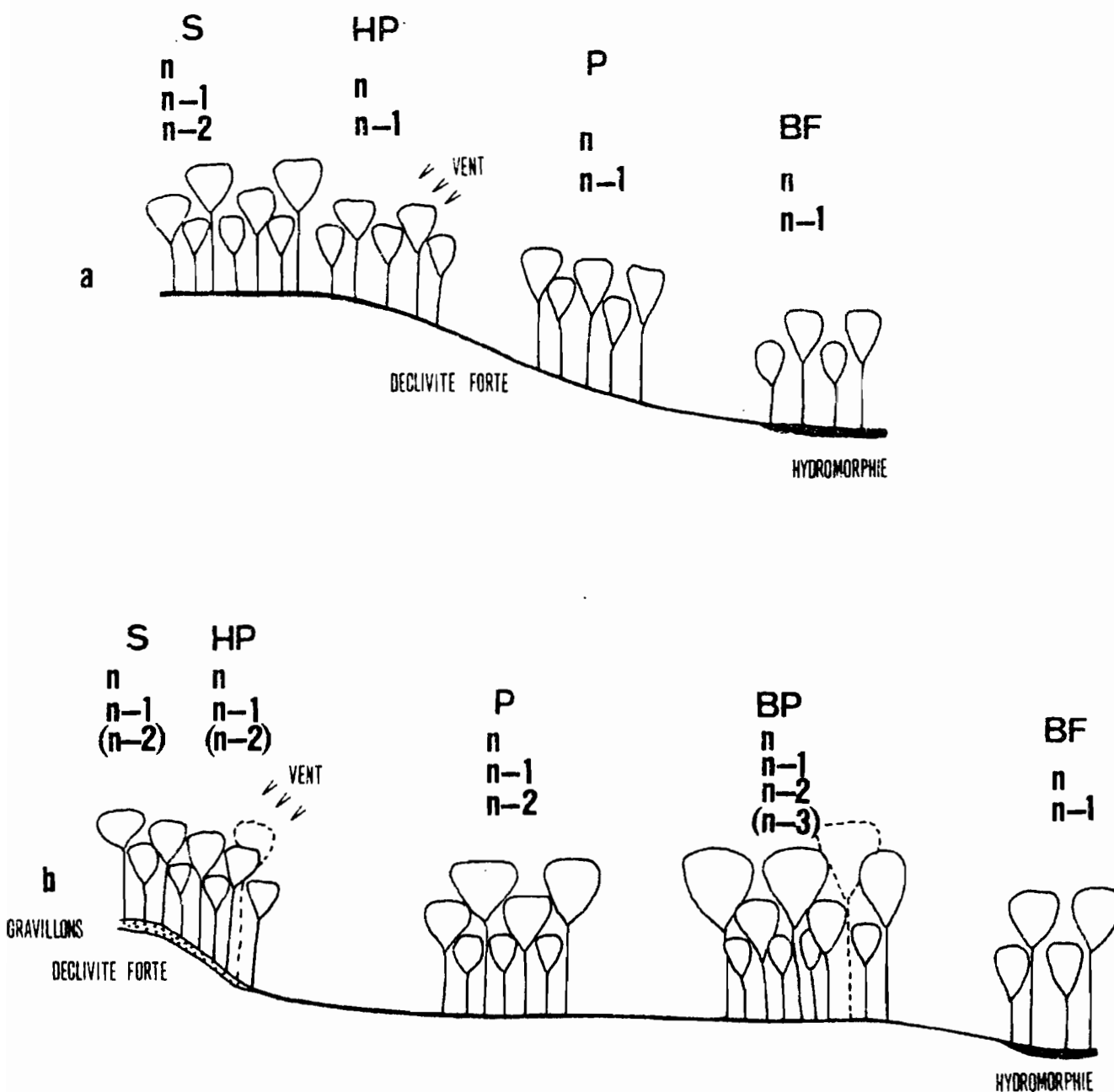


FIG. 22

a - en forêt d'Amazonie centrale

b - en forêt du Sud-Ouest ivoirien

Les modelés sont différents. La forte déclivité, l'exposition aux vents en haut de pente, les sols gravillonnaires des sommets du Sud-Ouest ivoirien réduisent la fréquence de réalisation de l'architecture optimale.

(n, n-1, n-2, se rapportent aux ensembles structuraux au-dessus de 15m)

Cette analyse démontre que l'architecture forestière varie selon un gradient qui suit la séquence topographique. Mais, suivant les modèles considérés, ce gradient évolue différemment (figure 22) : dans les régions d'Amazonie étudiées, ce sont les sites de sommet qui offrent la plus grande fréquence de réalisation de "l'architecture optimale", cette fréquence diminue dans les pentes ; en forêt du Sud-Ouest ivoirien, dans les secteurs de Tai et de Grabo, elle est au contraire plus forte dans les pentes dont les déclivités sont très faibles. Pour une même région, cette variation toposéquentielle est constante et permet de définir un segment unitaire de variation architecturale caractéristique du modèle.

Il est délicat de dissocier les deux effets de la pente et du sol qui sont intimement liés comme le souligne MANGENOT (1956b) : "une pente et une aire plate ne sont pas dans les mêmes conditions ; il est vrai qu'une part importante de ces différences est liée aux caractères du sol, lesquels varient considérablement selon la topographie." Les facteurs pédologiques d'une part, - horizon gravillonnaire superficiel du sol qui limite l'enracinement -, les facteurs géomorphologiques d'autre part, - crêtes étroites et pentes à forte déclivité qui exposent les couronnes des arbres au vent, ravines -, interfèrent sur le cycle sylvigénétique. Comme le remarque de GRANVILLE (1978), en Guyane française, "si les conditions écologiques sont exceptionnellement bonnes... la probabilité de chablis augmente moins vite, avec le temps, que dans les autres forêts et celui-ci ne survient que très tardivement, lorsque sont atteintes les dernières phases du cycle sylvigénétique..."

En Amazonie comme dans le Sud-Ouest ivoirien, les zones hydromorphes supportent une végétation bien différente dont l'architecture est moins élaborée que celle de la forêt sur sol drainé.

Ces végétations sur sol hydromorphe sont, dans une large mesure, indépendantes des forêts environnantes sur sol drainé. Elles s'incluent dans un gradient qui va de la zone hydromorphe peu marquée où la végétation forestière est encore peu modifiée jusqu'aux zones périodiquement inondées comme les très caractéristiques forêts des "igapó" amazoniens.

Les végétations des zones hydromorphes méritent une étude particulière qui précisera leur statut biologique et écologique au sein de la forêt dite de "terre ferme", tandis qu'une approche orientée pourra définir leur mise en valeur dans le cadre d'un aménagement forestier, en considérant simplement qu'elles constituent le milieu naturel de plusieurs espèces utilisées traditionnellement par les habitants des forêts : Jessenia bataua ("pataua"), Euterpe sp.pl. ("açai"), Mauritia flexuosa ("buriti") dont les fruits sont utilisés pour la préparation des "vins" très nutritifs (CAVALCANTE 1977) ; Manicaria saccifera ("bussu") dont les feuilles entières servent à la confection des toits des habitations et les spathes fibreuses qui couvrent les infrutescences, à celle d'objets artisanaux...

#### L'IMBRICATION DES ENSEMBLES STRUCTURAUX

"Là où l'ensemble structural supérieur disparaît plus ou moins abruptement, on constate que l'ensemble structural sous-jacent s'enchaîne à l'ensemble supérieur de la forêt situé en aval" (figure 23). C'est en ces termes que OLDEMAN (1974a) définit le phénomène d'imbrication, aisément observable, qui se produit à la zone de contact entre deux phytoplexions contigus situés sur pente.

Ce phénomène d'imbrication ne perturbe pas l'observation morpho-structurale, ne modifiant pas l'architecture de phytoplexions. Afin d'éviter toute confusion, toute interférence d'un ensemble structural sur l'autre, les relevés sont effectués perpendiculairement à la ligne de pente, dans un volume le plus étroit possible (figure 24).

#### LE DEPLOIEMENT VERTICAL DE L'ARCHITECTURE FORESTIERE

Ce deuxième phénomène est lié aux pentes fortes et courtes. L'ensemble supérieur du niveau aval, en bas de pente, ne se limite pas au niveau sous-jacent amont - cas de l'imbrication décrite par OLDEMAN, mais tend à gagner les ensembles supérieurs par l'augmentation de la hauteur des arbres et donc le déploiement vertical de l'architecture de la forêt de bas de pente. Il en résulte, sous les ensembles arborescents supérieurs, un espace supplémentaire où sont constitués de nouveaux hoplexols.

FIGURE 23.-

L'imbrication des ensembles structuraux sur pente (selon OLDEMAN, 1974a). L'ensemble supérieur aval s'imbrique avec l'ensemble inférieur amont. (n : ensemble structural supérieur).

FIGURE 24.-

Afin d'éviter les perturbations dues à la pente, et pour mieux observer les hoplexols, les relevés sont effectués selon un volume perpendiculaire à la pente.

(S = sommet ; HP = haut de pente ; P = pente ; BF = Bas-fond).

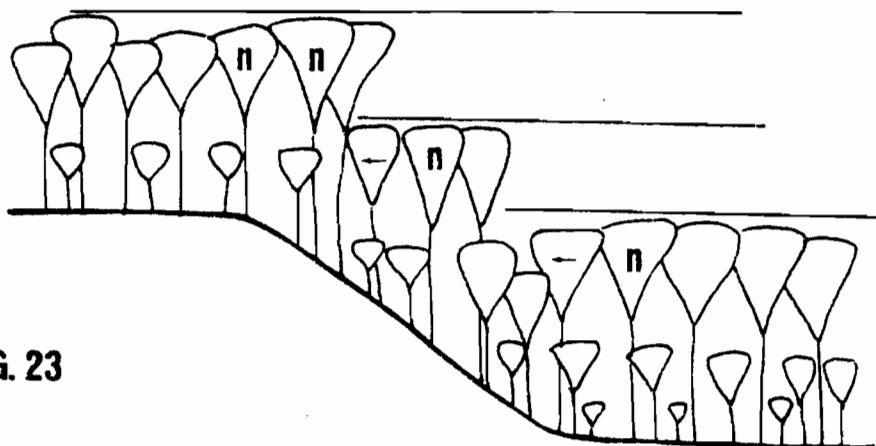


FIG. 23

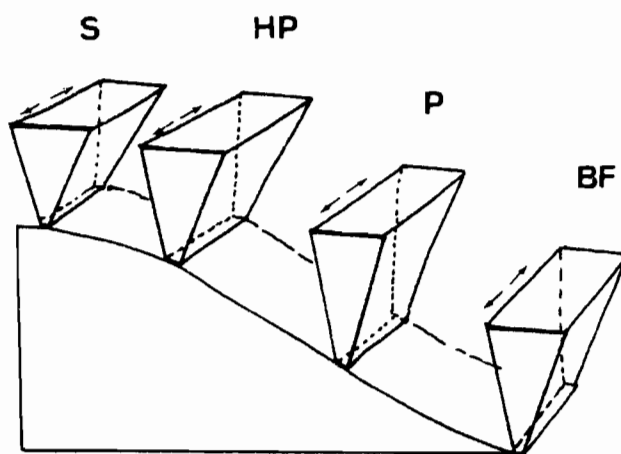


FIG. 24

FIGURE 25.-

Déploiement vertical de l'architecture forestière (Amazonie centrale, km 36).

La forêt de bas de pente est plus haute que la forêt de pente et présente un ensemble structural supplémentaire au-dessus de 15 m.

| <u>Bas de pente</u> |                             | <u>Mi-Pente</u> |                          |
|---------------------|-----------------------------|-----------------|--------------------------|
| ----- 35m           | Paliphyse <sup>n</sup>      |                 |                          |
|                     |                             | ----- 28m       |                          |
| ----- 26m           | Propaliphyse <sup>n-1</sup> |                 | Paliphyse <sup>n</sup>   |
| ----- 20m           |                             | ----- 20m       |                          |
| ----- 15m           | Paliphyse <sup>n-2</sup>    | ----- 15m       | Paliphyse <sup>n-1</sup> |
| ----- 12m           | Prophyse                    | ----- 12m       | Prophyse                 |
|                     | Prophyse                    | ----- 9m        |                          |
| ----- 8m            |                             |                 |                          |

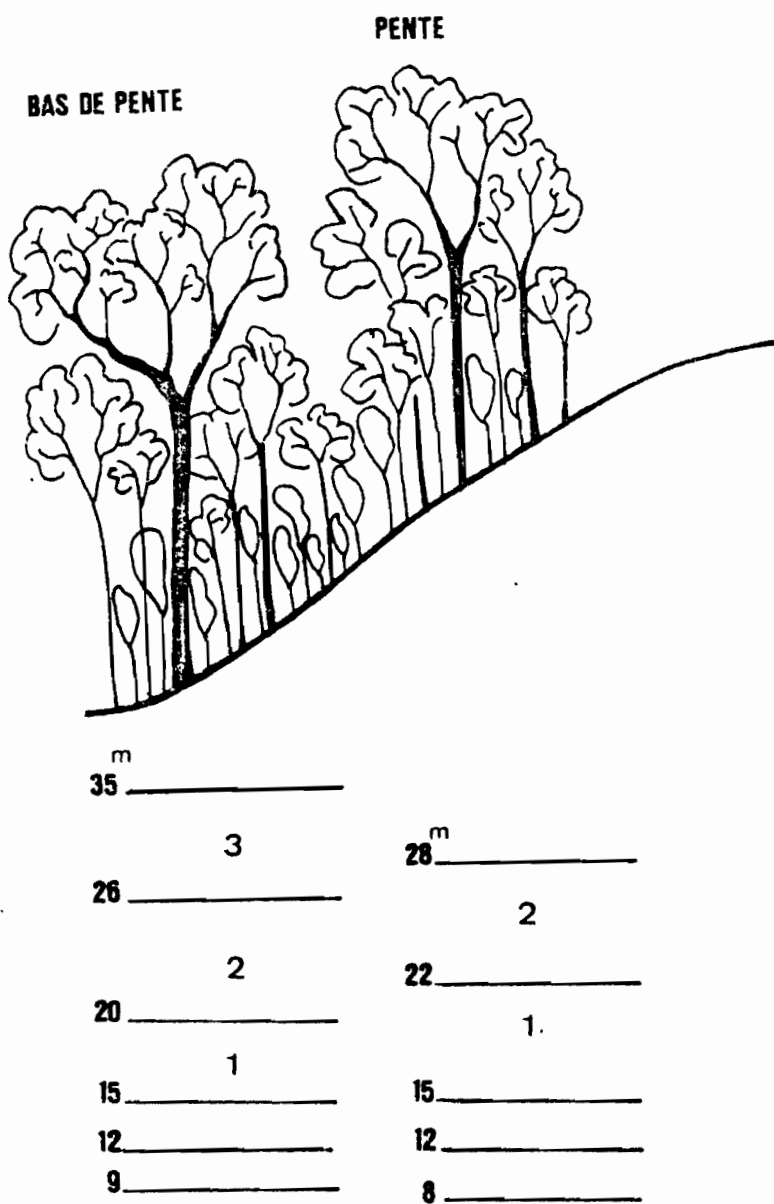


FIG. 25

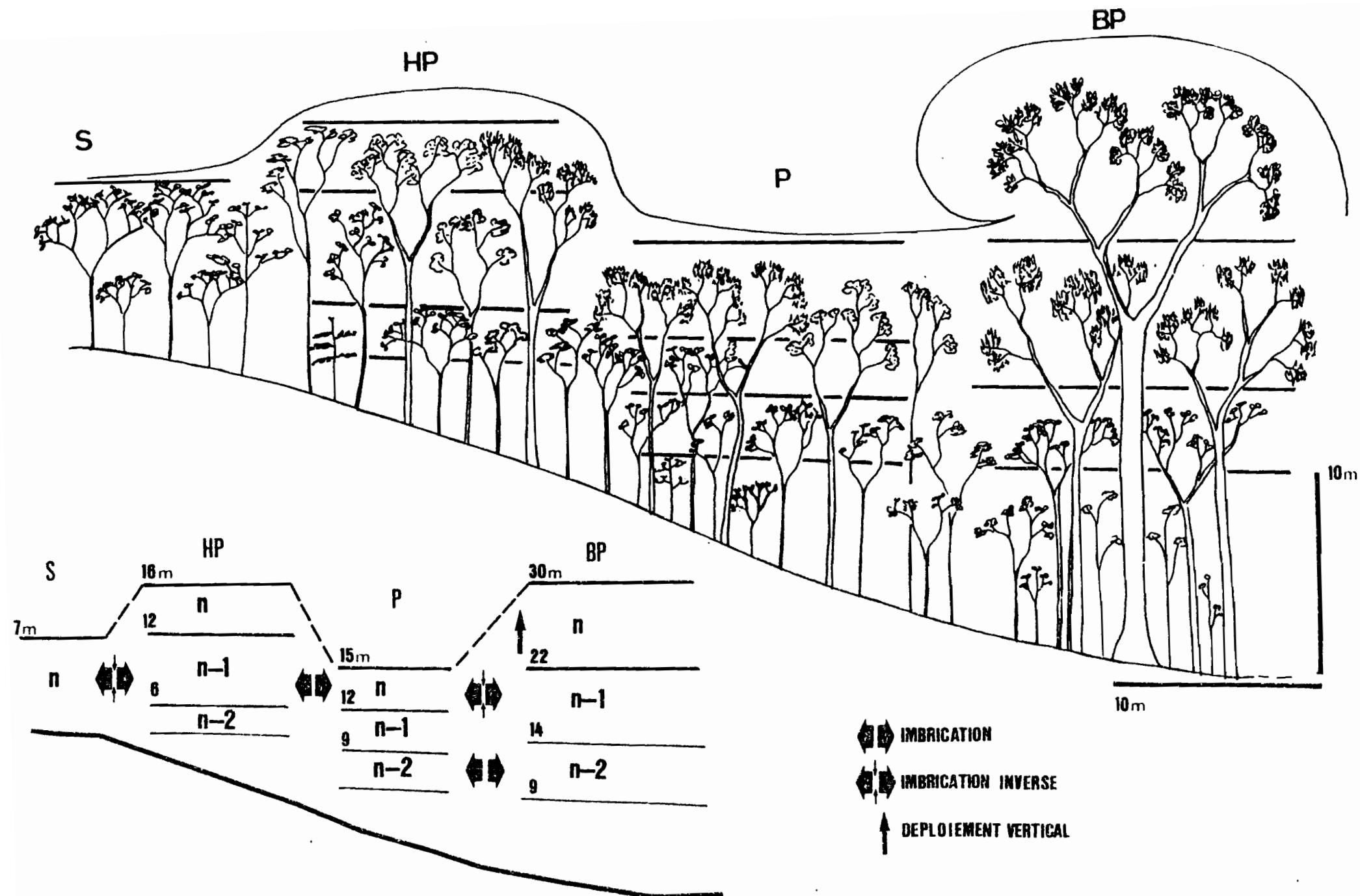


FIG. 26

Ainsi, dans une forêt d'Amazonie centrale (km 36 de la route Manaus-Itacoatiara, figure 1B), nous constatons la formation d'un nouvel hoplexol en bas de pente constitué par les feuillages d'un ensemble structural en cours de réalisation ; la forêt de bas de pente acquiert alors une architecture à trois ensembles structuraux supérieurs (figure 25).

Un deuxième exemple du déploiement vertical de la forêt située sur forte et courte pente sera illustré en Côte d'Ivoire, dans une forêt côtière, près du village de Monogaga (figure 4). Il nous permettra d'analyser un phénomène d'imbrication différent de celui décrit par OLDEMAN (1974), à savoir, l'imbrication "inverse" entre un ensemble supérieur amont et un ensemble inférieur aval.

La crête étroite et balayée par les vents marins porte une végétation de faible hauteur (7m), tandis que la forêt en bas de pente atteint 30 mètres.

Les quatre relevés sont contigus, la distance sommet-bas de pente est de 80 mètres. L'évolution des ensembles arborescents d'un relevé à l'autre montre (figure 26) :

- entre le sommet et le haut de pente, le déploiement vertical des deux hoplexols supérieurs du haut de pente, tandis que les ensembles structuraux n-1 et n-2 s'imbriquent avec l'ensemble structural supérieur du relevé de sommet (imbrication "inverse") ;
- entre le haut de pente et la pente, des imbrications (ensemble inférieur amont avec ensemble supérieur aval), mais pas de déploiement vertical de la végétation de pente ;
- entre la pente et le bas de pente, un déploiement vertical important de la forêt de bas de pente qui porte ses feuillages supérieurs au niveau de la végétation du haut de pente ; les ensembles structuraux sous-jacents s'imbriquent avec les ensembles supérieurs du relevé de pente (imbrication "inverse" - ensembles supérieurs amont / ensembles inférieurs aval).

FIGURE 26.- Imbrication et déploiement de l'architecture forestière sur pente courte à forte déclivité (forêt de Monogaga, Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire). (S : sommet ; HP : haut de pente ; P : pente ; BF : bas-fond).

Le déploiement vertical de la forêt de bas de pente aboutit à la constitution d'hoplexols supplémentaires et, lorsqu'il est bien marqué, à une imbrication "inverse" avec les ensembles structuraux de la forêt de pente.

Cette variation architecturale tient, là encore, à la fréquence d'installation et de développement des grands arbres qui est faible sur forte pente et augmente dès que la déclivité s'atténue, comme c'est le cas dans les bas de pente à l'approche du bas-fond hydromorphe. De plus, les jeunes arbres installés dans ces bas de pente bénéficient d'un entourage architectural très favorable à une croissance et un développement de type héliophile : la forêt sur pente est généralement de plus faible hauteur, dépourvue de grands arbres, et celle de bas-fond est très ouverte. L'installation de grands arbres en site de bas de pente profite également de l'abri du vent.

## RÉSUMÉ SUR LA VARIABILITÉ ARCHITECTURALE

Le propre cycle sylvigénétique qui procède par chute d'arbres et cicatrisation des trouées impose à la forêt sa variabilité architecturale et son organisation en mosaïque.

Les valeurs de la surface terrière données pour la forêt du Pará, sur relief marqué ou au contraire plat, témoignent d'une grande variabilité qui traduit, d'une parcelle à l'autre, les différents degrés du développement des ensembles arborescents supérieurs.

Les ensembles arborescents moyens, arbustifs et herbacés varient peu, car leur mise en place est précoce, déjà réalisée au stade à un ensemble structural supérieur, ce qui, par ailleurs, garantit la continuité du sous-bois si caractéristique de la forêt tropicale humide et contraste avec la discontinuité des ensembles arborescents dominants.

L'effet de pente réduit la fréquence de réalisation du grand arbre et, par là même, le degré de développement de l'architecture de la forêt. Il ne se révèle qu'au travers d'un échantillonnage important : c'est en ce sens que nous le qualifions de sous-jacent à la variabilité imposée par le cycle sylvigénétique.

Les grands arbres sont effectivement moins fréquents au niveau des pentes à forte déclivité ou des irrégularités prononcées de la surface topographique ; leur réalisation dépend aussi de la nature physique des horizons superficiels du sol, d'une manière générale, de tout facteur limitant l'enracinement.

Les phénomènes d'imbrication et de déploiement vertical de l'architecture forestière sont également liés au modelé, le déploiement se produisant sur pente courte à forte déclivité.

Ainsi, un bilan architectural d'une forêt devra non seulement rendre compte de la mosaïque par le pourcentage des différentes architectures correspondant aux phases du cycle sylvigénétique, mais aussi de la fréquence de ces phases en fonction du modelé, et préciser "l'architecture optimale réalisable" pour les différents sites topographiques.

Cette analyse de la relation architecture-modelé dégage en fait l'existence d'un segment toposéquentiel caractérisé par un gradient de variation architecturale. La topographie et les sols modulent la variabilité endogène imposée par le cycle sylvigénétique. Comme nous l'avons montré au Chapitre 3, la variabilité toposéquentielle, analysée par l'architecture, la surface terrière et le volume, n'est pas significativement différente d'une séquence à l'autre : elle permet en ce sens de caractériser une forêt. Elle traduit la réponse de l'architecture forestière à un type de modelé donné.

Soulignons enfin que, pour être représentatif, tout échantillonnage forestier quantitatif devra tenir compte de cet effet du modelé.

Dans la grande majorité des travaux traitant de la forêt tropicale humide, cette variation architecturale liée au relief est perçue. OLDEMAN (1974a) en propose une première analyse dévoilant le phénomène d'imbrication. Nous avons tenté d'en renforcer la compréhension architecturale et d'évaluer ses manifestations au plan quantitatif.

# LES PALMIERS DES FORETS D'AMAZONIE CENTRALE

---

\* Sur sol drainé (sommet, haut de pente, pente)

Astrocaryum javarense, palmier acaule (FK. 587, INPA-Ecologia)

Photo 11 : en sous-bois, les grandes feuilles, sorties du sol, s'élèvent jusqu'à 4m de haut.

Photo 12 : Inflorescence

Attalea attaleoides, palmier acaule (FK. 510, 629, INPA-Ecologia)

Photo 13 : en sous-bois, les feuilles s'élèvent jusqu'à 4m de haut.

Photo 14 : Inflorescence.

Astrocaryum munbaca et Oenocarpus minor

Photo 15 : Astrocaryum munbaca, infrutescence. (FK. 516, 565 ; INPA-Ecologia)

Photo 16 : " " , rhizome.

Photo 17 : Oenocarpus minor en sous-bois (hauteur 7m). (FK. 612 INPA-Ecologia)

Photo 18 : " " , ramification basale.

Iriartella setigera (FK. 598 ; INPA-Ecologia).

Photo 19 : en sous-bois, hauteur 7m

Photo 20 : ce palmier produit des stolons,

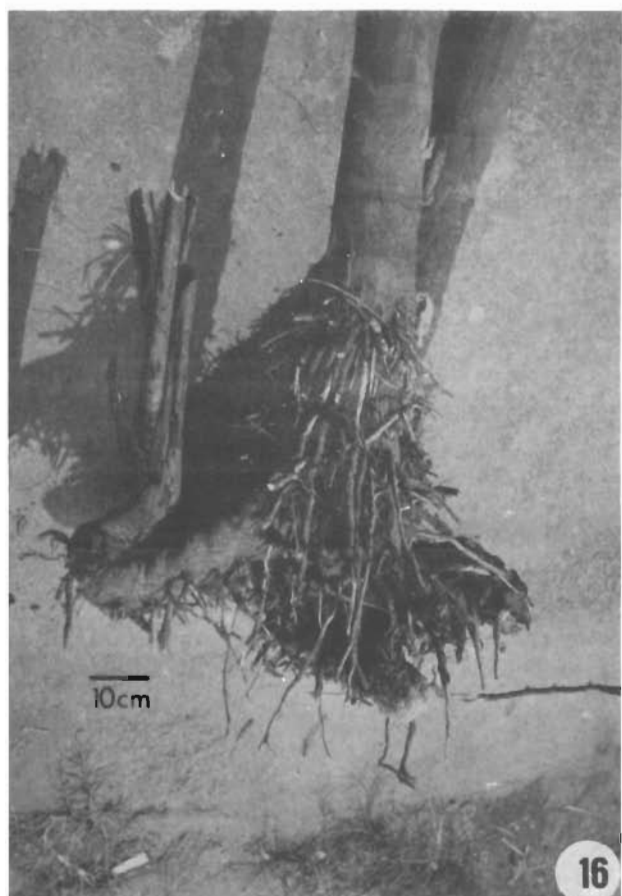
Photo 21 : à la base du stipe ;

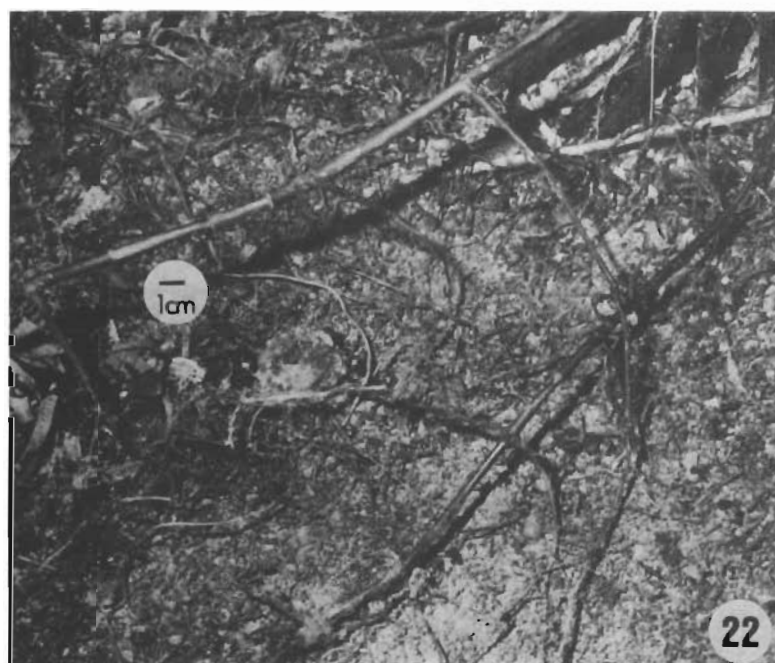
Photo 22 : les stolons courent sur la litière et s'y enracinent.











# LES PALMIERS DES FORETS D'AMAZONIE CENTRALE

---

## \* Sur sol hydromorphe

### - Zone de transition entre la pente et le bas-fond

Attalea spectabilis, palmier acaule (FK. 512, 618, INPA-Ecologia)

Photo 23 : en sous-bois, les feuilles atteignent 5m de haut

Photo 24 : inflorescence mâle et infrutescence

Photo 25 : tronc souterrain enfoui vers 0,7 m sous la surface du sol.

Son diamètre est de 15 cm.

(Pour Astrocaryum acaule également abondant dans la zone de transition,  
voir photo 50

### - En bas-fond

Jessenia bataua : abondance en bas-fond (FK. 505, INPA-ECOLOGIA)

Photo 26 : juvéniles acaules, 2 à 6 m de haut

Photo 27 : juvéniles élaborant le tronc (hauteur 8 m). Au premier plan jeune  
Mauritia flexuosa.

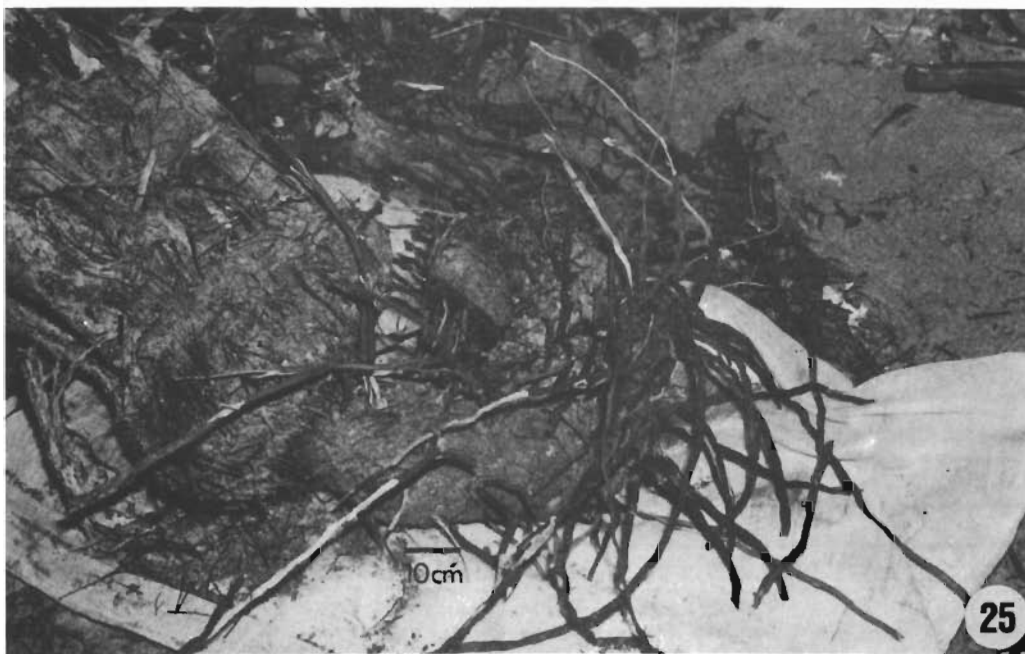
Photo 28 : adultes (hauteur 20 m)

Photo 29 : Bactris ind. (hauteur 3 m) (FK. 621, INPA-Ecologia)

Photo 30 : Manicaria martiana (hauteur 5 m) ; (FK. 519, INPA-Ecologia)

Photo 31 : Abondance de "plantules" de Jessenia bataua et de Euterpe precatoria









## C - ARCHITECTURE COMPARÉE DE FORÊTS TROPICALES HUMIDES

---

Différents exemples nous ont permis d'illustrer la mosaïque forestière, de mettre en évidence l'effet de la déclivité et autres facteurs limitant le développement des arbres, et de considérer les variations de l'architecture forestière en fonction du modelé.

Nous confronterons maintenant les architectures de forêts situées en différentes régions des tropiques humides.

Cette étude comparée portera tout d'abord *sur* deux forêts d'Amazonie brésilienne, toutes deux forêts sempervirentes tropicales humides de terre ferme : l'une située en Amazonie centrale, dont l'architecture a été analysée au Chapitre 4 ; l'autre, située en Amazonie du Pará, comprend trois nouvelles régions forestières qui nous permettront au-delà de l'étude comparée, d'augmenter l'échantillonnage traité au Chapitre 3 et d'en vérifier les conclusions.

Les résultats obtenus seront confrontés aux forêts du Sud-Ouest ivoirien analysées au Chapitre 4, puis à deux études architecturales conduites en Guyane française et au Mexique.

Au cours de ces comparaisons, nous rechercherons les niveaux constants de l'architecture des forêts tropicales humides, au-delà de la variation géographique et de la variabilité imposée par le cycle sylvigénétique et le modelé, en nous attachant à la nature et au nombre des ensembles structuraux réalisés qui marqueront autant d'état de spécialisation des plantes forestières.



## CHAPITRE 5

### L'ARCHITECTURE COMPARÉE DE DEUX FORÊTS D'AMAZONIE BRÉSILIENNE

La forêt d'Amazonie centrale, aux environs de Manaus, présente une physionomie tout à fait différente de celle des forêts de la vallée du Tocantins. Les deux régions sont soumises à un climat tropical humide, la pluviosité annuelle est de 2,5m, la saison sèche est nettement plus marquée dans la région du Pará concernée (cf. Présentation).

Dans la Station expérimentale de Sylviculture tropicale de l'INPA, en forêt primaire, a été construite une tour de 45m de hauteur qui émerge de la végétation et permet d'observer une voûte continue, vers 25-30 mètres, que percent et dominent quelques rares feuillages qui peuvent atteindre 40 mètres de haut.

La voûte des forêts étudiées du Pará est discontinue et dominée par de très grands arbres, pour l'Amazonie, dépassant 45m en hauteur, qui s'en détachent nettement.

La présence d'espèces pouvant atteindre de fortes dimensions conditionne la dynamique forestière.

Dans un premier temps, nous confronterons ces deux forêts amazoniennes en dégageant l'impact des grands arbres sur l'architecture, tant dans ses dimensions verticales que horizontales, au travers du cycle sylvigénétique.

Dans un second temps, nous tenterons de relier les différences architecturales constatées entre ces forêts à l'absence, la présence ou l'abondance de trois types biologiques : les palmiers acaules, les palmiers arborescents et les lianes.

TABLEAU 41.- Familles végétales recensées sur 0.48 ha dans 3 forêts des marges du Tocantins (individus de circonférence égale ou supérieure à 0.05m).

|        |                  |     |         |                 |    |
|--------|------------------|-----|---------|-----------------|----|
| ZONE 5 | Leguminosae      | 139 | 13.48 % | Simaroubaceae   | 11 |
|        | Burseraceae      | 126 | 12.22 % | Myristicaceae   | 10 |
|        | Euphorbiaceae    | 114 | 11.06 % | Guttiferae      | 8  |
|        | Annonaceae       | 84  | 8.15 %  | Olacaceae       | 5  |
|        | Lecythidaceae    | 60  | 5.82 %  | Quinaceae       | 5  |
|        | Meliaceae        | 54  |         | Apocynaceae     | 4  |
|        | Moraceae         | 53  |         | Anacardiaceae   | 4  |
|        | Sapindaceae      | 53  |         | Boraginaceae    | 3  |
|        | Monimiaceae      | 37  |         | Bignoniaceae    | 3  |
|        | Bombacaceae      | 33  |         | Melastomaceae   | 3  |
|        | Rutaceae         | 32  |         | Tiliaceae       | 3  |
|        | Lauraceae        | 28  |         | Loganiaceae     | 3  |
|        | Chrysobalanaceae | 26  |         | Erythroxylaceae | 3  |
|        | Sapotaceae       | 22  |         | Menispermaceae  | 2  |
|        | Violaceae        | 22  |         | Hippocrateaceae | 1  |
|        | Myrtaceae        | 21  |         | Ochnaceae       | 1  |
|        | Flacourtiaceae   | 18  |         | Verbenaceae     | 1  |
|        | Sterculiaceae    | 14  |         | Connaraceae     | 1  |
|        | Nyctaginaceae    | 11  |         | Linaceae        | 1  |
|        | Rubiaceae        | 11  |         | Rhizophoraceae  | 1  |
| ZONE 6 | Meliaceae        | 271 | 28.53 % | Quinaceae       | 10 |
|        | Leguminosae      | 120 | 12.63 % | Rubiaceae       | 10 |
|        | Lecythidaceae    | 74  | 7.79 %  | Euphorbiaceae   | 9  |
|        | Apocynaceae      | 73  | 7.68 %  | Myrtaceae       | 9  |
|        | Sapindaceae      | 41  |         | Menispermaceae  | 5  |
|        | Annonaceae       | 39  |         | Anacardiaceae   | 4  |
|        | Moraceae         | 38  |         | Bignoniaceae    | 3  |
|        | Burseraceae      | 34  |         | Ochnaceae       | 3  |
|        | Chrysobalanaceae | 32  |         | Araliaceae      | 2  |
|        | Monimiaceae      | 27  |         | Elaeocarpaceae  | 2  |
|        | Bombacaceae      | 24  |         | Nyctaginaceae   | 2  |
|        | Sapotaceae       | 22  |         | Simaroubaceae   | 2  |
|        | Lauraceae        | 16  |         | Verbenaceae     | 2  |

TABLEAU 41.- suite

---

|         |                  |     |         |                |    |
|---------|------------------|-----|---------|----------------|----|
| ZONE 6  | Sterculiaceae    | 16  |         | Connaraceae    | 2  |
| (suite) | Boraginaceae     | 15  |         | Guttiferae     | 1  |
|         | Violaceae        | 15  |         | Olacaceae      | 1  |
|         | Flacourtiaceae   | 14  |         | Rutaceae       | 1  |
|         | Myristicaceae    | 10  |         | Tiliaceae      | 1  |
| <br>    |                  |     |         |                |    |
| ZONE 8  | Leguminosae      | 229 | 22.41 % | Flacourtiaceae | 13 |
|         | Burseraceae      | 101 | 9.88 %  | Verbenaceae    | 11 |
|         | Moraceae         | 92  | 9.00 %  | Simaroubaceae  | 10 |
|         | Annonaceae       | 68  | 6.65 %  | Euphorbiaceae  | 9  |
|         | Lecythidaceae    | 59  | 5.77 %  | Sterculiaceae  | 7  |
|         | Monimiaceae      | 54  |         | Celastraceae   | 6  |
|         | Lauraceae        | 46  |         | Anacardiaceae  | 4  |
|         | Meliaceae        | 42  |         | Apocynaceae    | 4  |
|         | Sapindaceae      | 39  |         | Guttiferae     | 4  |
|         | Chrysobalanaceae | 37  |         | Araliaceae     | 3  |
|         | Nyctaginaceae    | 32  |         | Combretaceae   | 3  |
|         | Capparidaceae    | 28  |         | Melastomaceae  | 3  |
|         | Myrtaceae        | 22  |         | Tiliaceae      | 3  |
|         | Rubiaceae        | 19  |         | Violaceae      | 3  |
|         | Sapotaceae       | 19  |         | Ebenaceae      | 2  |
|         | Myristicaceae    | 17  |         | Olacaceae      | 2  |
|         | Boraginaceae     | 16  |         | Ochnaceae      | 1  |
|         | Bombacaceae      | 14  |         |                |    |

---

## LES FORETS DES MARGES DU TOCANTINS

### 1. PRESENTATION DES ZONES 5, 6 et 8

Ces forêts sont caractérisées par la présence de très grands arbres, principalement du noyer du Brésil, Bertholettia excelsa (Lecythidaceae), dont le port marque la physionomie de la végétation. Elles sont d'ailleurs dénommées "castanhal" (terme dérivé du nom vernaculaire brésilien de l'espèce : "castanheira do Pará").

Il existe une riche bibliographie sur le noyer du Brésil (ou du Pará), surtout sur sa noix (VILLEGAS 1978), mais peu de travaux ont traité de son écologie, exceptées des remarques disséminées dans les ouvrages botaniques ou forestiers.

La récolte et la vente de la noix du Brésil restent l'une des principales activités des "caboclos" installés sur les rives du grand fleuve (DIAS 1959). Des bateaux assurent le transport des noix vers Belém d'où elles sont redistribuées à l'intérieur du Brésil ou exportées vers l'Europe ou les Etats-Unis d'Amérique. L'importance du trafic a été recensée à 20 667 tonnes en 1975 et 25 681 tonnes en 1977 selon les statistiques officielles brésiliennes, pour le seul état du Pará.

L'analyse portera sur trois zones forestières (5, 6 et 8 ; figure 1A). Pour chacune, deux toposéquences ont été décrites selon les sites de sommet, haut de pente, pente et bas-fond. Chaque relevé morpho-structural a été accompagné de la mesure des diamètres et des hauteurs dans les conditions déjà définies.

Le relief des zones 6 et 8, situées sur la rive droite du fleuve, est semblable à celui décrit pour la zone 1 (figure 14), avec cependant, des secteurs hydromorphes mieux marqués. Le relief de la zone 5, située sur la rive gauche, est moins accentué, avec des bas-fonds hydromorphes bien développés.

Le tableau 41 présente la composition en familles végétales pour les trois zones considérées, recensant les individus de circonférence égale ou supérieure à 0.05m. Sur 0.48 hectare, la zone 5 porte 1 030 individus répartis en 40 familles ; la zone 6, 950 en 36 familles ; la zone 8,

1022 en 35 familles. Les résultats sont donc très voisins. Sur les dix premières familles de chaque zone, 8 sont communes : Leguminosae, Burseraceae, Annonaceae, Lecythidaceae, Meliaceae, Moraceae, Sapindaceae et Monimiaceae. Les Euphorbiaceae sont particulièrement abondantes dans la zone 5, les Meliaceae dans la zone 6 et les Moraceae dans la zone 8.

Les zones 5 et 8 se trouvent à la limite nord de l'aire du Babaçu (*Attalea speciosa*) présent dans une seule séquence de la zone 8 et dans les bas-fonds de la zone 5 ; ce grand palmier est souvent associé au *Bertholettia excelsa* (PIRES 1979).

## 2. ARCHITECTURE ET COMPOSITION FLORISTIQUE

### a) Les ensembles arborescents supérieurs

#### \* L'architecture

L'architecture totalement réalisée présente trois ensembles structuraux au-dessus de 14-15 mètres : le premier dispose ses feuillages entre 14-15 et 20-22m selon les relevés, le deuxième entre 22 et 28-30m, l'ensemble supérieur culminant vers 40-45m.

Nos relevés ont été effectués sans tenir compte au préalable de l'architecture de la forêt, nous avons seulement évité les zones de grands chablis qui sont particulièrement fréquents dans les sites de sommet et bas-fond.

L'architecture à trois ensembles structuraux supérieurs est fréquente en sommet, haut de pente (respectivement 5 relevés sur 6) et en pente (4 relevés sur 6) ; les relevés de bas-fond ne présentent que deux ensembles structuraux au-dessus de 15m, un relevé n'en montrant qu'un seul (tableau 42)

TABLEAU 42 .- Nombre d'ensembles structuraux supérieurs réalisés ou en cours de réalisation dans les forêts à *Bertholettia excelsa* des marges du Tocantins.

|               | Z O N E 5 |   | Z O N E 6 |   | Z O N E 8 |   |
|---------------|-----------|---|-----------|---|-----------|---|
| Sommet        | 2         | 3 | 3         | 3 | 3         | 3 |
| Haut de pente | 3         | 3 | 3         | 3 | 2         | 3 |
| Pente         | 3         | 3 | 3         | 2 | 3         | 2 |
| Bas-fond      | 2         | 2 | 1         | 2 | 2         | 2 |

Lorsqu'ils sont bien développés, les trois ensembles d'arbres du présent sont verticalement bien distincts (figure 27). Leurs feuillages se superposent sans imbrication : aux feuillages du premier correspondent les branches maîtresses du deuxième ; aux feuillages du deuxième, les branches maîtresses où le tronc des arbres dominants.

Cette individualisation dans l'espace de l'ensemble supérieur qui domine largement les végétaux sous-jacents, est bien caractéristique de ces forêts des marges du Tocantins.

#### \* Les principales composantes floristiques

L'ensemble structural supérieur (n) est, pour les trois zones considérées, floristiquement semblables, essentiellement constitué de Bertholettia excelsa, l'espèce la plus fréquente et de très grandes dimensions, Alexa grandiflora, Anacardium giganteum, Astronium lecointei, Viola elongata, avec d'autres espèces des genres Hymenolobium, Parkia, Cedrelinga, Eschweilera, Enterolobium, Tetragastris, Pithecolobium, Tachigalia, Inga...

FIGURE 27 : L'architecture de la forêt à *Bertholletia excelsa* des marges de Tocantins dans l'état du Pará.  
(ES : ensemble structural).

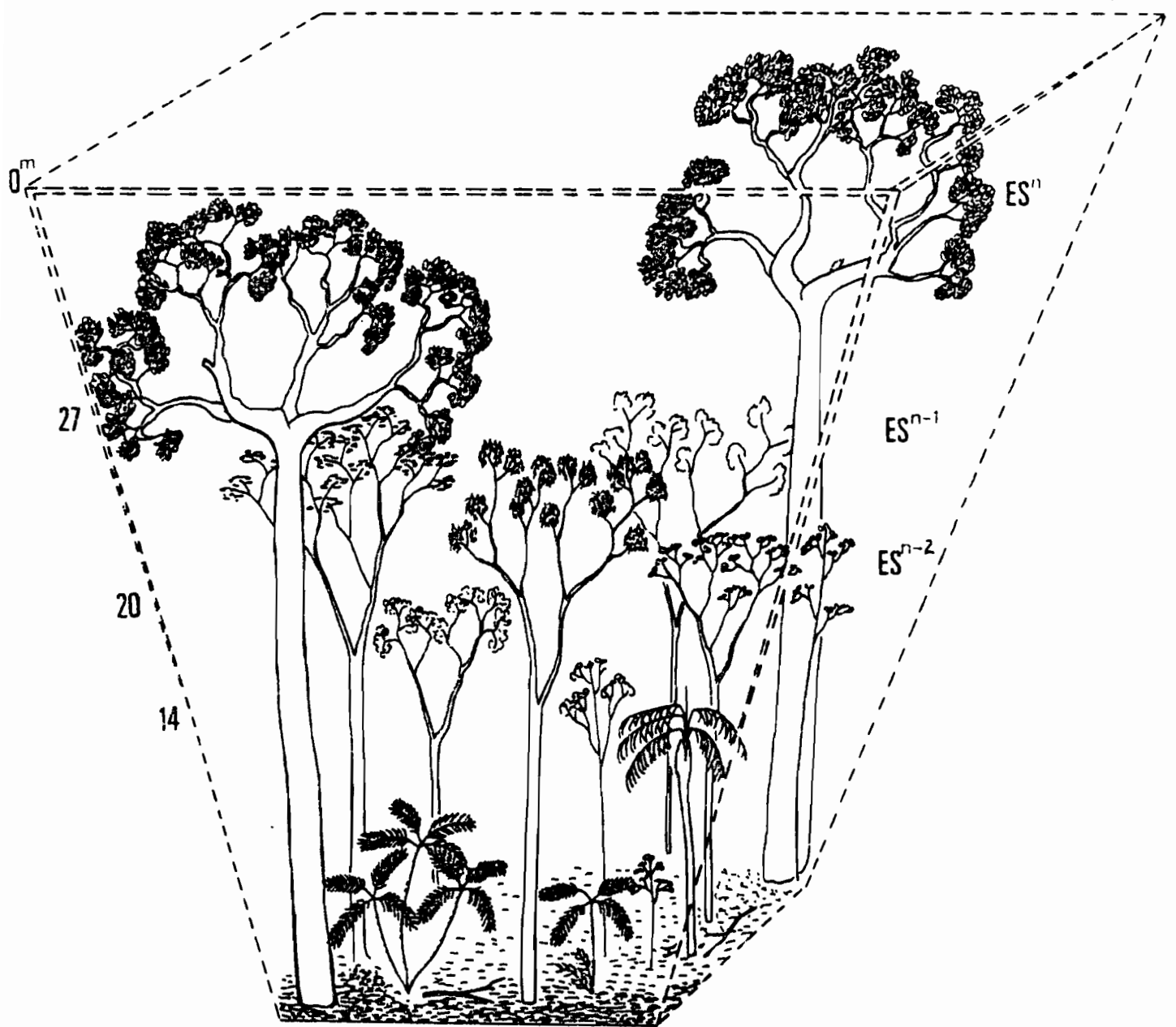


FIG. 27

TABLEAU 43.- Répartition en classes diamétriques dans les forêts des zones 5, 6 et 8, région du Tocantins, Amazonie du Pará

| !-----!                                            | !-----!                                                    | !-----!         | !-----!       | !-----!     |
|----------------------------------------------------|------------------------------------------------------------|-----------------|---------------|-------------|
| ! Limite infé-! Zone 5 ! Zone 6 ! Zone 8 ! Total ! | ! rieuse de la! (0.96ha) ! (0.96ha) ! (0.48ha) ! (2.4ha) ! | ! classe dia- ! | ! matricque ! | ! (en cm) ! |
| !-----!                                            | !-----!                                                    | !-----!         | !-----!       | !-----!     |
| ! 15 !                                             | ! 58 !                                                     | ! 64 !          | ! 29 !        | ! 151 !     |
| ! 20 !                                             | ! 34 !                                                     | ! 35 !          | ! 17 !        | ! 96 !      |
| ! 25 !                                             | ! 32 !                                                     | ! 21 !          | ! 7 !         | ! 70 !      |
| ! 30 !                                             | ! 23 !                                                     | ! 9 !           | ! 7 !         | ! 39 !      |
| ! 35 !                                             | ! 20 !                                                     | ! 12 !          | ! 10 !        | ! 42 !      |
| ! 40 !                                             | ! 11 !                                                     | ! 8 !           | ! 3 !         | ! 22 !      |
| ! 45 !                                             | ! 6 !                                                      | ! 6 !           | ! 4 !         | ! 16 !      |
| ! 50 !                                             | ! 6 !                                                      | ! 4 !           | ! 2 !         | ! 12 !      |
| ! 55 !                                             | ! 5 !                                                      | ! 1 !           | ! !           | ! 6 !       |
| ! 60 !                                             | ! 2 !                                                      | ! 5 !           | ! !           | ! 7 !       |
| ! 65 !                                             | ! 1 !                                                      | ! 3 !           | ! !           | ! 4 !       |
| ! 70 !                                             | ! 1 !                                                      | ! 2 !           | ! 1 !         | ! 4 !       |
| ! 75 !                                             | ! !                                                        | ! 4 !           | ! 1 !         | ! 5 !       |
| ! 80 !                                             | ! 3 !                                                      | ! !             | ! 1 !         | ! 4 !       |
| ! 85 !                                             | ! 1 !                                                      | ! 1 !           | ! !           | ! 2 !       |
| ! 90 !                                             | ! !                                                        | ! !             | ! !           | ! !         |
| ! 95 !                                             | ! !                                                        | ! 3 !           | ! !           | ! 3 !       |
| ! 100 !                                            | ! !                                                        | ! !             | ! !           | ! !         |
| ! 105 !                                            | ! 1 !                                                      | ! !             | ! !           | ! 1 !       |
| ! 110 !                                            | ! !                                                        | ! !             | ! 1 !         | ! 1 !       |
| ! 115 !                                            | ! !                                                        | ! !             | ! !           | ! !         |
| ! 120 !                                            | ! 1 !                                                      | ! !             | ! !           | ! 1 !       |
| ! 125 !                                            | ! 1 !                                                      | ! 1 !           | ! !           | ! 2 !       |
| ! 130 !                                            | ! !                                                        | ! !             | ! !           | ! !         |
| ! 135 !                                            | ! !                                                        | ! 1 !           | ! 1 !         | ! 2 !       |
| ! 140 !                                            | ! !                                                        | ! !             | ! !           | ! !         |
| ! 145 !                                            | ! 1 !                                                      | ! 1 !           | ! !           | ! 2 !       |
| ! 155 !                                            | ! 1 !                                                      | ! !             | ! !           | ! 1 !       |
| ! 165 !                                            | ! !                                                        | ! !             | ! 1 !         | ! 1 !       |
| ! 180 !                                            | ! !                                                        | ! 2 !           | ! !           | ! 2 !       |
| ! 190 !                                            | ! !                                                        | ! 1 !           | ! !           | ! 1 !       |
| ! 225 !                                            | ! !                                                        | ! !             | ! 1 !         | ! 1 !       |
| ! 250 !                                            | ! !                                                        | ! 1 !           | ! !           | ! 1 !       |
| !-----!                                            | !-----!                                                    | !-----!         | !-----!       | !-----!     |

TABLEAU 44.- Les peuplements arborescents des zones 5, 6 et 8, région du Tocantins, Amazonie du Pará.

| Ø ≥ 0.4m (sur 0.96ha/zone)                                                                                                                                             |                                                                               |  |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------|--|
| Nombre d'individus par famille                                                                                                                                         | % de la surface<br>terrière calculée<br>à partir de 0.05m<br>de circonférence |  |
| ZONE 5                                                                                                                                                                 |                                                                               |  |
| 9 Lecythidaceae ( <u>Eschweilera</u> 3,<br><u>Bertholletia excelsa</u> 6)                                                                                              | 24.80 %                                                                       |  |
| 11 Burseraceae ( <u>Tetragastris</u> 5, <u>Protium</u> 6)                                                                                                              | 7.41 %                                                                        |  |
| 3 Anacardiaceae ( <u>Anacardium giganteum</u> 3,<br><u>Astronium lecointei</u> 1)                                                                                      | 6.86 %                                                                        |  |
| 5 Leguminosae ( <u>Swartzia</u> 1, <u>Tachigalia</u> 1,<br><u>Inga</u> 1, <u>Pithecolobium</u> 1, <u>Dialium guianense</u> 1)                                          | 4.33 %                                                                        |  |
| 2 Sapotaceae ( <u>Micropholis</u> )                                                                                                                                    | 2.08 %                                                                        |  |
| 1 Euphorbiaceae                                                                                                                                                        | 1.77 %                                                                        |  |
| 3 Chrysobalanaceae ( <u>Licania</u> )                                                                                                                                  | 1.71 %                                                                        |  |
| 2 Moraceae ( <u>Brosimum</u> )                                                                                                                                         | 1.05 %                                                                        |  |
| 1 Tiliaceae                                                                                                                                                            | 0.88 %                                                                        |  |
| 1 Verbenaceae ( <u>Vitex</u> )                                                                                                                                         | 0.78 %                                                                        |  |
| 1 Flacourtiaceae                                                                                                                                                       | 0.68 %                                                                        |  |
| 1 Myristicaceae ( <u>Virola</u> )                                                                                                                                      | 0.53 %                                                                        |  |
| ---                                                                                                                                                                    | -----                                                                         |  |
| 40                                                                                                                                                                     | 52.77 %                                                                       |  |
| ZONE 6                                                                                                                                                                 |                                                                               |  |
| 19 Lecythidaceae ( <u>Eschweilera</u> 14,<br><u>Bertholletia excelsa</u> 5)                                                                                            | 43.31 %                                                                       |  |
| 16 Leguminosae ( <u>Cedrelinga</u> 3, <u>Inga</u> 4,<br><u>Alexa grandiflora</u> 5, <u>Tachigalia</u> 1,<br><u>Enterolobium</u> 1, <u>Parkia</u> 1, <u>Hymenaea</u> 1) | 19.44 %                                                                       |  |
| 2 Anacardiaceae ( <u>Anacardium giganteum</u> )                                                                                                                        | 3.09 %                                                                        |  |
| 2 Burseraceae ( <u>Protium</u> et <u>Tetragastris</u> )                                                                                                                | 1.76 %                                                                        |  |
| 1 Flacourtiaceae ( <u>Laetia</u> )                                                                                                                                     | 0.84 %                                                                        |  |
| 1 Moraceae ( <u>Cecropia</u> )                                                                                                                                         | 0.47 %                                                                        |  |
| 1 Annonaceae ( <u>Rollinia</u> )                                                                                                                                       | 0.34 %                                                                        |  |
| 1 Sapotaceae ( <u>Pouteria</u> )                                                                                                                                       | 0.34 %                                                                        |  |
| ---                                                                                                                                                                    | -----                                                                         |  |
| 43                                                                                                                                                                     | 71.58 %                                                                       |  |

(Suite du tableau 44)

|                                                                                   |         |   |
|-----------------------------------------------------------------------------------|---------|---|
| !-----!                                                                           |         |   |
| ! <u>ZONE 8</u>                                                                   |         | ! |
| ! 5 Lecythidaceae ( <u>Bertholletia excelsa</u> 5)                                | 33.98 % | ! |
| ! 13 Leguminosae ( <u>Sclerolobium</u> 1, <u>Ormosia</u> 1, 11 ?)                 | 11.23 % | ! |
| ! 1 Sapotaceae                                                                    | 2.77 %  | ! |
| ! 2 Anacardiaceae ( <u>Anacardium giganteum</u> )                                 | 2.76 %  | ! |
| ! 3 Burseraceae ( <u>Protium insigne</u> 1,<br>! <u>Tetragastris altissima</u> 2) | 2.44 %  | ! |
| ! 1 Lauraceae                                                                     | 1.00 %  | ! |
| ! 1 arbre mort                                                                    | 0.74 %  | ! |
| ! 1 Celastraceae ( <u>Goupia glabra</u> )                                         | 0.60 %  | ! |
| ! 1 Moraceae ( <u>Pourouma</u> )                                                  | 0.43 %  | ! |
| !---                                                                              | -----   | ! |
| ! 28                                                                              | 55.95 % | ! |
| !-----!                                                                           |         |   |

L'ensemble structural (n-1) comprend Dialium guianense, Minguartia guianensis, Simarouba amara, Corythophora alta, et des espèces des genres Ocotea, Pouteria, Micropholis, Tetragastris, Eschweilera, Guarea, Tachigalia, Protium, Laetia, Cecropia, Casearia, Inga...

L'ensemble structural (n-2) est surtout composé par Theobroma grandiflora, Theobroma speciosum, et des espèces des genres Neea, Siparuna, Protium, Inga...

Les espèces et genres cités ont été fréquemment rencontrés. Certains genres comme Inga, Tetragastris, Eschweilera, etc... présentent des espèces dans les trois ensembles, ils ont donc des tempéraments bien définis et différents. Ainsi, en Guyane française, PONCY (1981) insiste "sur l'importance quantitative et qualitative du genre Inga en forêt primaire."

Les espèces héliophiles des genres Laetia, Cecropia, Casearia, souvent rencontrées dans l'ensemble structural (n-1) des parcelles avec trois ensembles structuraux supérieurs, se maintiennent sous les interstices de l'ensemble arborescent dominant constitué de très grands arbres distants les uns des autres : entre deux géants, les arbres de l'ensemble sous-jacent disposent leur couronne à la pleine lumière. C'est ainsi d'ailleurs que l'on rencontre des palmiers parmi ces arbres des ensembles (n-2) et (n-1) comme Oenocarpus bacaba, Oenocarpus distichus, Attalea regia et Attalea speciosa.

\* Répartition en classes diamétriques, surface terrière  
et volume.

La répartition en classes diamétriques (tableau 43) donnée pour 0.96 hectare pour les zones 5 et 6 et 0.48 hectare pour la zone 8 témoigne de la fréquence élevée des forts diamètres (supérieurs à 1.2m).

La surface terrière calculée pour tous les troncs de circonférence égale ou supérieure à 0.05m est respectivement de 31m<sup>2</sup>/ha pour les zones 5 et 8, et de 40m<sup>2</sup>/ha pour la zone 6 où la concentration en forts diamètres est particulièrement importante (4 arbres au-dessus de 1.8m pour 0.96ha).

La surface terrière calculée pour les diamètres égaux ou supérieurs à 0.4m, sur 0.96ha, représente 53 % de la valeur à 0.05m de circonférence pour la zone 5 avec 40 arbres de 12 familles, 56 % pour la zone 8 avec 28 arbres de 8 familles et 71.5 % pour la zone 6 avec 43 arbres de 8 familles (tableau 44).

Le tableau 45 témoigne de la forte variabilité des paramètres quantitatifs dans les trois zones étudiées ; nous en tirerons les valeurs extrêmes :

- Surface terrière -

Zone 5 : de 15.62 à 66.95 m<sup>2</sup>/ha

Zone 6 : de 18.33 à 75.08 m<sup>2</sup>/ha

Zone 8 : de 23.04 à 49.63 m<sup>2</sup>/ha

- Volume -

Zone 5 : de 21.5 à 163 m<sup>3</sup>/1200 m<sup>2</sup>

Zone 6 : de 21 à 192.5 m<sup>3</sup>/1200m<sup>2</sup>

Zone 8 : de 31 à 117.5 m<sup>3</sup>/1200m<sup>2</sup>

Une telle variabilité contraste avec la faible différence entre les moyennes calculées par toposéquences :

- Surface terrière -

Zone 5 : 28.79 à 32.24 m<sup>2</sup>/ha

Zone 6 : 38.6 à 40.8 m<sup>2</sup>/ha

Zone 8 : 29.75 à 31.64 m<sup>2</sup>/ha

TABLEAU 45.- Variabilité des paramètres quantitatifs dans les zones 5, 6 et 8, région du Tocantins, Amazonie du Pará.

---

| A - SURFACE TERRIERE (m2/ha) |       |   |       |   |       |   |       |   |                            |
|------------------------------|-------|---|-------|---|-------|---|-------|---|----------------------------|
| <u>ZONE 5</u>                |       |   |       |   |       |   |       |   |                            |
| !                            | S     | ! | HP    | ! | P     | ! | BF    | ! | Moyenne de la toposéquence |
|                              | 24.29 |   | 66.95 |   | 22.48 |   | 15.62 |   | 32.24                      |
|                              | 35.50 |   | 19.22 |   | 29.22 |   | 33.24 |   | 28.79                      |
| <u>ZONE 6</u>                |       |   |       |   |       |   |       |   |                            |
|                              | S     |   | HP    |   | P     |   | BF    |   |                            |
|                              | 44.52 |   | 51.89 |   | 42.25 |   | 24.53 |   | 40.80                      |
|                              | 39.59 |   | 75.08 |   | 21.40 |   | 18.33 |   | 38.60                      |
| <u>ZONE 8</u>                |       |   |       |   |       |   |       |   |                            |
|                              | S     |   | HP    |   | P     |   | BF    |   |                            |
|                              | 23.51 |   | 27.04 |   | 49.63 |   | 26.38 |   | 31.64                      |
|                              | 32.10 |   | 31.93 |   | 23.04 |   | 31.98 |   | 29.75                      |
| B - VOLUME (m3/1200m2)       |       |   |       |   |       |   |       |   |                            |
| <u>ZONE 5</u>                |       |   |       |   |       |   |       |   |                            |
|                              | S     |   | HP    |   | P     |   | BF    |   |                            |
|                              | 32    |   | 163   |   | 34    |   | 21.5  |   | 62.5                       |
|                              | 64    |   | 32    |   | 64    |   | 62.5  |   | 55.5                       |
| <u>ZONE 6</u>                |       |   |       |   |       |   |       |   |                            |
|                              | S     |   | HP    |   | P     |   | BF    |   |                            |
|                              | 90.5  |   | 105.5 |   | 96    |   | 45.5  |   | 84.5                       |
|                              | 93    |   | 192.5 |   | 31    |   | 21    |   | 84.5                       |
| <u>ZONE 8</u>                |       |   |       |   |       |   |       |   |                            |
|                              | S     |   | HP    |   | P     |   | BF    |   |                            |
|                              | 31    |   | 40    |   | 117.5 |   | 48    |   | 59                         |
|                              | 63    |   | 61    |   | 34    |   | 58.5  |   | 54                         |

---

## - Volume -

- Zone 5 : 55.5 à 62.5 m<sup>2</sup>/1200m<sup>2</sup>
- Zone 6 : 84.5 m<sup>2</sup>/1200m<sup>2</sup> pour les deux séquences malgré des variations importantes au sein de chaque séquence, de 21 à 192.5 m<sup>3</sup>/1200m<sup>2</sup> et de 45.5 à 105.5 m<sup>2</sup>/1200m<sup>2</sup>.
- Zone 8 : 54 à 59 m<sup>3</sup>/1200m<sup>2</sup>.

Si l'on considère pour chaque zone, les moyennes de l'ensemble sommet et haut de pente d'une part, pente et bas-fond d'autre part, leur différence est, pour les trois zones, plus importante que celle obtenue entre les moyennes toposéquentielles (tableau 46).

Ceci montre bien la réalité d'un segment toposéquentiel de végétation et indique, une fois encore, que tout échantillonnage en forêt tropicale humide doit tenir compte du modelé et gagne à être réparti selon la séquence topographique. Remarquons que, pour la zone 8, c'est l'ensemble pente et bas-fond qui présente la plus forte moyenne en raison d'une valeur très élevée obtenue dans un relevé de pente (tableau 45).

TABLEAU 46. - Comparaison entre moyennes par sites topographiques et moyennes toposéquentielles pour les zones 5, 6 et 8. Amazonie du Pará.

| ZONES                                          | - Surface terrière (m <sup>2</sup> /ha) |                         | $\Delta$ (1-2) | Différences entre les moyennes toposéquentielles |
|------------------------------------------------|-----------------------------------------|-------------------------|----------------|--------------------------------------------------|
|                                                | (1)<br>Sommet + haut de pente           | (2)<br>Pente + Bas-fond |                |                                                  |
| 5                                              | 36.49                                   | 32.33                   | 4.16           | 3.45                                             |
| 6                                              | 52.77                                   | 26.63                   | 26.14          | 2.2                                              |
| 8                                              | 28.65                                   | 32.76                   | 4.11           | 1.89                                             |
| - Volume (m <sup>3</sup> /1200m <sup>2</sup> ) |                                         |                         |                |                                                  |
| 5                                              | 72.75                                   | 45.5                    | 27.25          | 7                                                |
| 6                                              | 120.25                                  | 48.37                   | 71.88          | 0                                                |
| 8                                              | 48.75                                   | 64.5                    | 15.75          | 5                                                |

b) Les ensembles arborescents moyens

Dans les trois zones, le nombre d'hoplexols au niveau arborescent moyen varie de 1 à 2 (tableau 47), et, dans tous les cas, il comprend des feuillages d'arbres d'avenir. Les arbres du présent sont développés dans 5 relevés où ils constituent un ensemble structural bien individualisé.

Les ensembles structuraux du niveau arborescent moyen ne forment pas une "strate de feuillage" continue, les arbres s'y répartissent par îlot. Les espèces les plus fréquemment rencontrées appartiennent aux genres Rollinia, Bocageopsis, Duguetia, Unonopsis, Guatteria, Stryphnodendron, Cordia, Eugenia, etc... Les Annonaceae y sont particulièrement bien représentées.

TABLEAU 47.- Nombre d'hoplexols dans les forêts à Bertholletia excelsa des marges du Tocantins, Amazonie du Pará.

| ZONE 5                          | Sommet |    | Haut de pente |    | Pente |    | Bas-fond |    |
|---------------------------------|--------|----|---------------|----|-------|----|----------|----|
| Niveau arborescent supérieur    | 2      | 3  | 3             | 3  | 3     | 3  | 3        | 2  |
| Niveau arborescent moyen        | 1      | 2  | 1             | 2  | 1     | 1  | 1        | 2  |
| Niveau arbustif                 | 4      | 5  | 5             | 5  | 4     | 4  | 4        | 4  |
| Niveau arbustif inf. et herbacé | 8      | 7  | 8             | 8  | 9     | 8  | 6        | 7  |
| TOTAL                           | 15     | 17 | 17            | 18 | 17    | 16 | 14       | 15 |
| ZONE 6                          |        |    |               |    |       |    |          |    |
| Niveau arborescent supérieur    | 3      | 3  | 3             | 3  | 3     | 2  | 2        | 2  |
| Niveau arborescent moyen        | 2      | 1  | 1             | 1  | 2     | 1  | 2        | 1  |
| Niveau arbustif                 | 4      | 4  | 4             | 4  | 3     | 4  | 3        | 3  |
| Niveau arbustif inf. et herbacé | 8      | 8  | 9             | 8  | 8     | 9  | 8        | 6  |
| TOTAL                           | 17     | 16 | 17            | 16 | 16    | 16 | 15       | 12 |
| ZONE 8                          |        |    |               |    |       |    |          |    |
| Niveau arborescent supérieur    | 3      | 3  | 2             | 3  | 3     | 2  | 2        | 2  |
| Niveau arborescent moyen        | 2      | 1  | 1             | 1  | 2     | 1  | 1        | 1  |
| Niveau arbustif                 | 4      | 5  | 3             | 5  | 3     | 5  | 3        | 3  |
| Niveau arbustif inf. et herbacé | 8      | 9  | 8             | 9  | 9     | 8  | 6        | 6  |
| TOTAL                           | 17     | 18 | 14            | 18 | 17    | 16 | 12       | 12 |

Les palmiers sont présents dans trois relevés de la zone 5 - en pente (Attalea regia) et en bas-fond (Attalea regia et Attalea speciosa), dans 5 relevés de la zone 6 avec Oenocarpus bacaba et Oenocarpus distichus en forêt sur sol drainé, Euterpe oleracea étant abondant dans les bas-fonds hydromorphes, et dans 4 relevés de la zone 8 - en sommet (Oenocarpus distichus), en pente (Attalea speciosa) et en bas-fond hydromorphe (Attalea speciosa et Euterpe oleracea).

### c) Les ensembles arbustifs

Les arbustes, jeunes arbres et palmiers constituent de 3 à 5 hoplexols ; pour chaque zone, les relevés de bas-fond présentent toujours, à ce niveau, le nombre minimal d'hoplexols (tableau 47). Les palmiers y sont toujours présents. Cette forte représentation de la famille tient à l'abondance d'une espèce, Astrocaryum munbaca, qui s'épanouit entre 3m et 8m, parfois jusqu'à 10-12m. Cette espèce, déjà présentée au Chapitre 3 (photos 4, 15 et 16), se ramifie par la base : l'effectif compté porte sur le nombre d'axes.

Le tableau 48A regroupe les populations de Astrocaryum munbaca dans 6 zones réparties le long du Tocantins (cf. Présentation). Les effectifs sont variables d'une zone à l'autre, mais l'espèce y est toujours bien représentée. Les pourcentages des axes de plus de 5m de hauteur sont plus élevés dans les zones 5, 6 et 8 que dans les zones 1, 3 et 4 ; dans les zones 5, 6 et 8, les arbres de forts diamètres sont abondants - 14 arbres de plus de 1.2m de diamètre sur 2.4 ha (tableau 43) - alors que dans les trois dernières zones, sur 5.76 ha, nous n'avons dénombré que 17 arbres de diamètre supérieur à cette valeur (12 pour la zone 1 sur 3.84 ha et respectivement 1 et 4 dans les zones 3 et 4 sur 0.96 ha). Le plus fort pourcentage de palmiers de plus de 5m de haut se rencontre dans la zone 6 où 4 arbres dépassent 1.8m de diamètre, sur moins d'un hectare, avec trois arbres entre 1.2 et 1.8m. La voûte fortement discontinue laisse pénétrer une lumière encore intense en sous-bois qui favoriserait le développement du palmier, mais la régénération (axe de moins de 1m de hauteur) y est moins marquée que dans les zones 1 ou 8. Ce comportement d'une espèce à petit tronc du modèle de TOMLINSON soulève la question suivante : dans quelle mesure le développement de l'architecture forestière interfère-t-il sur l'équilibre entre la reproduction et la multiplication végétative et quels sont les termes de cet équilibre ?

Environ 75 % de la population "adulte" (le palmier fructifie à partir d'une hauteur d'environ 3m) est regroupée en touffes (tableau 48B) ; au-delà de 4 axes développés, les touffes se raréfient, les plus fréquentes sont constituées de 2 et 3 axes (tableau 48C).

TABLEAU 48c.- A. Populations de Astrocaryum munbaca dans les forêts des marges du Tocantins.

| hauteur<br>en m  | Zone 1<br>(3.84ha) | Zone 3<br>(0.96ha) | Zone 4<br>(0.96ha) | Zone 5<br>(0.96ha) | Zone 6<br>(0.96ha) | Zone 8<br>(0.96ha) |
|------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|
| - 1              | 322                | 30                 | 40                 | 34                 | 50                 | 56                 |
| $1 \leq h < 3m$  | 527                | 95                 | 118                | 69                 | 154                | 119                |
| $3 \leq h < 5m$  | 147                | 34                 | 48                 | 34                 | 62                 | 34                 |
| $5 \leq h < 7m$  | 141                | 24                 | 28                 | 24                 | 60                 | 49                 |
| $7 \leq h < 10m$ | 45                 | 3                  | 7                  | 17                 | 38                 | 15                 |
| $12m$            | -----              | -----              | -----              | -----              | -----              | -----              |
| TOTAL            | 1 182              | 186                | 241                | 178                | 365                | 273                |
| $n < 3m$         | 849<br>(71.83%)    | 125<br>(67.20%)    | 158<br>(65.56%)    | 103<br>(57.87%)    | 204<br>(56.51%)    | 175<br>(64.10%)    |
| $n \geq 5m$      | 186<br>(15.74%)    | 27<br>(14.51%)     | 35<br>(14.52%)     | 41<br>(23.03%)     | 99<br>(27.12%)     | 64<br>(23.44%)     |

B. Répartition en touffes de la population d'Astrocaryum munbaca  
(10.56ha)

|             | Nombre de palmiers isolés | Nombre de palmiers en touffes |
|-------------|---------------------------|-------------------------------|
| $3m > n$    | 1 614 (79.4 %)            | 418 (20.6 %)                  |
| $3m \leq n$ | 253 (25.7 %)              | 733 (74.3 %)                  |
| Total       | 1 867 (61.9 %)            | 1 151 (38.1 %)                |

C. Fréquence des touffes en fonction de leur nombre d'axes (10.56ha)

| Nombre d'axes par touffe | 1 | 2   | 3   | 4  | 5  | 6  | 7 | 8 | 11 |
|--------------------------|---|-----|-----|----|----|----|---|---|----|
| Nombre de touffes        | 1 | 162 | 108 | 61 | 27 | 11 | 6 | 1 | 1  |

Dans les bas-fonds hydromorphes, les palmiers, entre 1,5-2 et 8-10m, sont des jeunes plantes d'espèces arborescentes comme Euterpe oleracea et Attalea speciosa

L'ensemble dicotylédonien est essentiellement composé par des arbres d'avenir. Les arbustes du présent y sont peu abondants : ce sont des Violaceae (Rinorea), Chrysobalanaceae (Hirtella), Apocynaceae (Tabernaemontana), Rubiaceae (Fáramea), Myrtaceae, Euphorbiaceae, etc...

d) Les ensembles arbustifs inférieurs et herbacés

En forêt sur sol drainé des plateaux et pentes, le nombre d'hoplexols varie de 7 à 9 ; sur sol hydromorphe, il est plus faible (tableau 47), ce qui est dû à l'abondance de jeunes palmiers. En particulier dans la zone 8, nous avons estimé à plus de 15 000 le nombre de jeunes Attalea speciosa inférieurs à 1m de haut, sur 0.48ha ; la densité des "plantules", en bas-fond, était spectaculaire (photos 32 et 33).

e) En résumé

Ces forêts à Bertholettia excelsa des marges du Tocantins se caractérisent par une architecture avec trois ensembles structuraux supérieurs, les arbres dominants culminant très nettement au-dessus de la végétation.

Sur l'échantillonnage analysé des sites topographiques de sommet, haut de pente et pente, l'architecture avec un seul ensemble arborescent supérieur n'a pas été décrite ; elle apparaît en bas-fond hydromorphe (tableau 42).

L'effet de pente n'est sensible, sur l'architecture forestière, que dans les zones 6 et 8, pour cet échantillonnage de 0.96ha par zone.

Les ensembles arborescents moyens et arbustifs sont dominés par les arbres d'avenir ; les palmiers y prennent une place importante, particulièrement en sous-bois où domine une espèce, Astrocaryum munbaca, avec, moins fréquentes, plusieurs autres des genres Bactris et Geonoma.

Enfin, le nombre d'hoplexols varie de 14 à 18 en forêt de plateau et de pente ; il est plus faible dans les bas-fonds hydromorphes : de 12 à 16 selon les relevés (tableau 47).

### 3. MOSAÏQUE FORESTIÈRE ET DIMENSIONS DES ARBRES

Nous venons de considérer la variabilité architecturale qui s'avère être de même ordre que celle observée dans la forêt de Tucuçuí (zone 1) située plus au Nord. L'originalité des zones 5, 6 et 8 tient à l'abondance

TABLEAU 49.- Recensement de Bertholletia excelsa dans les forêts des marges du Tocantins, Amazonie du Pará

-----  
Arbres de diamètre supérieur ou égal à 0.4 mètre

|                                          | diamètre<br>en m | hauteur<br>en m |
|------------------------------------------|------------------|-----------------|
| Zone 1 (3.84ha) .... 6 arbres            | 1.34             | 35              |
|                                          | 1.44             | 38              |
|                                          | 1.78             | 40              |
|                                          | 1.43             | 32              |
|                                          | 1.33             | 35              |
|                                          | 1.46             | 35              |
| Zone 5 (0.96ha) ... 6 arbres             | 0.81             | 35              |
|                                          | 1.53             | 35              |
|                                          | 1.43             | 33              |
|                                          | 1.24             | 35              |
|                                          | 0.67             | 33              |
|                                          | 1.27             | 40              |
| Zone 6 (0.96ha) ... 5 arbres             | 0.64             | 35              |
|                                          | 1.83             | 45              |
|                                          | 2.55             | 40              |
|                                          | 1.91             | 35              |
|                                          | 1.78             | 40              |
| Zone 8 (0.96ha) ... 5 arbres             | 1.35             | 35              |
|                                          | 1.29             | 32              |
|                                          | 2.30             | 40              |
|                                          | 1.11             | 35              |
|                                          | 1.66             | 35              |
| Zone 2 (0.96ha) ... 3 arbres             | 1.23             | 30              |
|                                          | 1.35             | 28              |
|                                          | 1.24             | 26              |
| Zone 7 (0.96ha) ... 2 arbres             | 1.56             | 28              |
|                                          | 1.24             | 28              |
| Zone 4 (0.96ha) ... 2 arbres             | 1.78             | 28              |
|                                          | 0.86             | 30              |
| Arbres de diamètre inférieur à 0.4 mètre |                  |                 |
| Zone 1 (3.84ha) ... 2 arbres             | 0.15             | 14              |
|                                          | 0.05             | 6               |
| Zone 8 (0.96ha) ... 5 arbres             | 0.22             | 20              |
|                                          | 0.14             | 12              |
|                                          | 0.17             | 17              |
|                                          | 0.05             | 7               |
|                                          | 0.05             | 6               |

-----  
du "noyer du Brésil" qui était également présent dans les parcelles de Tucuruí, mais plus disséminé.

Nous tenterons de définir la place du Bertholletia excelsa dans l'architecture forestière et d'appréhender son rôle dans la dynamique de ces forêts. A cette fin, nous considérerons successivement sa fréquence, son importance en surface terrière et en volume, et son tempérament.

a) La place du *Bertholletia excelsa*

La prospection de *Bertholletia excelsa* a été effectuée dans les secteurs déjà étudiés et dans les zones 2 et 7 qui n'ont pas été analysées au plan architectural. Les relevés sont de 1 200m<sup>2</sup> disposés selon la topographie et regroupés en 20 toposéquences qui couvrent une surface totale de 9.6 hectares.

Le volume des arbres (tronc, branches à partir de 4 cm de diamètre et écorce) est donnée par la formule de DAWKINS (1961) déjà présentée. L'utilisation de cette formule nous permet d'évaluer l'importance du *Bertholletia excelsa* en pourcentage du volume calculé pour les mêmes parcelles de forêt. Il s'agit d'un paramètre comparatif et c'est en ce seul sens que nous l'utilisons : les valeurs obtenues ne peuvent être considérées comme des "cubages" de bois au sens des forestiers.

\* Fréquence du *Bertholletia excelsa*

29 arbres de diamètre égal ou supérieur à 0.6m ont été rencontrés sur 9.6 hectares (tableau 49). Les plus fortes densités sont dans la zone 5 avec 6 individus pour 0.96 hectare sur la rive gauche du fleuve et dans les zones 6 et 8 avec respectivement 5 individus pour une même surface sur la rive droite. Sur les deux rives, la moyenne des zones relevées donne 3 à 4 noyers du Brésil par hectare.

Les arbres sont présents dans tous les sites topographiques, ils sont plus nombreux en haut de pente (tableau 50). Les pieds de faible diamètre sont rares et n'ont été trouvés que dans deux zones, avec deux individus pour 3.84 hectares dans la zone 1, et 5 pour la zone 8 sur 0.96 hectare.

TABLEAU 50.- Densité du *Bertholletia excelsa* en fonction de la topographie

| Zone prospectée : | 1    | 2 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8    | Total |
|-------------------|------|---|---|---|---|---|------|-------|
| Sommet            | 2    | 1 | 0 | 1 | 2 | 0 | 1(1) | 7(1)  |
| Haut de pente     | 2    | 0 | 1 | 4 | 2 | 0 | 1    | 10(0) |
| Pente             | 0(1) | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1(1) | 5(2)  |
| Bas-fond          | 2(1) | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 | 2(3) | 7(4)  |

(Entre parenthèses figure le nombre de jeunes arbres de diamètre inférieur à 0.4m). Zone 1 (3.84ha) ; les autres (0.96ha).

## \* Surface terrière et volume (Tableau 51)

Si le nombre d'arbres de cette espèce rencontrés n'est pas très élevé, il représente toujours un pourcentage important de la surface terrière totale calculée pour les circonférences égales ou supérieures à 0.05m. Même dans les zones 1 et 4 où les noyers du Brésil sont plus rares (2.8 % et 3.3 % des arbres de diamètre égal ou supérieur à 0.4m), ils constituent néanmoins 3.5 % et 8.4 % de la surface terrière, et 5.5 % et 12.4 % du volume. Dans les zones 6 et 8, cette espèce devient très importante avec respectivement 35.2 % et 34 % de la surface terrière, 46.5 % et 47.1 % du volume.

TABLEAU 51.- Surface terrière et volume du Bertholletia excelsa dans les forêts des marges du Tocantins, Amazonie du Pará.

| Zone                                              | 1<br>(3.84ha) | 2<br>(0.96ha) | 4<br>(0.96ha) | 5<br>(0.96ha) | 6<br>(0.96ha) | 7<br>(0.96ha) | 8<br>(0.96ha) |
|---------------------------------------------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|
| Nombre de noyers<br>de $\varnothing \geq 0.4m$    | 6             | 3             | 2             | 6             | 5             | 2             | 5             |
| (% des arbres<br>de $\varnothing \geq 0.4m$ ) ..  | (2.8 %)       | (7.3 %)       | (3.3 %)       | (15 %)        | (11.6 %)      | (6.7 %)       | (17.8 %)      |
| Nombre d'arbres<br>de $\varnothing \geq 0.4m$ ... | 214           | 41            | 60            | 40            | 43            | 30            | 28            |
| et % Surf. ter.<br>de la zone ...                 | 56 %          | 50.4%         | 61 %          | 52.8%         | 71.6%         | 48.5%         | 54.6%         |
| Surface terrière<br>des noyers m2                 | 4.67          | 3.93          | 3.07          | 6.78          | 13.41         | 3.1           | 10            |
| et % de la surf.<br>ter. de la zone               | 3.5%          | 12.5%         | 8.4%          | 23 %          | 35.2%         | 12.2%         | 34%           |
| Volume des<br>noyers .....100.5m3                 | 64m3          | 53.5m3        | 143m3         | 314m3         | 52.5m3        | 213m3         |               |
| et % du volume<br>de la zone .....                | 5.5%          | 17.3%         | 12.4%         | 30.2%         | 46.5%         | 18.2%         | 47.1%         |

\* Tempérament et stratégie du Bertholletia excelsa

Les jeunes arbres sont présents mais rares (tableau 49). PIRES (1979) signale que, dans des relevés effectués dans le bassin forestier du fleuve Jari, le Bertholletia excelsa est fréquemment rencontré avec un diamètre supérieur à 1m, "alors que la classe des très petits diamètres n'est pas du tout représentée dans la forêt ombrophile dense."

La prédation sur les graines semble forte : de nombreux fruits jonchent le sol, mais ne contiennent plus que des noix vidées de leur amande, sans compter la récolte humaine, nous l'avons vue, très importante dont il est difficile d'évaluer l'impact écologique. Cependant, la récolte des noix constitue l'une des principales activités des "caboclos" de ces régions et elle pourrait, dans une certaine mesure, réduire le taux de régénération de cette espèce, ce qui n'explique toutefois pas l'extrême rareté des jeunes plantes.

Cette faible fréquence en jeunes individus traduit en fait une croissance en hauteur rapide ; les jeunes arbres rencontrés présentent un faible diamètre pour une hauteur déjà élevée. Par ailleurs, ils se trouvent toujours dans les premiers stades de cicatrisation des chablis exposant leur feuillage à la pleine lumière, et persistent en position dominante jusqu'à l'épanouissement de l'arbre. Les jeunes arbres sont d'ailleurs plus nombreux en pente et bas-fond (tableau 50), c'est-à-dire là où la végétation est généralement la plus ouverte.

En ce sens, HEINSDJIK (1965) écrit : "Castanhais novas somente podem desenvolver-se em lugares abertos relativamente grandes, onde um grupo de árvores haja caído. Nas partes mais altas da floresta, somente são vistas árvores grandes." Et l'auteur de constater que la croissance rapide de l'espèce fait qu'elle surcime les autres et peut ainsi librement se développer.

Le tempérament de Bertholletia excelsa est typiquement héliophile : croissance rapide, développement dans les trouées naturelles de la forêt, faible fréquence des petits diamètres et fréquence élevée en forts diamètres (tableau 49).

La dynamique de croissance de l'espèce est adaptée à cette stratégie. Le noyer du Brésil croît conformément au modèle de ROUX défini par HALLE et OLDEMAN (1970) : un axe orthotrope (croissance verticale, phyllotaxie spiralée) à croissance continue produit arythmiquement des branches plagiotropes (croissance horizontale, phyllotaxie distique). Les axes plagiotropes anciens ne persistent que peu de temps et le feuillage du jeune arbre est toujours réduit à une touffe d'axes terminale (figure 28A).

## FIGURE 28.-

Comportement du Bertholletia excelsa

Le noyer du Brésil s'installe dans un chablis (A). Héliophile strict, il maintient son feuillage à la pleine lumière durant sa vie (B et C) et se détache nettement au-dessus des autres végétaux. Il dépérit progressivement ; les branches maîtresses se cassent et perturbent le sous-bois (D) sur des surfaces importantes, vue l'abondance de l'espèce, qui sont secondairement envahies par les lianes.

(Be : Bertholletia excelsa)

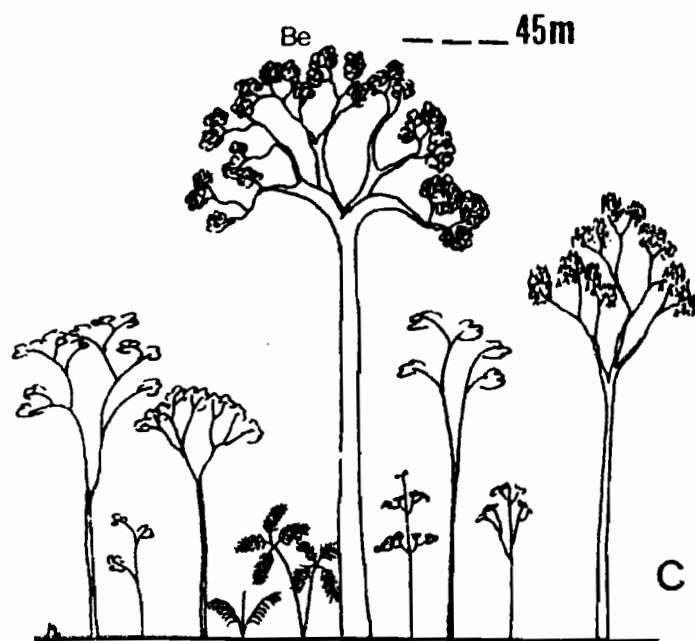
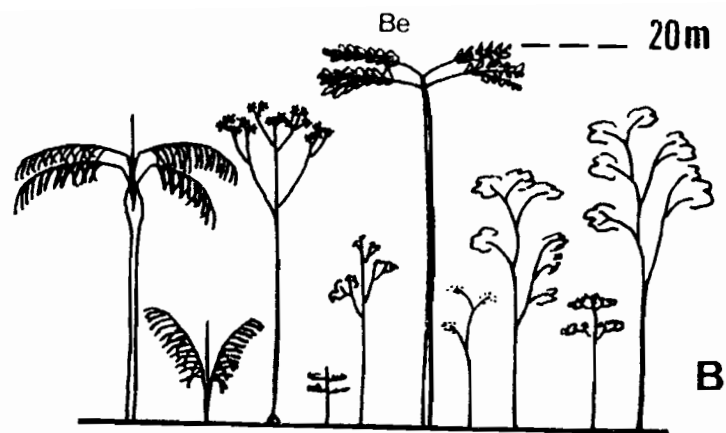
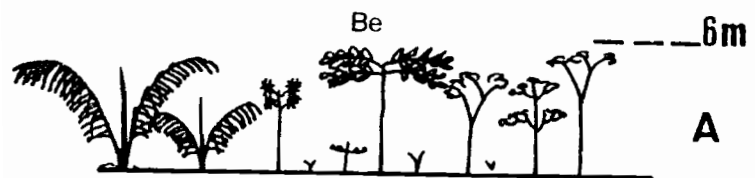


FIG. 28

FIGURE 29.-

Rapport entre la hauteur et le diamètre chez Bertholletia excelsa

La courbe est linéaire jusqu'à la hauteur d'une vingtaine de mètres, niveau où les arbres commencent à réitérer. La hauteur totale de l'arbre adulte dépend des zones étudiées. Les hauteurs sont plus faibles dans la zone 4 où la roche affleure, mais les valeurs des diamètres peuvent y être fortes (0.86 et 1.78m pour respectivement une hauteur de 30 et 28m).

Il ne s'agit pas ici d'établir une relation hauteur-diamètre caractéristique de l'espèce, l'échantillonnage est insuffisant, mais seulement de visualiser la grande variabilité des hauteurs des arbres adultes.

Notons que pour les 7 individus de faible diamètre (tableau 49), la relation  $H = 100 D$  proposée par OLDEMAN (1974a) pour les arbres encore conformes au modèle est une très bonne approximation.

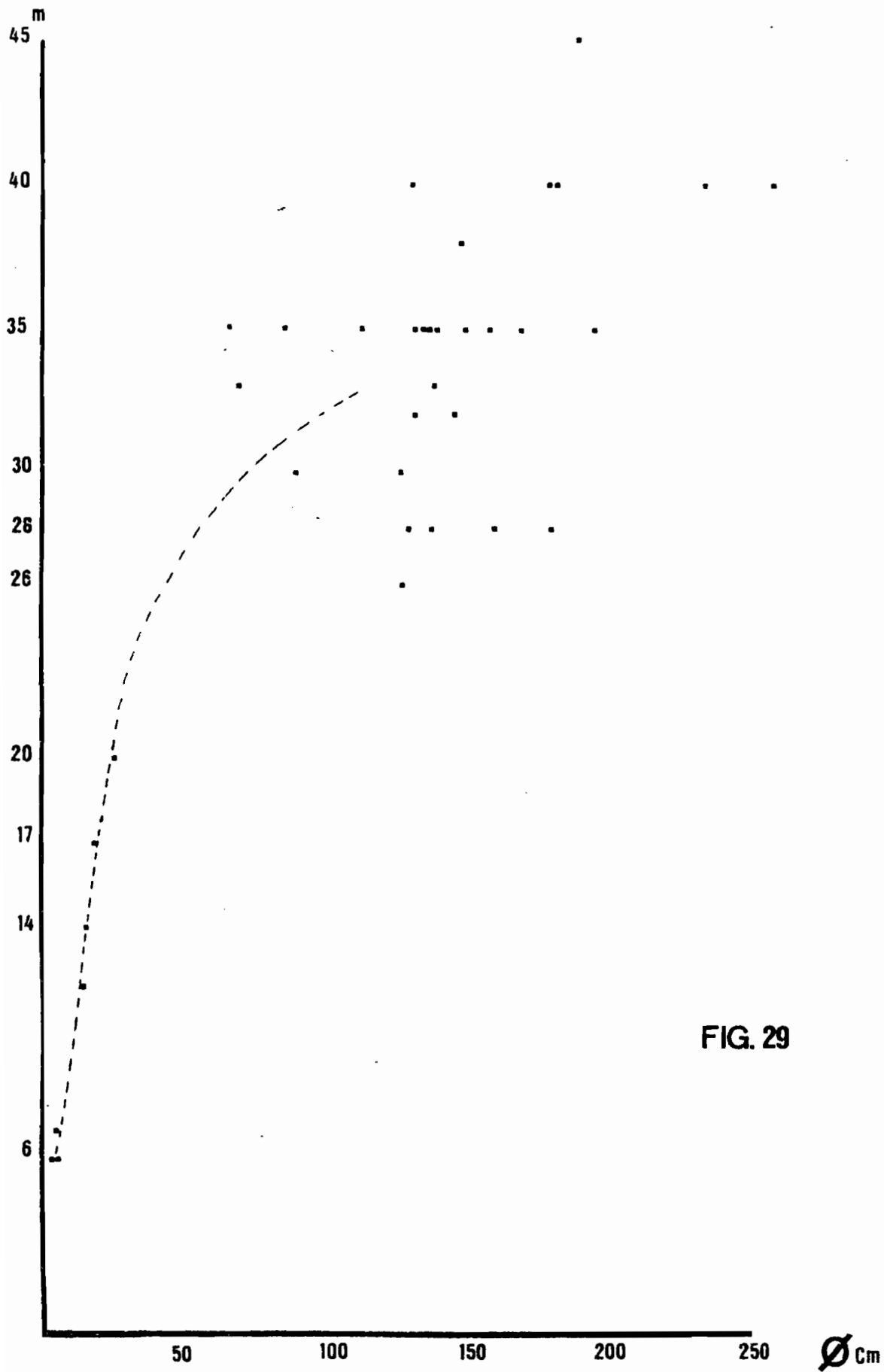


FIG. 29

Le Bertholletia excelsa reste conforme à ce modèle alors même qu'il a atteint une hauteur élevée (20-25m) ; il peut ainsi disposer sa touffe d'axes feuillés à la surface de la végétation cicatricielle (figure 28B).

Le processus de réitération adaptative qui élabore l'édifice arborescent existe chez cette espèce, mais ne se déclenche que lorsque l'arbre a dépassé la hauteur précédente. Il est ainsi fréquent de rencontrer des fûts hauts de 20 jusqu'à 27 mètres, supportant une touffe de branches maîtresses disposées selon 3/4 d'hémisphère, les plus basses retombant sous leur niveau d'insertion, ce qui confère à l'arbre son port caractéristique en forêt primaire (figure 28C et photo 34).

Ces observations sont illustrées par la courbe de la figure 29 qui met en relation le diamètre des arbres et leur hauteur totale : la relation est linéaire jusqu'à 20-25 mètres ; au-delà, les arbres atteignent leur hauteur maximale qui est très variable, de 26 à 45 mètres. Dans la zone 4 caractérisée par les affleurements rocheux, la hauteur des noyers ne dépassent pas 30 mètres, bien que les diamètres soient forts.

Lorsqu'il est planté en endroit ouvert, comme il y en a tant à Manaus, alors qu'il est absent de la forêt environnante, le noyer du Brésil présente un comportement différent : il réitère (réitération adaptative) à faible hauteur - ce qui est généralement le cas des arbres forestiers plantés en milieu ouvert -, et, fait remarquable, les branches séquentielles persistent le long du tronc et des branches principales alors même que la couronne de l'arbre est bien développée (photos 35 et 36). Ces branches séquentielles basses reçoivent, en milieu ouvert, une énergie suffisante pour se maintenir, tandis qu'en forêt, elles dégènerent au fur et à mesure que l'arbre progresse dans la trouée. Un tel comportement des branches est caractéristique des espèces héliophiles et a été analysé chez le parasolier d'Afrique, Musanga cecropioides, en peuplement dense par LEBRUN et GILBERT (1954).

#### b) La dynamique forestière

Les pourcentages de la surface terrière et du volume représentés par le noyer du Brésil (tableau 51) soulignent l'importance en phytomasse de cette espèce. Sur les 29 individus rencontrés, deux ont des diamètres supérieurs à 2m, 8 à 1,5m, 15 à 1m et 4 à 0.6m.

DUCKE (1954, cité par CAVALCANTE 1972) souligne la forte taille de l'espèce : "a famosa castanheira do Pará, pode só em casos excepcionais chegar a 50 metros, porém seu tronco não ramificado (quando na mata virgem) até a copa pequena, pode medir 3 metros de diâmetro." et CAVALCANTE cite le cas d'un arbre abattu de 62m de hauteur et de 4.3m de diamètre. De tels arbres pourraient atteindre l'âge de 14 siècles (HLADIK 1982).

Nous avons rencontré, hors de nos relevés, un individu de 16 mètres de circonférence. Cette dimension remarquable était cependant due, à la suite de traumatismes, à de nombreuses tumeurs formées à la base de l'arbre situé dans un bas-fond (zone 7) ; elles s'atténuaient pour disparaître vers 6 mètres de haut, le diamètre n'étant alors plus que de 1.5 mètre.

Incontestablement, le Bertholletia excelsa apparaît comme un géant qui non seulement marque la physionomie des forêts, mais en conditionne la dynamique.

En effet, de tels arbres atteignent des tailles considérables, et, le plus souvent, dépérissent sur pied : les branches principales se cassent et perturbent la végétation sous-jacente (figure 28D) ; quelques-unes régénèrent partiellement la couronne, avant que l'arbre meure, se brise et crée une nouvelle trouée, cassant les jeunes arbres régénérant. L'espace forestier perturbé par la mort d'un grand arbre couvrira un millier de mètres carrés, compte tenu des arbres des ensembles inférieurs qui auront été brisés.

Il n'y a pas de voûte continue dans cette forêt, mais des parcelles où la végétation est effondrée, d'autres où elle se reconstitue, d'autres enfin où les grands arbres dominant une voûte sous-jacente dont la continuité est déjà altérée par la chute des premières branches maîtresses cassées.

Les traumatismes subis par les végétaux des niveaux inférieurs sont importants. Les arbres et arbustes cassés servent de support aux lianes qui se développent, à la pleine lumière, et envahissent la trouée provoquée par la chute de l'arbre. Dans ces forêts à Bertholletia excelsa, les lianes, par secteurs, sont très abondantes, et parfois, s'étendent sur de vastes surfaces : les paysans d'Amazonie nomment alors ces végétations "cipoal" (de "cipó" : liane) (32). Cette évolution, après la formation de

ces grands chablis, pourrait être, dans certains cas, à l'origine des forêts dites à lianes. Ce rôle des lianes est à rapprocher de celui qu'elles jouent dans les jeunes végétations secondaires du sud-ouest ivoirien où elles peuvent envahir la parcelle et bloquer l'évolution des processus de reconstitution de la forêt (KAHN 1982). Leur type biologique permet de disposer des feuillages à tous les niveaux de la végétation, de colmater les ouvertures et d'établir un écran dense inhibant la croissance des espèces héliophiles. Elles provoquent également des traumatismes sur les jeunes arbres "étouffés", n'ayant plus l'espace pour épanouir leur feuillage, mais aussi ceinturés et "étranglés" au cours de leur croissance.

Ainsi, ce mode de dépérissement et disparition progressive du grand arbre bouleverse l'architecture des ensembles végétaux sous-jacents, et on peut voir là une des causes de la faible fréquence dans les classes diamétriques de 0.15m à 0.6m.

Par ailleurs, la mosaïque forestière, par ces vastes chablis, présente une "maille large" qui accentue la discontinuité latérale des ensembles structuraux et confère à ces forêts leur physionomie propre.

#### 4. CARACTERISTIQUES DE L'ARCHITECTURE DES FORETS DU TOCANTINS

Les forêts à Bertholletia excelsa des marges du Tocantins sont ainsi caractérisées (photos 37 à 40) :

- par l'abondance des grands arbres ;
- par des ensembles arborescents bien individualisés verticalement, l'ensemble le plus élevé se détachant nettement des sous-jacents ;
- par une haute fréquence en forts diamètres et une fréquence relativement faible pour les valeurs comprises entre 0.15 et 0.6 mètre ;
- par de vastes trouées dues à la chute des arbres et un sous-bois très perturbé par celle des branches maîtresses ;
- par des secteurs envahis de lianes.

## LES FORETS D'AMAZONIE CENTRALE

Les résultats se rapportent à deux zones forestières de la région de Manaus (cf. Présentation, figure 1B) :

- Réserve forestière du km 45, route Manaus-Boa Vista : il s'agit de la forêt analysée au chapitre 4 ;
- Km 36 de la route Manaus-Itacoatiara (relevé sur 0.48 ha), et des données tirées de PRANCE et al. (1976) établies sur un hectare au km 30 de la même route.

Comme pour les forêts précédentes, nous considérerons tour à tour les données architecturales, floristiques, les paramètres quantitatifs du peuplement arborescent, pour enfin caractériser la dynamique de ces forêts.

### 1. ARCHITECTURE, COMPOSITION FLORISTIQUE ET PARAMETRES QUANTITATIFS

#### a) Les ensembles arborescents supérieurs

##### \* L'architecture

Sur les plateaux, l'analyse architecturale dégage trois ensembles structuraux au-dessus de 15 mètres, quand la forêt a atteint son plein développement.

Les feuillages de ces ensembles structuraux, respectivement disposés entre 15 et 20-22m, 20-22 et 28-30m, puis jusqu'à 35-40m pour les émergents, ne sont pas aussi distincts verticalement que ceux des forêts du Tocantins. Peu d'arbres présentent des branches bien individualisées dans l'espace, les feuillages des différents ensembles s'imbriquent verticalement et forment une voûte dense et épaisse (photo 41).

La forêt du km 36 de la route Manaus-Itacoatiara ne présente que deux ensembles structuraux arborescents ; un relevé de bas de pente en montre trois que nous avons attribués au déploiement vertical de l'architecture (figure 25).

De même, un profil tiré par AUBREVILLE (1961) à la réserve DUCKE, à 20 km de Manaus, n'indique que deux ensembles structuraux supérieurs.

### \* Les principales composantes floristiques

Les grands arbres sont rares. Au km 45, les émergents qui atteignent 35-40m sont des Caryocar villosum, Dinizia excelsa, Hevea guianensis, Anacardium spruceanum, des Lecythidaceae des genres Couratari et Cariniana etc... Ces espèces s'épanouissent également dans la voûte de la forêt ; leur situation d'émergent vient du fait qu'ils sont très vieux et que la forêt environnante a déjà été reconstituée et est composée par des arbres plus jeunes. Ce qui n'était pas le cas des forêts du Tocantins où de jeunes arbres constituaient le 3ème ensemble supérieur de la forêt. Autrement dit, la forêt d'Amazonie centrale n'a pas de 3ème ensemble structural établi et constant. Ce dernier tient seulement à la présence de vieux arbres et n'apparaît que ponctuellement sur les plateaux où l'effet de pente ne joue pas. Cet ensemble structural émergent est, en fait, constitué par des arbres du passé dont plusieurs branches sont cassées et la couronne partiellement régénérée.

Dans nos relevés du km 36, l'ensemble structural supérieur - il n'y a pas d'émergent -, est composé de Couratari sp., Cariniana sp. Eschweilera sp.pl., Licania sp., Pithecolobium racemosum, Sclerolobium melanocarpum, Piptadenia sp., Brosimum utile, Scleronoma micranthum, Aspidosperma sp. Duckeodendron cestroides, Vantanea sp. L'ensemble structural sous-jacent comprend : Geissospermum sericeum, Protium insigne, Corythophora alta, Goupia glabra, Tachigalia myrmecophila, Clarisia racemosa, Micropholis guianensis.

PRANCE et al. (1976) réalisent un relevé floristique sur un hectare de forêt au km 30 de la même route dont nous présentons les espèces d'un diamètre égal ou supérieur à 0.4m ; elles constituent les deux ensembles structuraux supérieurs de cette forêt (tableau 52).

A la réserve forestière DUCKE, ALENCAR et al. (1979) distinguent trois groupes d'espèces :

- les plus caractéristiques du "niveau émergent" : Dinizia excelsa, Osteophloeum platyspermum, Copaifera multijuga, Emmotum glabrum, Peltogyne catingae, Cariniana micrantha, Tachigalia paniculata, Parkia oppositifolia, Laetia procera, Enterolobium shomburghkii, Andira unifoliolata, Duckesia verrucosa.

TABLEAU 52.- Recensement des espèces de diamètre égal ou supérieur à 0.4m en Amazonie centrale (données tirées de PRANCE et al. 1976).

|                                   |   |                                       |   |
|-----------------------------------|---|---------------------------------------|---|
| <u>Andira unifoliolata</u>        | 1 | <u>Holopyxidium</u> sp                | 1 |
| <u>Brosimum parinarioides</u>     | 3 | <u>Laetia procera</u>                 | 1 |
| <u>Brosimum</u> sp.               | 1 | <u>Licaria aurea</u>                  | 1 |
| <u>Brosimum utile</u>             | 2 | <u>Licaria</u> sp                     | 1 |
| <u>Caryocar pallidum</u>          | 1 | <u>Minuartia guianensis</u>           | 1 |
| <u>Chimarrhis barbata</u>         | 1 | <u>Mouriria lunatanthera</u>          | 1 |
| <u>Corytophora rimosa</u>         | 4 | <u>Mouriria</u> sp.                   | 1 |
| <u>Couepia canomensis</u>         | 1 | <u>Nectandra rubra</u>                | 1 |
| <u>Couratari guianensis</u>       | 1 | <u>Parinari excelsa</u>               | 1 |
| <u>Dipteryx odorata</u>           | 1 | <u>Pogonophora schomburgkiana</u>     | 1 |
| <u>Duckeodendron cestroides</u>   | 3 | <u>Pouteria</u> cf. <u>guianensis</u> | 1 |
| <u>Eperua bijuga</u>              | 1 | <u>Protium paraense</u>               | 2 |
| <u>Erisma bicolor</u>             | 1 | <u>Qualea paraensis</u>               | 1 |
| <u>Eschweilera</u>                | 1 | <u>Qualea</u> sp                      | 1 |
| <u>Eschweilera amara</u>          | 2 | <u>Sacoglottis ceratocarpa</u>        | 1 |
| <u>Eschweilera odora</u>          | 3 | <u>Sacoglottis matogrossensis</u>     | 1 |
| <u>Eugenia</u> cf. <u>egensis</u> | 1 | Sapotaceae                            | 1 |
| <u>Geissospermum argenteum</u>    | 1 | <u>Scleronema micranthum</u>          | 3 |
|                                   |   | <u>Tapura amazonica</u>               | 1 |

- de la "voûte" : Virola michelii, Nectandra rubra, Hevea guianensis, Brosimum parinarioides, Licaria aurea, Tachigalia sp., Dipteryx odorata, Anacardium spruceanum, Cedrelinga catanaeformis.
- de la "voûte inférieure" : Manilkara surinamensis, Peltogyne paniculata, Couma macrocarpa, Jacaranda cf. copaia, Platymiscium cf. duckeii, Vouacapoua pallidior, Scleronema micranthum, Erisma fuscum.

Les auteurs, cependant, ne précisent ni les limites de leurs niveaux, ni le degré de développement des espèces rencontrées. Ainsi plusieurs espèces de la "voûte" comme Anacardium spruceanum ou Hevea guianensis, ou même de la "voûte inférieure" comme Scleronema micranthum ou Manilkara surinamensis peuvent également se rencontrer au niveau qualifié "émergent".

\* Répartition en classes diamétriques et surface terrière

La répartition en classes diamétriques (tableau 53) montre l'absence de fort diamètre et la haute fréquence dans les classes comprises entre 0.15 et 0.6m, ce qui ressort nettement de la comparaison avec les forêts du Tocantins étudiées :

| Diamètres en m                 | Forêts du Tocantins<br>(sur 2.4 ha)<br>(cf. Tableau 43) | Forêt d'Amazonie centrale<br>(sur 2.44 ha)<br>(Cf. Tableau 53) |
|--------------------------------|---------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------|
| $0.15 \leq \varnothing < 0.6m$ | 453 (189/ha)                                            | 936 (384/ha)                                                   |
| $0.6 \leq \varnothing < 1.2m$  | 31 ( 13/ha)                                             | 26 ( 11/ha)                                                    |
| $1.2 \leq \varnothing$         | 14 (5-6/ha)                                             | 1                                                              |

La surface terrière est de 36 m<sup>2</sup>/ha pour le km 45 (calculée pour tous les troncs de diamètre égal ou supérieur à 0.05m), de 45 m<sup>2</sup>/ha pour le km 36 (calculée à partir de 0.05m de circonférence). Les mesures de PRANCE et al. (1976) donnent 25 m<sup>2</sup>/ha pour les troncs à partir de 0.15m de diamètre; pour cette même limite, nous obtenons 28 m<sup>2</sup>/ha au km 45 et 36 m<sup>2</sup>/ha au km 36.

La valeur de la surface terrière calculée à partir de 0.4m de diamètre montre que le peuplement arborescent de la forêt du km 36 est particulièrement bien développé avec 23 m<sup>2</sup>/ha. Il peut être considéré, pour ces forêts d'Amazonie centrale, comme présentant un développement optimal : en effet, 34 arbres de plus de 0.4m de diamètre ont été rencontrés sur 0.48 ha, appartenant à 15 familles (tableau 54) ; PRANCE et al. dénombrent 51 arbres sur un hectare représentant 12 m<sup>2</sup> de surface terrière et appartenant à 19 familles ; au km 45, ont été mesurés 48 arbres de plus de 0.4m de diamètre, sur 0.96 ha, correspondant à 10 m<sup>2</sup>/ha de surface terrière (GUILLAUMET et KAHN 1982).

TABLEAU 53.- Répartition en classes diamétriques dans les forêts d'Amazonie centrale

| Limite inférieure<br>de la classe dia-<br>métrique (en cm) | km 36<br>(0.48 ha) | km 60<br>(0.96 ha) | km 30<br>(1 ha) | T<br>(2.44 ha) |
|------------------------------------------------------------|--------------------|--------------------|-----------------|----------------|
| 15                                                         | 66                 | 159                | 141             | 366            |
| 20                                                         | 39                 | 107                | 61              | 207            |
| 25                                                         | 25                 | 52                 | 53              | 130            |
| 30                                                         | 10                 | 35                 | 25              | 67             |
| 35                                                         | 10                 | 28                 | 19              | 57             |
| 40                                                         | 4                  | 14                 | 16              | 34             |
| 45                                                         | 8                  | 12                 | 13              | 33             |
| 50                                                         | 6                  | 6                  | 11              | 23             |
| 55                                                         | 5                  | 6                  | 8               | 19             |
| 60                                                         | 2                  | 5                  | 3               | 10             |
| 65                                                         |                    | 4                  | 2               | 6              |
| 70                                                         | 1                  |                    | 1               | 2              |
| 75                                                         | 2                  |                    |                 | 2              |
| 80                                                         |                    | 1                  |                 | 1              |
| 85                                                         | 1                  |                    | 1               | 2              |
| 90                                                         |                    |                    | 1               | 1              |
| 95                                                         | 1                  |                    |                 | 1              |
| 100                                                        |                    |                    |                 |                |
| 105                                                        |                    |                    |                 |                |
| 110                                                        | 1                  |                    |                 | 1              |
| 115                                                        |                    |                    |                 |                |
| 120                                                        |                    |                    |                 |                |
| 125                                                        | 1                  |                    |                 | 1              |

TABLEAU 54.- Forêts d'Amazonie centrale - Km 36 -

|                                |                                                                                                                                                                  | $\varnothing \geq 0.4m$ (sur 0.48ha) | ! Nombre d'individus<br>! de circonf. supér.<br>! ou égale à 0.05m<br>! sur 0.24ha et % du<br>! total par famille |
|--------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Nombre d'individus par famille | % de la surface<br>terrière calculée<br>à partir de 0.05m<br>de circonférence                                                                                    |                                      |                                                                                                                   |
| 5                              | Lecythidaceae ( <u>Eschweilera</u> 1,<br><u>Cariniana</u> 1, <u>Corythophora alta</u> 1                                                                          | 12.75 %                              | ! 75 (10.93 %)                                                                                                    |
| 3                              | Apocynaceae ( <u>Geissospermum</u><br><u>sericeum</u> 2, <u>Aspidosperma</u> 1                                                                                   | 5.72 %                               | ! 9 (1.31 %)                                                                                                      |
| 4                              | Leguminosae ( <u>Sclerolobium</u><br><u>melanocarpum</u> 1, <u>Pithecolobium</u><br><u>racemosum</u> 1, <u>Tachigalia myrmecophila</u> 1,<br><u>Piptadenia</u> 1 | 4.78 %                               | ! 54 (7.97 %)                                                                                                     |
| 1                              | Duckeodendraceae ( <u>Duckeodendron</u><br><u>cestroides</u> )                                                                                                   | 4.45 %                               | ! (0)                                                                                                             |
| 3                              | Burseraceae ( <u>Protium insigne</u> 1,<br><u>Protium</u> sp. 2)                                                                                                 | 4.28 %                               | ! 50 (7.29 %)                                                                                                     |
| 4                              | Sapotaceae ( <u>Micropholis guianensis</u> 2,<br><u>Chrysophyllum</u> sp. 1, ? 1)                                                                                | 4.12 %                               | ! 33 (4.81 %)                                                                                                     |
| 3                              | Bombacaceae ( <u>Scleronema micranthum</u> 3)                                                                                                                    | 3.56 %                               | ! 10 (1.46 %)                                                                                                     |
| 1                              | Meliaceae ( <u>Guarea</u> )                                                                                                                                      | 2.27 %                               | ! 17 (2.48 %)                                                                                                     |
| 3                              | Chrysobalanaceae ( <u>Licania</u> )                                                                                                                              | 2.19 %                               | ! 50 (7.29 %)                                                                                                     |
| 2                              | Moraceae ( <u>Brosium utile</u> 1,<br><u>Clarisia racemosa</u> 1)                                                                                                | 1.74 %                               | ! 31 (4.52 %)                                                                                                     |
| 1                              | Caryocaraceae ( <u>Caryocar villosum</u> )                                                                                                                       | 1.18 %                               | ! 1 (0.15 %)                                                                                                      |
| 1                              | Nyctaginaceae ( <u>Neea</u> )                                                                                                                                    | 1.13 %                               | ! 10 (1.46 %)                                                                                                     |
| 1                              | Celastraceae ( <u>Goupia glabra</u> )                                                                                                                            | 1.00 %                               | ! (0)                                                                                                             |
| 1                              | Humiriaceae ( <u>Vantanea</u> )                                                                                                                                  | 0.82 %                               | ! 3 (0.46 %)                                                                                                      |
| 1                              | Dichapetalaceae ( <u>Tapura guianensis</u> )                                                                                                                     | 0.82 %                               | ! 13 ( 1.90 %)                                                                                                    |
| 34                             |                                                                                                                                                                  | 50.81 %                              | ! Sur un total de 686<br>! individus en 42 fa-<br>! milles/0.24 ha                                                |

b) Les ensembles arborescents moyens, arbustifs et herbacés

Aux niveaux arbustifs et arborescent moyen, le nombre d'hoplexols apparaît plus élevé en forêts d'Amazonie centrale qu'en forêt du Pará (tableau 55), ce qui correspond bien à l'abondance des diamètres compris entre 0.15 et 0.6m.

TABLEAU 55.- Comparaison du nombre d'hoplexols des forêts d'Amazonie centrale et du Pará

| Zones                      | FORETS du PARA |    |    |    |    |    | AMAZONIE CENTRALE |    |    |    | Séquences |
|----------------------------|----------------|----|----|----|----|----|-------------------|----|----|----|-----------|
|                            | 5              |    | 6  |    | 8  |    | 1                 | 2  | 3  | 4  |           |
| <u>Sommet</u>              |                |    |    |    |    |    |                   |    |    |    |           |
| Niv. Arb. Sup.             | 2              | 3  | 3  | 3  | 3  | 3  | 3                 | 3  | 2  | 3  |           |
| Niv. Arb. Moyen            | 1              | 2  | 2  | 1  | 2  | 1  | 3                 | 2  | 1  | 2  |           |
| Niv. Arbustif              | 4              | 5  | 4  | 4  | 4  | 5  | 5                 | 5  | 5  | 5  |           |
| Niv. Arbust. inf. et Herb. | 8              | 7  | 8  | 8  | 8  | 9  | 7                 | 7  | 8  | 8  |           |
| Total                      | 15             | 17 | 17 | 16 | 17 | 18 | 18                | 17 | 16 | 18 |           |
| <u>Haut de pente</u>       |                |    |    |    |    |    |                   |    |    |    |           |
| Niv. Arb. Sup.             | 3              | 3  | 3  | 3  | 2  | 3  | 2                 | 2  | 2  | 2  |           |
| Niv. Arb. Moyen            | 1              | 2  | 1  | 1  | 1  | 1  | 2                 | 2  | 2  | 2  |           |
| Niv. Arbustif              | 5              | 5  | 4  | 4  | 3  | 5  | 5                 | 5  | 5  | 5  |           |
| Niv. Arb. Inf. et Herb.    | 8              | 8  | 9  | 8  | 8  | 9  | 7                 | 7  | 7  | 9  |           |
| Total                      | 17             | 18 | 17 | 16 | 14 | 18 | 16                | 16 | 16 | 18 |           |
| <u>Pente</u>               |                |    |    |    |    |    |                   |    |    |    |           |
| Niv. Arb. Sup.             | 3              | 3  | 3  | 2  | 3  | 2  | 2                 | 2  | 2  | 2  |           |
| Niv. Arb. Moyen            | 1              | 1  | 2  | 1  | 2  | 1  | 2                 | 1  | 2  | 1  |           |
| Niveau Arbustif            | 4              | 4  | 3  | 4  | 3  | 5  | 5                 | 4  | 4  | 4  |           |
| Niv. Arb. Inf. et Herb.    | 9              | 8  | 8  | 9  | 9  | 8  | 6                 | 6  | 7  | 7  |           |
| Total                      | 17             | 16 | 16 | 16 | 17 | 16 | 15                | 13 | 15 | 14 |           |
| <u>Bas-fond</u>            |                |    |    |    |    |    |                   |    |    |    |           |
| Niv. Arb. Sup.             | 3              | 2  | 2  | 2  | 2  | 2  | 2                 | 2  | 2  | 1  |           |
| Niv. Arb. Moyen            | 1              | 2  | 2  | 1  | 1  | 1  | 1                 | 2  | 2  | 2  |           |
| Niv. Arbustif              | 4              | 4  | 3  | 3  | 3  | 3  | 4                 | 3  | 3  | 3  |           |
| Niv. Arb. inf. et Herb.    | 6              | 7  | 8  | 6  | 6  | 6  | 7                 | 6  | 8  | 8  |           |
| Total                      | 14             | 15 | 15 | 12 | 12 | 12 | 14                | 13 | 15 | 14 |           |

Les ensembles arborescents moyens sont, en forêt sur sol drainé, composés d'arbres d'avenir avec quelques feuillages d'arbres du présent constituant un ensemble structural discontinu où se développent des Annonaceae (Rollinia, Duguetia, Bocageopsis), des Rubiaceae, des Melastomaceae (Miconia), des Myrtaceae, des Myristicaceae, des Euphorbiaceae, etc...

Les ensembles arbustifs sont, jusqu'à 4-5m, dominés par les palmiers dont les plus abondants sont des espèces acaules (cf. tableau 32) ; ce type biologique est absent des forêts du Tocantins. Les palmiers redevennent abondants entre 7 et 10m, au niveau supérieur du sous-bois ; ils envahissent le niveau herbacé avec de nombreuses plantules et jeunes plantes.

## 2. DYNAMIQUE ET MOSAÏQUE DES FORÊTS D'AMAZONIE CENTRALE

---

Les arbres de dimensions modestes provoquent, par leur chute, des chablis multiples qui n'excèdent que rarement 600 m<sup>2</sup>. Ces trouées de taille réduite altèrent peu la continuité de la voûte forestière. L'impact des branches cassées sur le sous-bois est quasi nul. Les lianes sont présentes, mais n'envahissent pas la végétation par secteurs comme dans les forêts du Tocantins (photos 42 et 43).

Ces forêts d'Amazonie présentent une occupation complète de l'espace : imbrication verticale des feuillages des ensembles arborescents supérieurs, abondance des ensembles arborescents moyens et arbustifs, faible taille des chablis souvent limitée à la chute d'un seul arbre.

Cette architecture se traduit, malgré la rareté des forts diamètres, par une valeur élevée de la surface terrière qui marque bien ainsi, comme l'écrit ROLLET (in UNESCO 1979) "le degré de remplissage de la forêt."

Une telle voûte constituée de deux ensembles structuraux, parfois 3, compactés verticalement, réalise un écran végétal bien plus dense que celui formé par les ensembles arborescents disjoints verticalement, discontinus latéralement de la forêt à Bertholletia excelsa.

Cet écran favorise le développement des espèces d'ombre et sous-trait la lumière nécessaire à la croissance des jeunes arbres qui stagnent en attente d'une trouée. C'est ainsi que les classes de diamètres entre 0.15 et 0.6m sont bien représentés contrairement aux forêts du Tocantins.

### DEUX ARCHITECTURES BIEN DIFFÉRENTES

Les forêts à Bertholletia excelsa des marges du Tocantins se distinguent par :

- 1) La fréquence des arbres de forte taille, avec de grands houppiers aux branches maîtresses bien individualisées dans l'espace, constituant un 3ème ensemble structural.
- 2) La disposition des feuillages des ensembles arborescents qui sont bien distincts verticalement, l'ensemble supérieur se détachant nettement.
- 3) Des ensembles arborescents moyens peu représentés.
- 4) Un sous-bois perturbé par les nombreuses branches cassées. De vastes trouées de 1000 à 1200 m<sup>2</sup> résultant de chablis complexes. L'abondance de lianes par secteurs.

Il en résulte une forêt hétérogène où la mosaïque est nettement marquée avec des zones de forêt bien développée, des zones perturbées (voûte incomplète, sous-bois traumatisé) et des zones effondrées.

Les forêts d'Amazonie centrale sont caractérisées par :

- 1) La rareté des arbres de forte taille. Des houppiers de dimensions réduites, aux branches maîtresses rarement bien individualisées. Un ensemble structural supérieur ponctuel et inconstant.

Soulignons que, dans ces forêts d'Amazonie centrale, la notion d'émergent prend toute sa signification : l'arbre domine la voûte forestière sans toutefois constituer un véritable ensemble structural, les individus étant trop isolés ; il s'agit d'espèces de grande longévité qui persistent tandis que le cycle sylvigénétique a déjà renouvelé la forêt environnante.

- 2) L'imbrication verticale des feuillages des ensembles arborescents qui réalisent une voûte dense et épaisse.
- 3) Des ensembles arborescents moyens bien représentés.
- 4) Un sous-bois qui n'est pas perturbé par la chute des branches. Des chablis multiples n'excédant pas 600 m<sup>2</sup>. L'absence de zone envahie par les lianes.

Il en résulte une forêt homogène à voûte continue, interrompue au niveau des chablis qui sont de faibles dimensions.

Il est clair que, si dans ces deux types forestiers, nous recensons tous les chablis, les trouées les plus fréquentes présentent des surfaces entre 50 et 100 m<sup>2</sup>. Les branches en tombant, les arbres moyens

dépérissant, forment des trouées mineures qui seront, dans la plupart des cas, cicatrisées par les feuillages des arbres périphériques.

Nous n'avons considéré que les grandes trouées, moins fréquentes, qui résultent de la chute en cascade de plusieurs arbres, chablis multiple, ou de l'étagement dans le temps d'une série de chutes de branches et de troncs dont l'impact sur le sous-bois est considérable : ce chablis complexe ne laisse pas de délai suffisant aux végétaux sous-jacents pour cicatriser la trouée, alors qu'il maintient des conditions d'ensoleillement favorables au développement des lianes ; elles envahissent le sous-bois et limitent le développement des jeunes arbres, paralysant les processus de cicatrisation.

Ainsi, plus que le nombre et la fréquence des chablis, il apparaît que c'est la dimension maximale de la trouée qui caractérise la dynamique d'une forêt et conditionne son type architectural.

Les surfaces de trouées de 1000 à 1200 m<sup>2</sup> pour les forêts du Tocantins, celles de 600 m<sup>2</sup> pour les forêts d'Amazonie centrale sont des valeurs extrêmes, peu fréquentes dans la gamme des chablis, mais dont les conséquences aux plans de l'architecture et de la floristique sont essentielles.

#### MOSAIQUE FORESTIERE ET TYPES BIOLOGIQUES

Cette comparaison entre deux forêts d'Amazonie brésilienne montre une occupation très différente de l'espace dans les deux cas et souligne le rôle des grands arbres qui, en conditionnant la dynamique forestière, détermine l'architecture de la forêt. C'est le cas de Bertholletia excelsa. D'autres espèces de ces forêts peuvent atteindre des dimensions aussi fortes mais restent peu fréquentes comme Anacardium giganteum, Astronium lecointei, Alexa grandiflora, etc...

Selon la présence ou l'absence de telles espèces, la forêt offre une architecture bien différente par la constitution de la voûte forestière étagée dans un cas, densément condensée dans l'autre, par la taille des chablis conférant à la mosaïque une "maille large" et une grande hétérogénéité ou, au contraire, une "maille plus fine" et une relative homogénéité latérale des ensembles arborescents.

Les espèces végétales, selon leur tempérament, totalement héliophile à totalement sciaphile (33), y rencontreront des conditions d'installation et de développement variables en fonction du cycle sylvigénétique (figure 30).

Les travaux qui envisagent la relation entre l'architecture et le tempérament des espèces végétales se sont principalement focalisés sur les premières phases de la sylvigénèse.

DENSLOW (1980) souligne que la taille de la trouée naturelle conditionne la régénération et le comportement des espèces. L'auteur distingue les espèces spécialisées aux grandes trouées, celles qui préfèrent les petites trouées et celles qui poussent sous la voûte. Encore faut-il remarquer que la notion de voûte reste à préciser, tellement différente entre la forêt à Bertholletia excelsa où elle est particulièrement discontinue, et la forêt d'Amazonie centrale où elle est très fermée.

Le cortège floristique des arbres pionniers ou plantes cicatricielles dépend, selon HARTSHORN (1978) de la taille des chablis qui interférera sur les conditions écologiques : "gap size probably also has an important effect on changes in microclimat, root competition, and probability of endomycorrhizal infection".

KRAMER (1933), à Java, montre qu'au-delà de 10 ares, les trouées créées artificiellement sont colmatées par des espèces pionnières, en deçà, par des espèces de la voûte. C'est cette surface de 1000 m<sup>2</sup> que retient WHITMORE (1982) pour l'établissement des espèces pionnières. Nous avons souligné l'abondance de telles espèces dans les ensembles structuraux n-2 et n-1 des forêts du Tocantins où les chablis atteignent de grandes dimensions ; de plus, elles persistent sous les interstices des ensembles supérieurs fortement discontinus.

La comparaison des architectures des forêts du Pará et d'Amazonie centrale nous permettra d'illustrer le rapport entre la taille des trouées forestières naturelles et la présence de plusieurs types biologiques.

L'étude des populations de palmiers dans les deux régions considérées montre que les espèces du sous-bois sont plus nombreuses avec des effectifs plus importants en Amazonie centrale où dominent les formes

FIGURE 30.-

Les tempéraments des essences forestières (adapté de VOOREN 1979)

- A - héliophile strict (Bertholletia excelsa ; la majorité des espèces pionnières : Cecropia, Pourouma, etc...).
- B - Sciaphiles (tolérantes à l'ombre) pour la germination, héliophiles pour la croissance et le développement (Oenocarpus bacaba ; Ceiba pentandra, etc...).
- C - Sciaphiles (tolérantes à l'ombre) pour la germination et la croissance, héliophiles dans la phase ultime de leur développement (Piptadeniastrum africanum ; de nombreuses espèces de la voûte forestière).
- D - Totalement sciaphiles (les espèces du sous-bois).

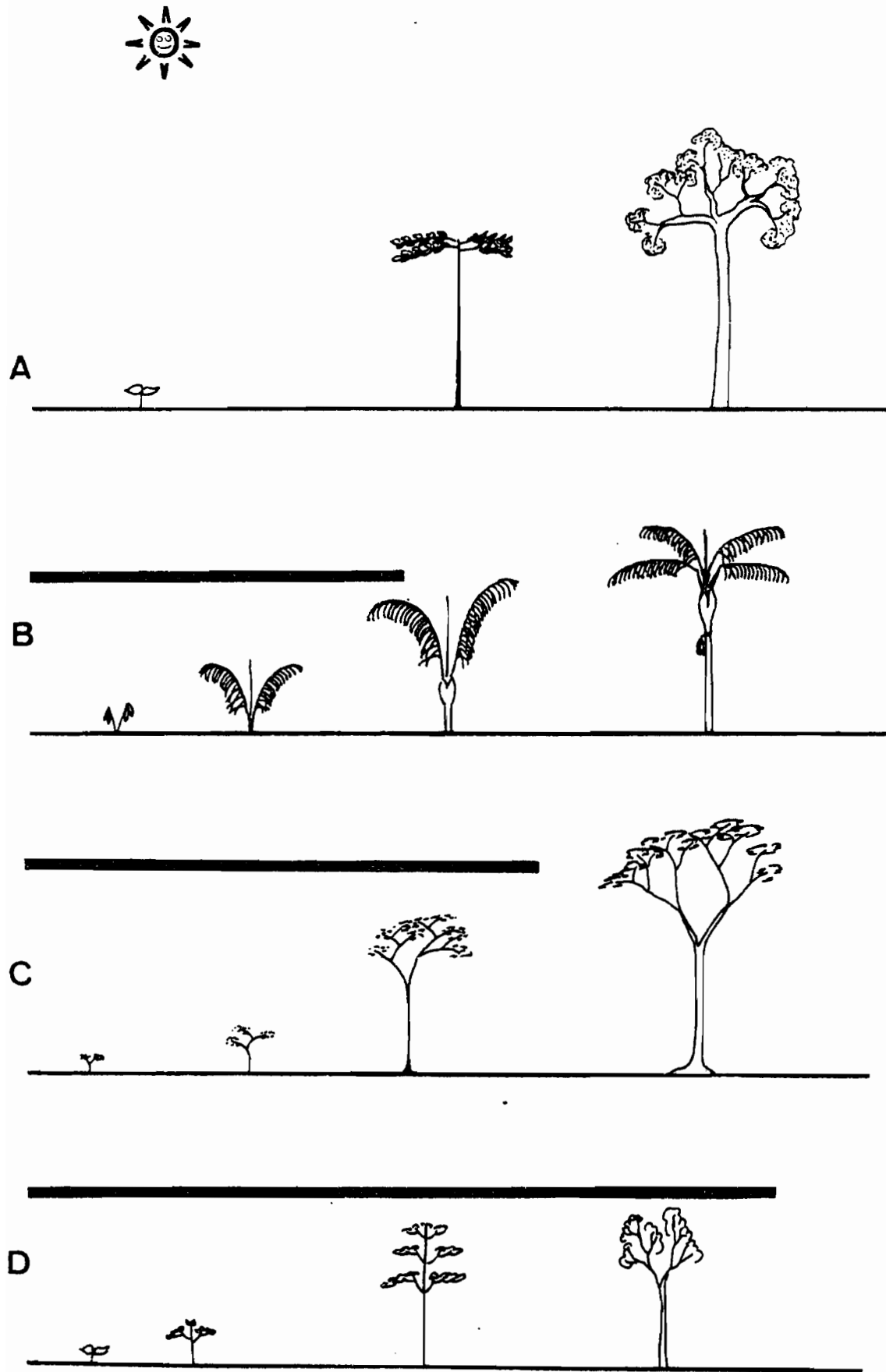


FIG. 30

FIGURE 31.-

## Croissance des palmiers et énergie lumineuse

- A - Exigence en lumière des palmiers arborescents (selon de GRANVILLE 1978) : la phase 1 correspond à la mise en place d'une couronne de feuilles de taille adulte ; cette première phase, en n'exigeant qu'une faible énergie lumineuse, peut se dérouler dans le sous-bois. La seconde phase, une fois la taille des feuilles adultes acquise, consiste en l'élaboration du tronc ; le palmier exige alors un haut niveau énergétique et se maintiendra toute sa vie à la pleine lumière.
- B - Comportement du palmier arborescent en forêt : l'élaboration du tronc ne pourra s'amorcer que si le palmier trouve accès à la pleine lumière à la faveur d'un chablis, l'énergie lumineuse reçue devant être égale ou supérieure à l'énergie minimale exigée.
- C - Le palmier acaule s'épanouit en sous-bois, adapté à fonctionner à un niveau énergétique plus bas.

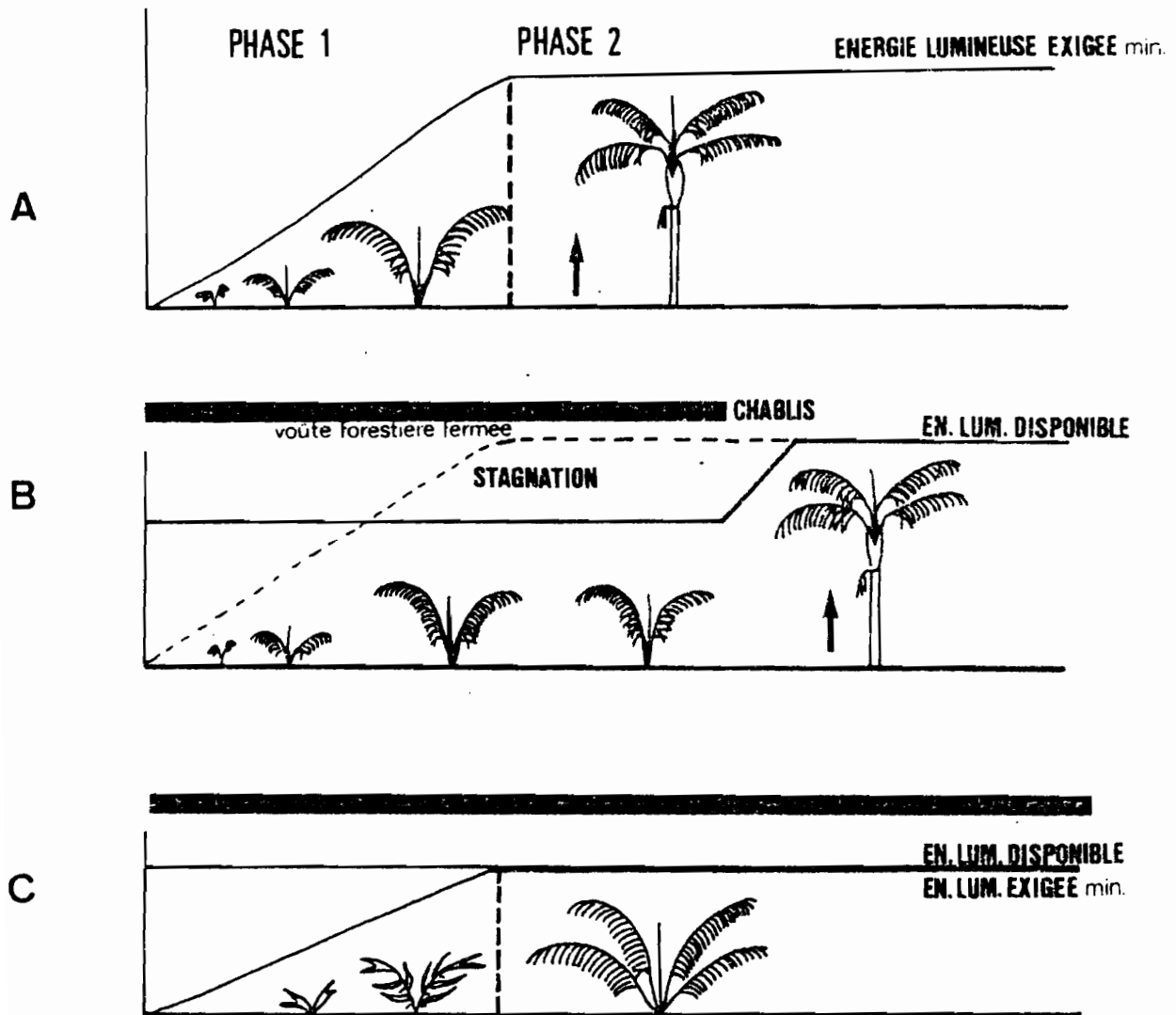


FIG. 31

FIGURE 32.-

## Mosaïque forestière et type biologique

- A - Vaste chablis en forêt du Pará : la cicatrisation est assurée par les espèces germées et les rejets. L'effet de bordure est peu sensible. L'énergie lumineuse reçue par les plantes cicatricielles est maximale. Les palmiers arborescents qui, pour la plupart, étaient présents avant le chablis, dans le sous-bois, en phase 1 (cf. figure 31), peuvent élaborer un tronc en recevant cette énergie lumineuse égale ou supérieure au minimum exigé.
- B - Petit chablis en forêt d'Amazonie centrale : la trouée est essentiellement cicatrisée à partir de la bordure. Seules quelques espèces à croissance très rapide peuvent s'y installer. L'énergie reçue par les plantes situées au centre de la trouée diminue rapidement, les palmiers arborescents n'ont pas un délai suffisant pour amorcer un tronc et maintenir leur feuillage à la pleine lumière.

Les palmiers arborescents de ces forêts d'Amazonie centrale ne se rencontrent fréquemment que sur les plateaux où se forment les plus grands chablis, sur leurs bordures toujours bien éclairées et dans les bas-fonds hydromorphes où ils bénéficient d'une forte énergie lumineuse dans des végétations ouvertes.

(e.l.m.e. : énergie lumineuse minimale exigée).

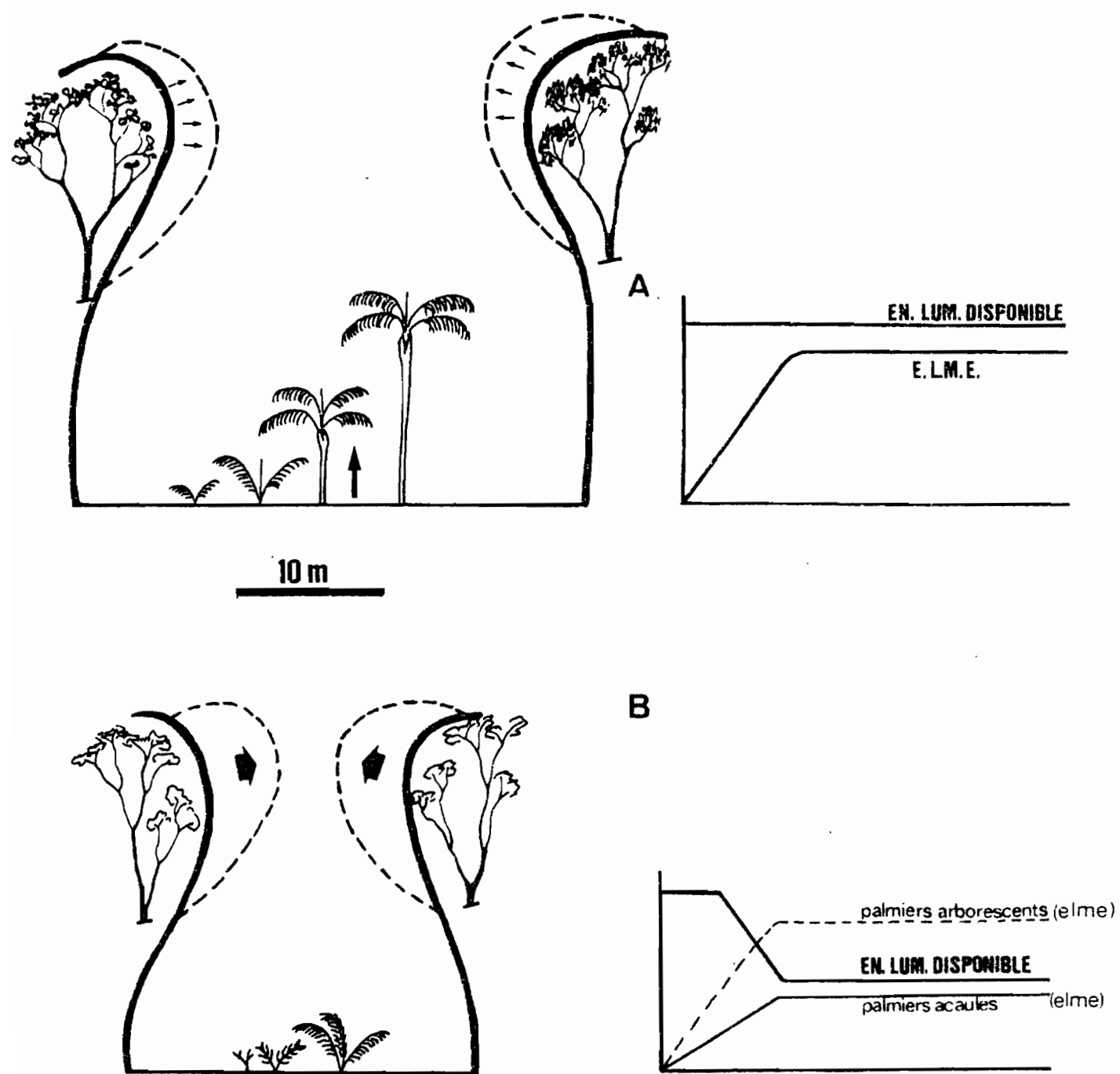


FIG. 32

acaules (Astrocaryum javarense, Astrocaryum acaule, Attalea attaleoides, Attalea spectabilis) jamais rencontrées dans les forêts du Tocantins.

L'abondance de formes acaules dans le sous-bois des forêts d'Amazonie centrale peut être reliée à l'absence de grands arbres :

De GRANVILLE (1978) définit les exigences en lumière des palmiers arborescents comme Oenocarpus bacaba, en forêt guyanaise, et distingue deux phases. Une première phase - correspondant à "l'establishment growth" définie par TOMLINSON (1964, 1973) qui va de la germination à l'élaboration des feuilles de taille adulte - demande une énergie lumineuse progressivement croissante mais inférieure à celle exigée par la seconde phase au cours de laquelle sera élaboré le tronc (figure 31A et B). La première phase pourra donc se dérouler dans les conditions du sous-bois, ce que nous avons montré pour cette même espèce en forêt de Tucuruí (p.119). Par contre, la seconde phase ne pourra s'effectuer que si la plante reçoit une forte énergie lumineuse, à la faveur d'un chablis. Le stade d'attente à bas niveau énergétique, en sous-bois, chez les formes arborescentes, devient le stade final chez les formes acaules (figure 31C).

Dans le chablis de la forêt d'Amazonie centrale dont les dimensions sont le plus souvent limitées, la cicatrization par la bordure obstrue déjà la trouée avant que la jeune plante germée en son centre n'atteigne la voûte (figure 32). Les palmiers acaules se seraient spécialisés, par rapport aux formes arborescentes, pour fonctionner à un niveau énergétique plus faible. Plus la trouée forestière est grande et plus les effets de bordure sont réduits, la cicatrization est alors assurée par les espèces qui y sont installées ; l'énergie lumineuse reçue reste maximale, et le palmier poussant parmi les arbres pionniers peut élaborer un tronc. On conçoit alors que les espèces acaules soient absentes des forêts à vastes chablis du Tocantins.

La population de palmiers de la forêt d'Amazonie centrale est très diversifiée ; une idée de la richesse spécifique sera donnée par comparaison avec la forêt du Tocantins :

- Amazonie du Pará, vallée du Tocantins : 22 espèces dont 12 du sous-bois (inférieures à 10m) pour 10.56 hectares relevés ;
- Amazonie centrale : 32 espèces dont 27 du sous-bois pour 1.2 hectare relevé (30).

Sur les sols drainés des plateaux et des pentes, seules deux espèces arborescentes, Oenocarpus bacaba et Iriarteia exorrhiza se rencontrent dans les forêts d'Amazonie centrale, avec Euterpe precatoria, plus rare, qui se plaît surtout sur sol hydromorphe. Dans les mêmes situations topographiques, Oenocarpus bacaba et Iriarteia exorrhiza, mais aussi Oenocarpus distichus, Attalea regia, Attalea speciosa sont fréquents dans les forêts du Tocantins étudiées. Les exigences énergétiques des palmiers arborescents définies par de GRANVILLE (1978) correspondent tout à fait à ces observations : les grands palmiers arborescents préfèrent les forêts où les chablis sont de grandes dimensions.

La diversité spécifique est particulièrement élevée dans le sous-bois des forêts d'Amazonie centrale où l'on compte de 14 à 17 espèces pour 1200 m<sup>2</sup> (tableau 33)\*, ce qui contraste avec la relative pauvreté du peuplement de palmiers arborescents. Cette haute richesse spécifique du sous-bois traduit, à notre sens, une véritable "radiation adaptative" des palmiers au sein de la forêt tropicale humide ; ils se sont spécialisés pour occuper les niveaux arbustifs et herbacés fortement ombragés dans les forêts "fermées" et "compactes" où le degré d'occupation de l'espace par les végétaux paraît maximal.

Les palmiers-lianes du genre Desmoncus se rencontrent dans les deux types forestiers sans toutefois témoigner d'une meilleure représentation dans l'un ou l'autre type ; ils sont peu fréquents et se plaisent surtout dans les végétations secondaires.

Enfin, les forêts à Bertholletia excelsa étudiées nous paraissent être progressivement colonisées par le babaçu (Attalea speciosa) venant du Sud. Ce grand palmier est extrêmement abondant dans l'état du Maranhão. La figure 33 représente son aire de distribution dans le secteur étudié : la zone 8 se trouve à la limite nord de cette aire sur la rive droite du fleuve, l'espèce y est abondante mais n'a été rencontrée que dans une seule des deux toposéquences décrites pourtant voisines ; la zone 7, sur la rive gauche, se situe dans l'aire de distribution qui s'arrête plus au nord, au niveau de Jatobal, avec des avancées jusqu'à la zone 3 où le palmier progresse le long de la transamazonienne à la faveur des défrichements ; dans

-----

\* Cf. p. 145

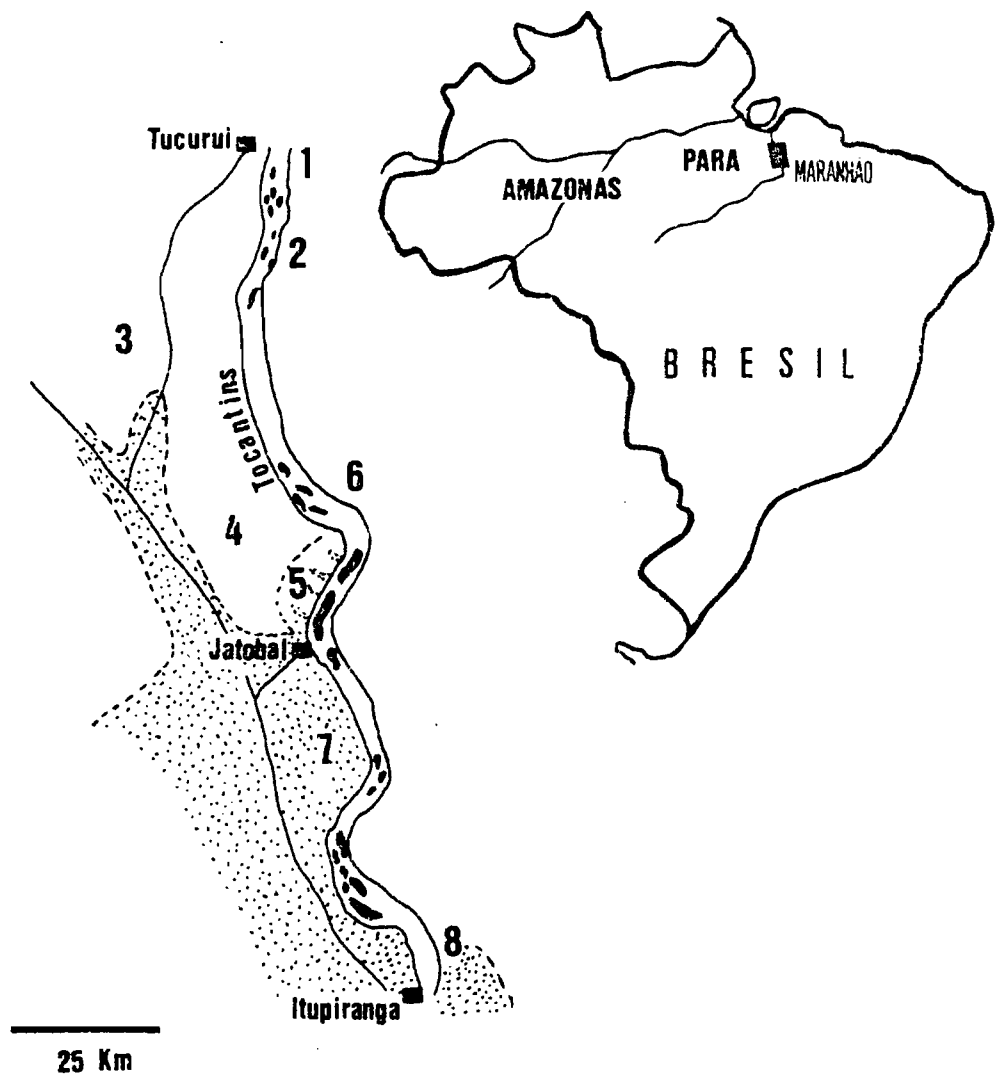


FIG. 33

AIRE DE DISTRIBUTION DU BABACU (*Attalea speciosa*)  
 FORETS DU TOCANTINS [PARÁ]



la zone 5, légèrement en avant de l'aire de distribution, le palmier pénètre la forêt à partir du fleuve en remontant les rivières affluentes comme le suggère sa présence dans les seuls bas-fonds, alors que cette espèce, dans son aire de distribution, envahit tous les sites topographiques.

De même, l'inajá (Attalea regia) abonde dans les forêts à Bertholletia excelsa mais présente rarement la taille adulte : seulement dix palmiers de plus de 10 mètres de hauteur ont été rencontrés sur 10.56 hectares. Les adultes sont très nombreux dans les végétations secondaires périphériques. Cette espèce nous semble également être en phase de colonisation du secteur forestier.

Par contre, à Manaus et dans ses environs où la végétation est fortement secondarisée, deux palmiers arborescents sont fréquents et abondants : "l'inajá" (Attalea regia) et le "tucumã" (Astrocaryum aculeatum). Ces deux palmiers sont absents des forêts voisines.

Ces considérations sur la pénétration d'un milieu forestier par des espèces étrangères soulignent l'effet de l'architecture de la forêt sur la répartition des espèces. Les forêts d'Amazonie centrale par leurs petits chablis, offrent une résistance plus grande à la pénétration des espèces arborescentes venant des milieux secondarisés.

Les faits qui précèdent sont conditionnés par la dimension du peuplement arborescent supérieur. Les arbres "géants" sont nombreux en forêt des marges du Tocantins, rares, voire absents en forêt d'Amazonie centrale ; ils redeviennent d'ailleurs très fréquents dans l'Ouest de l'Amazonie. De ces arbres dépend la taille des chablis qui, elle-même, interfèrera sur la régénération des grandes espèces arborescentes. Ainsi, le Bertholletia excelsa espèce strictement héliophile, ne doit pas être surcimé, tout comme les palmiers arborescents qui ont besoin de la pleine lumière pour élaborer un tronc : l'espèce germe croît et se développe en maintenant toujours son feuillage en position dominante. Elle ne pourrait être compétitive dans les forêts d'Amazonie centrale où les chablis, de plus petite taille, sont cicatrisés à partir de la bordure, et serait alors précocement étouffée.

Dans quelle mesure ces espèces peuvent-elles s'introduire dans ces forêts fermées, sur les plateaux où la taille des chablis est plus importante, et progressivement modifier l'architecture de la végétation ?

Les sols réputés pauvres en Amazonie centrale ne semblent pas limiter l'introduction du Bertholletia excelsa qui pousse bien planté à la périphérie de Manaus.

La propre architecture de la végétation peut jouer un rôle déterminant dans l'installation, le maintien d'un type biologique ou sa disparition, et donc, conditionner la distribution géographique des espèces .

## LES FORETS DES MARGES DU TOCANTINS, AMAZONIE DU PARA

---

Abondance de Attalea speciosa (babaçu) dans la zone 8:

Photo 32 : abondance des "plantules", jusqu'à 0,5m de haut, dans un bas-fond hydromorphe.

Photo 33 : abondance de juvéniles encore acaules dans un chablis (hauteur 2m)

### Bertholletia excelsa:

Photo 34 : Le noyer du Brésil domine ces forêts des marges du Tocantins et marque leur physionomie (hauteur 45m)

Photo 35 : jeunes Bertholletia excelsa plantés à la périphérie de Manaus qui développent le modèle de ROUX (hauteur 4m).

Photo 36 : un individu plus âgé (hauteur 25m), également planté à la périphérie de Manaus, conserve ses branches basses, alors qu'en forêt le jeune arbre élague très tôt ses branches les plus basses, et, dès qu'il atteint la hauteur d'environ 6m, il ne conserve plus que 6 à 8 rameaux groupés à l'extrémité de la tige.

### Architecture et mosaïque forestière:

Photo 37 : Les grands arbres se détachent nettement au-dessus de la voûte.

Photo 38 : Un chablis récent créé par la chute d'un arbre moyen.

Photo 39 : Les lianes envahissent les chablis,

Photo 40 : et elles persistent encore abondantes à un stade avancé de la cicatrisation.

## LES FORETS D'AMAZONIE CENTRALE

---

### Architecture et mosaïque forestière

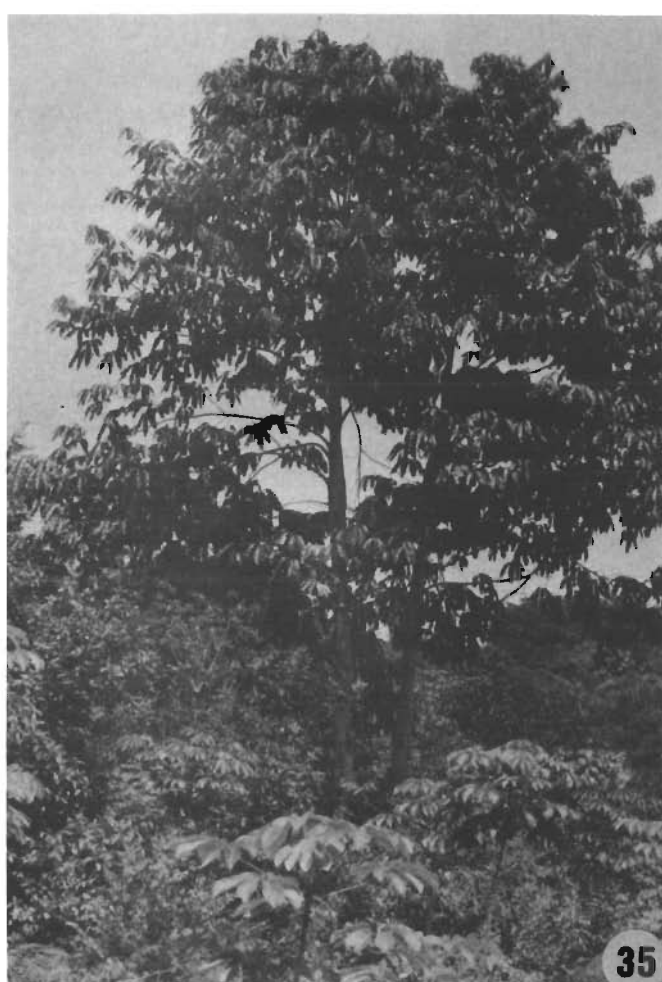
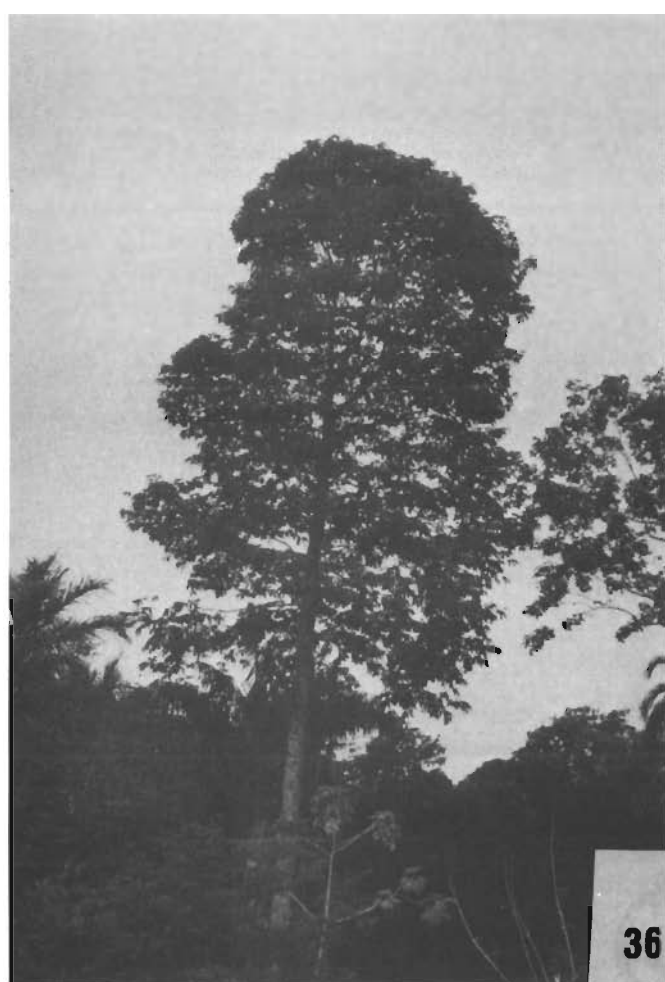
Photo 41 : Vue de la tour, la voûte forestière est densément continue, avec quelques arbres qui en émergent et ne dépassent pas 35-40m.

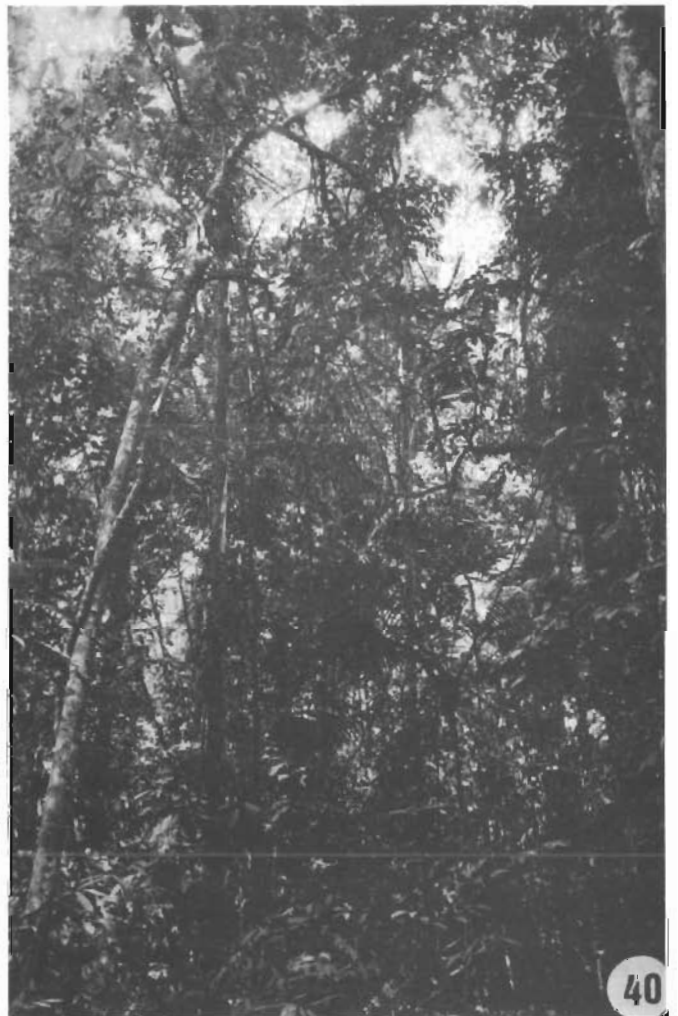
Photo 42 : Les chablis sont de faibles dimensions et altèrent peu la continuité de la voûte forestière.

Photo 43 : Le sous-bois est remarquablement homogène.











## CHAPITRE 6

### COMPARAISON AVEC D'AUTRES FORÊTS PRIMAIRES ET SECONDAIRES

La comparaison des architectures de deux forêts d'Amazonie témoigne d'une grande variation au sein d'un même massif forestier. Nous considérerons maintenant d'autres forêts géographiquement bien différentes : tout d'abord, la forêt du Sud-Ouest ivoirien déjà présentée, étudiée par la méthode morpho-structurale, puis des forêts de Guyane française et du Mexique décrites par la méthode du profil dessiné ; enfin, dans cette gamme architecturale obtenue, nous tenterons de situer l'architecture de forêts secondaires âgées du Sud-Ouest ivoirien.

#### FORETS DU SUD-OUEST IVOIRIEN

##### 1. LE NIVEAU ARBORESCENT SUPERIEUR

Les forêts de Tai et de Grabo présentent jusqu'à quatre ensembles structuraux au-dessus de 15m, l'architecture avec trois ensembles structuraux est plus fréquente (chapitre 4).

Le 4ème ensemble correspond à des émergents : il s'agit d'espèces, souvent rencontrées dans l'ensemble supérieur des forêts qui accusent un développement exceptionnel lié à un âge avancé. Nous noterons cet ensemble structural supplémentaire "n+1" pour marquer qu'il ne se réalise que par le gigantisme possible de quelques espèces.

La liste des espèces les plus communément rencontrées pour chaque ensemble structural en forêt sur sol drainé (sites de sommet, haut de pente, pente et bas de pente) est établie à partir des 12 relevés étudiés au chapitre 4 auxquels nous joignons les données floristiques obtenues par 7 autres relevés effectués en forêt de Tai.

+ 45m et plus : ensemble structural (n+1), niveau émergent.

Piptadeniastrum africanum, Chrysophyllum taiense.

+ 35/45m : ensemble structural (n)

Piptadeniastrum africanum, Chrysophyllum taiense, Oldfieldia africana, Anthonotha fragrans, Parkia bicolor, Lophira alata, Nauclea diderrichii, Parinari excelsa, Parinari aubrevillei, Tarrietia utilis, Gymnostemon zaizou, Erythrophleum ivorense, Irvingia gabonensis, Klainedoxa gabonensis, Canarium schweinfurthii, Cynometra ananta, Entandrophragma utile, Dacryodes klaineana, Anopyxis klaineana, Combretodendron africanum.

25/35 m : ensemble structural (n-1)

Pentaclethra macrophylla, Bussea occidentalis, Dialium aubrevillei, Pycnanthus angolensis, Strombosia glaucescens, Scottelia coriacea, Calpocalyx brevibracteatus, Pentadesma butyracea, Corynanthe pachyceras, Spondianthus preussii.

15/25 m : ensemble structural (n-2)

Tricoscypha arborea, Coula edulis, Xylopia aethiopica, Xylopia quintasii, Octoknema borealis, Diospyros sanza-minika, Beilschmiedia mannii

Les limites de hauteurs indiquées sont maximales. Certaines espèces d'un ensemble inférieur peuvent se rencontrer dans l'ensemble supérieur. Leur position donnée ici correspond à une plus grande fréquence d'observation.

Bon nombre d'espèces de l'ensemble structural (n-1) sont héliophiles et se disposent sous les interstices de l'ensemble structural (n). Dans quelques relevés, elles peuvent se développer suffisamment pour disposer leur feuillage parmi ceux des arbres supérieurs, c'est parfois le cas de Pentaclethra macrophylla et Pycnanthus angolensis.

La forêt de bas-fond hydromorphe ne présente que deux ensembles structuraux au-dessus d'une quinzaine de mètres. L'ensemble supérieur est généralement discontinu comme le remarque HUTTEL (1977).

L'ensemble structural dominant est constitué d'espèces qui se plaisent sur sol hydromorphe comme Symphonia globulifera, d'espèces qui se trouvent également sur sol drainé comme Tarrietia utilis, d'espèces de sol drainé occasionnellement sur sol hydromorphe comme Sacoglottis gabonensis et Nauclea diderrichii.

L'ensemble structural sous-jacent est fréquemment constitué par Mitragyna ciliata, Uapaca paludosa, Gilbertiodendron splendidum ; ces espèces sont inféodées aux sols hydromorphes.

L'ensemble structural supérieur des forêts de Tai et de Grabo est réalisé par de nombreuses espèces aux ports différents et variés.

Ce n'est pas tant le port que les dimensions de l'édifice arborescent qui distinguent ces espèces africaines de leurs homologues amazoniens. Le Piptadeniastrum africanum, comme de très nombreuses Mimosa-ceae et Caesalpiniaceae, projettent son feuillage vers le haut selon une surface quasi-plane et présente un port identique aux espèces amazoniennes (Parkia, Newtonia, Sclerolobium, etc...); d'autres formes, plus globuleuses, sont réalisées par les Combretodendron africanum, Chrysophyllum taiense, et de nombreuses Lecythidaceae amazoniennes ; certaines espèces, enfin, développent d'énormes branches supportant chacune des feuillages bien individualisés, cas des grands Parinari excelsa de la forêt de Tai, mais aussi des Caryocar villosum ou Dinizia excelsa d'Amazonie.

En fait, comparée aux forêts des marges du Tocantins, c'est cette abondance d'arbres de grandes dimensions qui caractérise l'architecture des forêts de Tai et de Grabo et qui se traduit par le fort développement des branches maîtresses entre 15 et 30 mètres : ainsi, à partir des relevés morpho-structuraux, l'architecture des niveaux arborescents des forêts du Sud-Ouest ivoirien peut se schématiser comme suit :

| Forêt sur sol drainé |                                                    | Forêt sur sol hydromorphe                            |
|----------------------|----------------------------------------------------|------------------------------------------------------|
| 35/45m et +          | Paliphyse <sup>n</sup>                             |                                                      |
| 25/35m               | Dendri <sup>n</sup> -Paliphyse <sup>n-1</sup>      | 25/35m Paliphyse <sup>n</sup>                        |
| 15/25m               | Dendri <sup>n-1</sup> , n-Paliphyse <sup>n-2</sup> | 15/25m Dendri <sup>n</sup> -Paliphyse <sup>n-1</sup> |

Le "dendrigé" traduit la place importante occupée par les branches maîtresses dans ces forêts africaines : il apparaît 14 fois sur 15 relevés dans les hoplexols supérieurs. Il n'apparaît qu'une seule fois sur 64 relevés en forêt du Pará. Nous avons vu que le port du Bertholletia excelsa est globuleux, les branches maîtresses sont noyées dans le feuillage qu'elles dispersent selon 3/4 d'hémisphère et qui retombent sous leur niveau d'insertion sur le tronc.

On est bien loin alors de la forêt d'Amazonie centrale avec ses deux ensembles structuraux supérieurs où les quelques rares émergents culminent à 35-40m.

Enfin, les palmiers arborescents sont absents de la forêt du Sud-Ouest ivoirien, d'une manière générale, de la forêt primaire africaine, alors qu'ils sont fréquents en forêt amazonienne où ils se distribuent, sous les trouées de l'ensemble structural supérieur. En forêt d'Amazonie centrale, de hauteur plus faible, les palmiers arborescents ne dépassent pas le niveau arborescent moyen.

## 2. LE NIVEAU ARBORESCENT MOYEN

Ce niveau se caractérise par la présence de 1 à 2 hoplexols pouvant être constitués par un ensemble structural discontinu, par les feuillages bas de l'ensemble structural supérieur et par des feuillages d'arbres d'avenir.

Dans les relevés considérés, l'ensemble structural moyen, lorsqu'il est réalisé, est composé par Diospyros mannii Diospyros soubreana, et Memecylon lateriflorum, très abondants, avec, moins fréquents, Cola buntingii, Discoglyprena caloneura, Trichilia heudelotii, Garcinia afzelii, Placodiscus leptostachys, etc...

Sur 12 relevés de forêt sur sol drainé du Sud-Ouest ivoirien, 5 présentent un ensemble structural bien individualisé à ce niveau, alors qu'en forêt d'Amazonie du Pará, nous n'avons décrit des arbres du présent que dans 11 relevés sur 64.

Dans ces forêts amazoniennes, la plus faible fréquence de réalisation d'un ensemble structural arborescent moyen est, dans une certaine mesure, compensée par la présence de palmiers qui s'y trouvent en "transit" et monteront plus haut sous les arbres dominants.

Cet ensemble structural du niveau arborescent moyen n'apparaît que dans un seul des bas-fonds hydromorphes (cf. séquence de Grabo) ; dans les deux autres relevés, les feuillages sont rares, les hoplexols comprennent essentiellement des troncs. Par contre, dans les bas-fonds amazoniens, ce niveau est largement comblé par les feuillages de palmiers, principalement Euterpe oleracea pour les forêts du Pará et Mauritia aculeata en Amazonie centrale, tous deux palmiers à troncs multiples dont certains atteignent la voûte de la végétation.

### 3. LE NIVEAU ARBUSTIF

La majorité des relevés des forêts de Tai et de Grabo présentent trois ensembles arbustifs du présent distincts verticalement :

- Vers 1.8m / 3m : Gaertnera paniculata, Gaertnera cooperi, Ouratea morsonii, Diospyros chevalieri, Glyphaea brevis, Ptychopetalum anceps, Microdesmis puberula, Rothmannia sp.pl.

Ces espèces constituent un ensemble structural diffus et inconstant, le plus souvent limité à quelques individus.

- Vers 3/5m : Memecylon golaense, Memecylon guineense, Heinsia crinita, Drypetes gilgiana, Craterispermum caudatum, Ouratea schoenleiniana, Napoleona leonensis, Napoleona vogelii, Heisteria parvifolia, Rinorea illicifolia, Rinorea longicuspis, Tetrorchidium oppositifolium.
- Vers 5/7-8m : Maesobotrya barteri, Mareya micrantha, Baphia bancoensis, Baphia nitida, Drypetes aylmeri, Coffea liberica.

Ces espèces sont généralement observées aux hauteurs indiquées. Elles peuvent, cependant, s'épanouir à un niveau différent : il est ainsi possible de rencontrer Craterispermum caudatum entre 5 et 8m. La chute de branches d'arbres de la voûte crée de petites ouvertures qui permettent aux espèces du sous-bois de recevoir une énergie lumineuse plus forte et d'accuser, souvent après avoir été traumatisées, un développement plus important.

Les trois ensembles structuraux du niveau arbustif ne sont pas tous réalisés simultanément ; nous avons rassemblé ici les données de différents relevés. Ils sont discontinus latéralement à l'intérieur d'un même relevé. Leur cycle de vie est en effet plus court que celui des grands arbres ; de plus, ils sont plus vulnérables, soumis aux chutes de branches et à l'action des grands mammifères qui, en Afrique, n'est pas négligeable (GUILLAUMET 1967).

Les espèces du sous-bois sont le plus souvent grégaires, ce qui se traduit dans les relevés par un faible nombre d'espèces constituant un même ensemble structural. De GRANVILLE (1976) constate le fait en forêt guyanaise : "le cas est fréquent de voir une strate basse du sous-bois occupée par une Melastomaceae et quelques kilomètres plus loin, dans les mêmes conditions apparentes d'éclairement, de drainage, de sol, etc..., c'est une Rubiaceae qui occupe cette strate." C'est ainsi que les Violaceae abondent dans certaines forêts du Tocantins (Zone 1), représentées par le seul genre Rinorea dans nos relevés.

Dans les sous-bois des forêts amazoniennes étudiées, les ensembles structuraux sont surtout réalisés par des palmiers très nombreux qui masquent la participation des Dicotylédones arbustives moins représentées.

Ainsi, en Amazonie centrale, un niveau constant de palmiers s'établit entre 1.8 et 3 mètres ; un 2ème niveau apparaît entre 6 et 10 mètres, avec, entre les deux, un ensemble plus diffus, mais néanmoins régulièrement observé. En Amazonie du Pará, un 1er niveau s'établit entre 1.8 et 2.5 mètres constitué d'espèces cespiteuses des genres Bactris et Geonoma. La population d'Astrocaryum munbaca (cf. tableau 48) établit deux niveaux, l'un vers 4m, l'autre vers 7-8 mètres où se mêlent les Syagrus inajai.

Bien que leur composition floristique soit très différente, les forêts considérées du Sud-Ouest ivoirien et d'Amazonie brésilienne présentent des sous-bois identiques au plan architectural : dans les deux cas, trois ensembles structuraux sont réalisés entre 1.5-2 et 8-10m, essentiellement constitués de Dicotylédones en Afrique, de palmiers en Amazonie.

#### 4. LE NIVEAU ARBUSTIF INFÉRIEUR ET HERBACE

---

En forêt ivoirienne, ce niveau est dominé par les jeunes plantes. Excepté dans les niveaux bas, inférieurs à 0.5m, les plantes ayant atteint leur expansion maximale, plantes herbacées, sous-ligneuses ou ligneuses, sont présentes ou rares, jamais abondantes.

Entre 1 et 2m, quelques plantes ligneuses comme Thecacoris stenopetala, Paracoffea ebracteolata, Sapium guineense, etc... se rencontrent épanouies parmi les feuillages plus abondants de jeunes formes arborescentes et quelques sous-ligneuses comme Cephaelis yapoensis, plus fréquente.

Entre 0.5 et 1m, les plantes ligneuses sont réduites à quelques espèces monocauls : Ouratea duparquetiana, Pycnocoma macrophylla, Coffea humilis. Les plantes herbacées appartiennent aux genres Dracaena, Thaumatococcus, Aframomum, Mapania, etc...

Entre 0.15 et 0.5m, des herbacées de plus petite taille sont fréquentes : Culcasia liberica, Cercestis afzelii, Pteris atrovirens, Cephaelis tabouensis, Bufforestia mannii, Palisota barteri, Palisota hirsuta, et des Gramineae : Streptogyna crinita, Guaduella oblonga, Leptaspis cochleata, Olyra latifolia, etc...

Enfin, sous 15 cm, l'espace est occupé par des plantes qui étalent leur appareil végétatif ou florifère à même la litière ; il s'agit de Geophila afzelii, Geophila hirsuta, abondantes par taches, occasionnellement des inflorescences de Thonningia sanguinea, rarement de saprophytes (Triuridaceae).

Ces quatre ensembles structuraux inférieurs se rencontrent dans la majorité des relevés et, avec les jeunes plantes, constituent de 5 à 8 hoplexols.

En forêt amazonienne, ces niveaux ressortent moins nettement. Nous distinguons cependant :

- entre 1 et 2m, le niveau d'expansion de nombreux petits palmiers des genres Bactris et Geonoma, d'une Cycadale du genre Zamia, de sous-ligneuses : Rubiaceae, Melastomaceae, etc...

- entre 0.5 et 1m, des Marantaceae, quelques petits palmiers (Bactris simplicifrons, Bactris aubletiana, Geonoma stricta).
- entre 0.2 et 0.5m, des Gramineae et petites herbacées, des Rapateaceae surtout abondantes dans les zones hydromorphes.
- sous 0.2m, un tapis végétal nettement plus réduit qu'en forêt ivoirienne, limité à quelques Peperomia à la base des troncs, à de petites Gesneriaceae, Araceae, et à de nombreuses espèces saprophytes, Triuridaceae et Gentianaceae (photos 44 et 45).

Ces plantes ne sont jamais abondantes. Entre 0.2 et 0.5m, les plantes herbacées peuvent constituer des îlots plus denses, le plus souvent dans les sites de pente ou dans les chablis récents de grande taille.

Plus encore que les éléments du sous-bois, ces ensembles herbacés sont discontinus et dépendent de la "station". A ce niveau de la forêt, les variations se produisent au mètre carré près. La chute d'une branche créera une petite trouée suffisante pour qu'un îlot de Marantaceae ou de Gramineae se développe à la faveur des quelques rayons supplémentaires (SCHULZ 1960 ; WHITMORE et WONG 1969 ; LONGMAN et JENIK 1974). Interviennent également les accumulations de matière organique à l'emplacement des troncs décomposés, l'abondance des productions animales comme les termitières qui constituent un substrat favorable à leur développement, mais aussi les affleurements rocheux ou gravillonnaires, les passages ou pistes des grands mammifères qui en limitent l'installation.

Cette discontinuité tient également au mode de croissance en touffes cespiteuses que pratiquent de nombreuses plantes herbacées, rayonnant à partir d'un point d'installation et formant des îlots (BELL 1976 ; JEANNODA-ROBINSON 1977 ; de GRANVILLE 1978 ; BELL et TOMLINSON 1980).

## 5. EN RESUME

Les forêts du Sud-Ouest ivoirien diffèrent des forêts d'Amazonie par l'abondance de très grands arbres qui réalisent jusqu'à 4 ensembles structuraux au-dessus de 15m, pouvant constituer jusqu'à 5 hoplexols, alors que les plus hautes forêts décrites en Amazonie du Pará ne présentent que 3 ensembles structuraux formant 3 hoplexols. Une autre différence remarquable est le développement, entre 15 et 30m, des branches maîtresses des arbres africains qui confèrent à ces forêts leur architecture caractéristique.

Les ensembles arborescents moyens, arbustifs et herbacés, s'ils sont bien différents au plan floristique, réalisent néanmoins un même nombre d'ensembles structuraux. Ceci est particulièrement net au niveau du sous-bois, essentiellement composé de Dicotylédones en Côte d'Ivoire, de palmiers en Amazonie. Enfin, au niveau le plus bas, la forêt du Sud-Ouest ivoirien présente un tapis de végétaux couvrant la litière (Geophila sp.pl., Piper guineense, etc...), plus rarement réalisé en forêt amazonienne ou, par contre, abondent les petites plantes saprophytes.

## FORETS DE GUYANE FRANCAISE ET DU MEXIQUE

OLDEMAN (1974a), pour contrôler son modèle forestier, passe en revue un grand nombre de profils dessinés établis dans les différentes forêts tropicales du monde. L'analyse architecturale en est délicate comme le souligne l'auteur.

A partir de tels dessins, il ne nous est guère possible de visualiser des hoplexols et d'effectuer des diagnostics dont la réalité serait plus que douteuse.

Nous ne présenterons donc ici que des profils interprétés par leurs auteurs en termes dynamiques, c'est-à-dire où les ensembles structuraux sont identifiés, décrits et dénombrés.

### 1. EN FORET GUYANAISE (OLDEMAN 1974)

Nous reprendrons l'interprétation architecturale, donnée par l'auteur de trois parcelles de forêts situées au centre de la Guyane française, aux environs de Saül (figure 1).

La parcelle du "Plateau de la Douane" indique trois ensembles structuraux au-dessus de 12m qui culminent respectivement vers 15m, 40m et 55m environ.

A "Crique Grégoire", l'analyse architecturale de la forêt dégage "un ensemble structural d'arbustes, situé entre 8 et 10 mètres, un ensemble structural arborescent I, situé entre 18 et 22 mètres et un ensemble structural II, disjoint, situé entre 28 et 35 mètres..."

## FIGURE 34.-

L'architecture de la forêt guyanaise schématisée par OLDEMAN (1974a).

- Les ensembles du présent sont en trait plein, ceux d'avenir en pointillés.
- Dans les trois parcelles analysées, il n'y a pas d'ensemble structural individualisé entre 15 et 30m.

## FIGURE 35.-

L'architecture de la forêt mexicaine à "Los Tuxtlas", parcelle A  
(TORQUEBIAU 1981)

1er ensemble structural : 10-15m  
 2ème " " : 17-24,5m  
 3ème " " : 30-38m

un 4ème ensemble (3ème au-dessus de 15m) est constitué par un  
Ficus émergent.

## FIGURE 36.-

L'architecture de la forêt mexicaine à "Los Tuxtlas", parcelle B  
(TORQUEBIAU 1981).

1er ensemble structural : 13-20m  
 Entre 20 et 25m, des arbres d'avenir et un arbre acquérant  
 l'état du présent.  
 2ème ensemble structural : 25-35m.

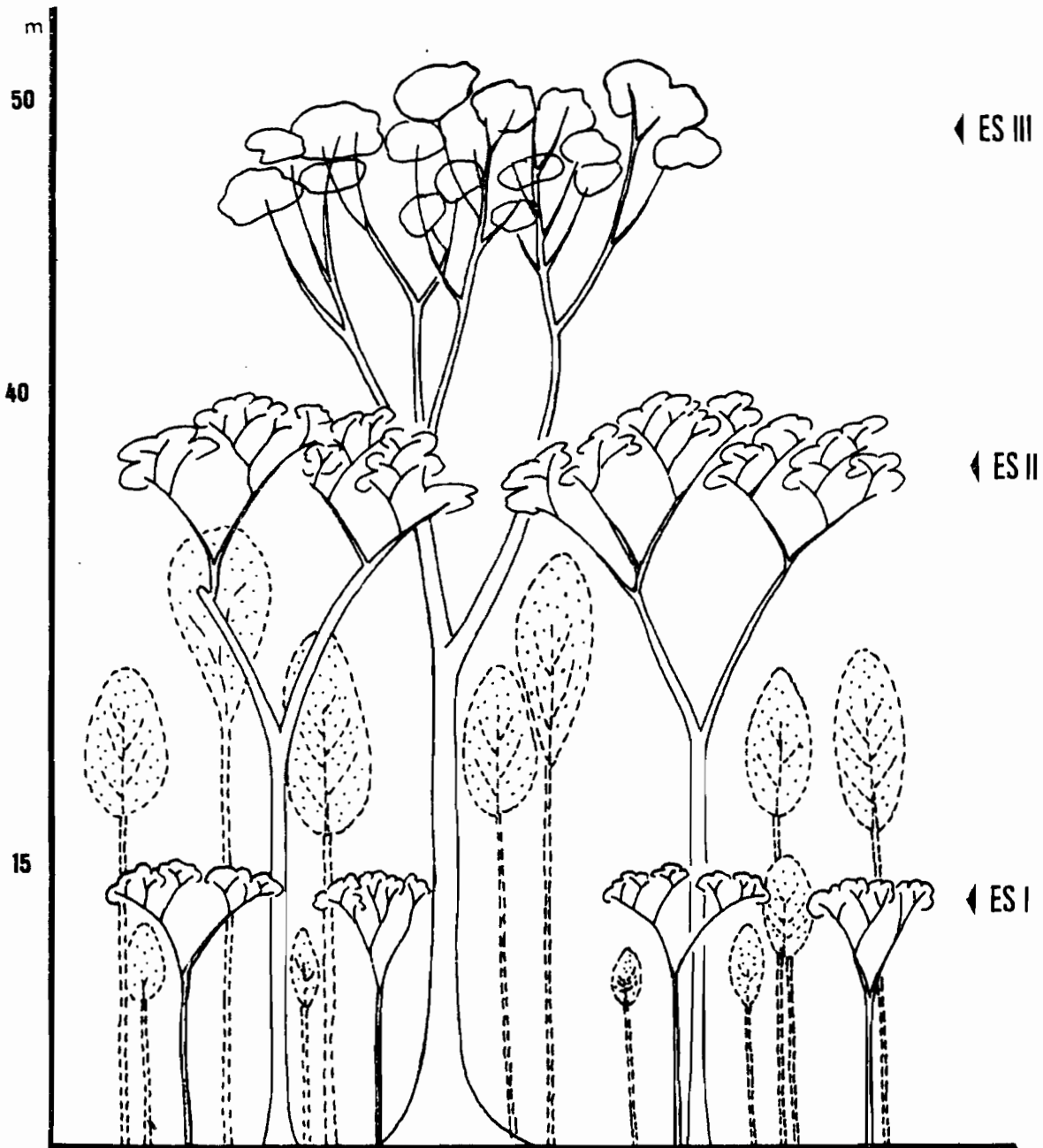


FIG. 34

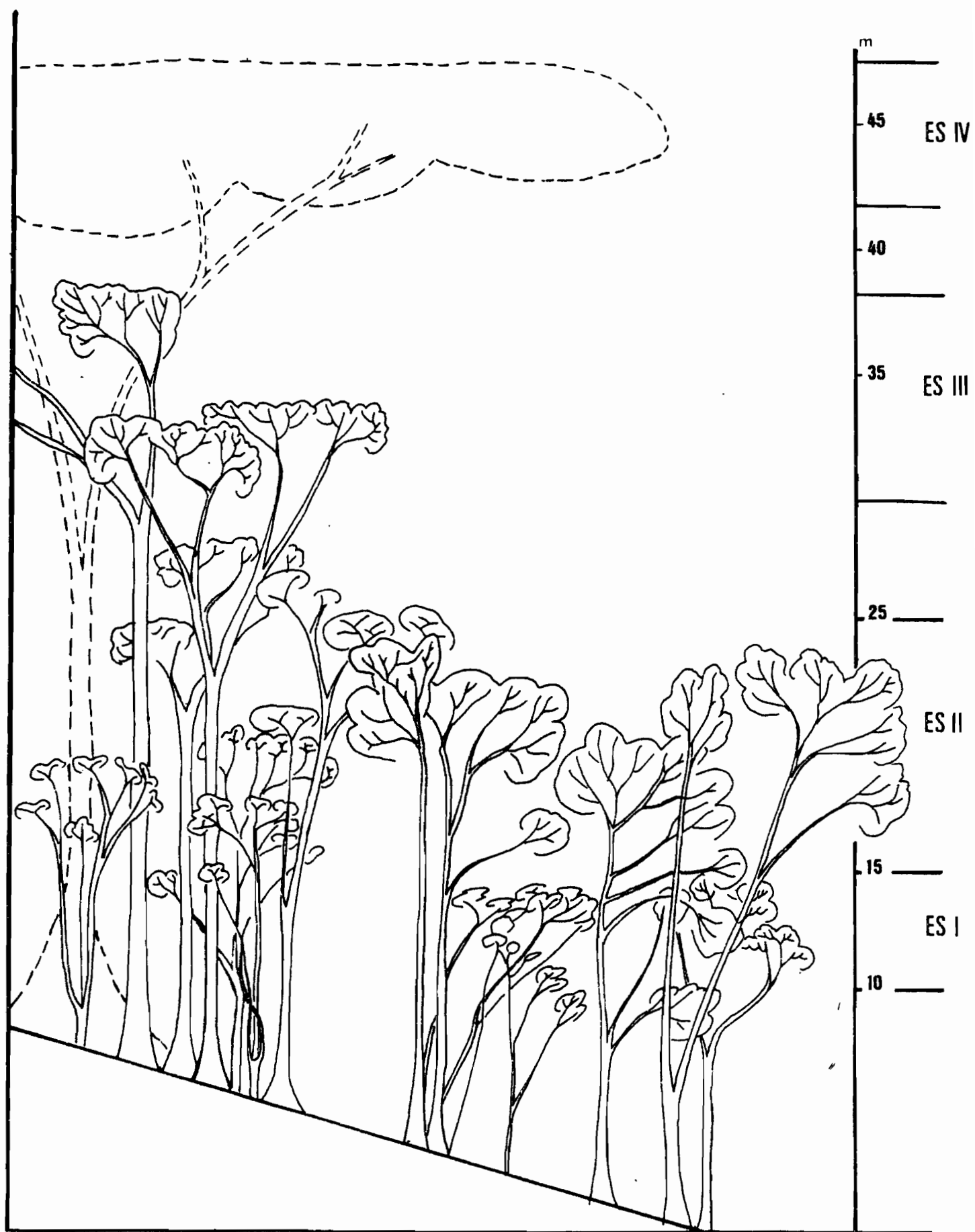


FIG. 35

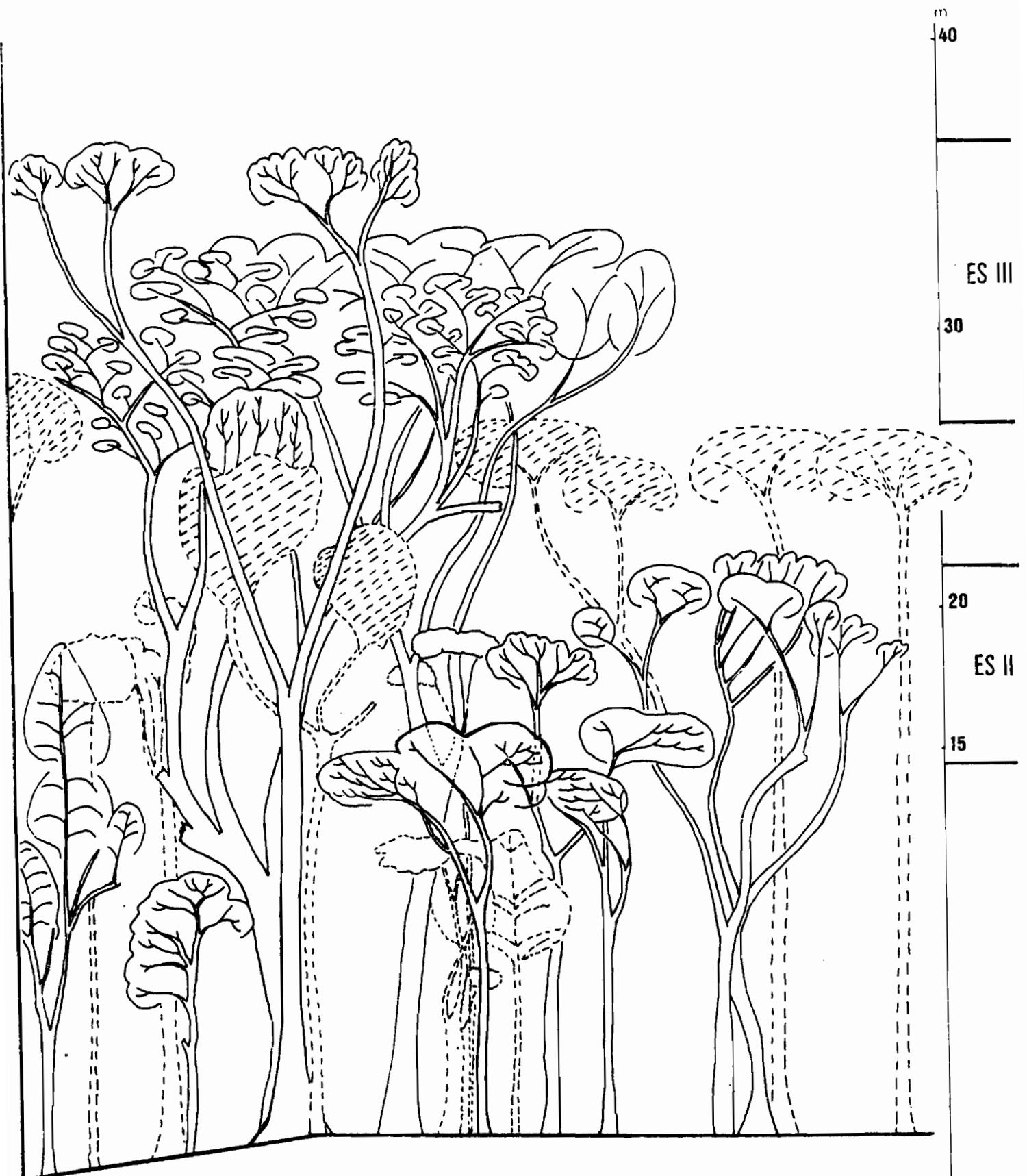


FIG. 36

Dans la forêt à "Mont Belvédère", "on constate la présence d'un ensemble structural arborescent II entre 35 et 43 mètres, d'un ensemble structural arborescent I, entre 24 et 30 mètres et d'un ensemble structural arbustif peu marqué."

A partir de ces trois parcelles, OLDEMAN (l.c.) considère trois ensembles structuraux, l'un vers 12-15 mètres, le deuxième vers 30-40 mètres, le troisième au-dessus (figure 34). Il est clair que l'échantillonnage de trois parcelles de 600 m<sup>2</sup> était insuffisant pour appréhender tous les ensembles structuraux réalisables, d'autant que, comme nous l'avons montré au Chapitre 3, la représentation des ensembles arborescents entre 15 et 25 m diminue en fonction du développement de l'ensemble arborescent supérieur.

## 2. EN FORET MEXICAINE (TORQUEBIAU 1981)

Le travail porte sur quatre parcelles de 20 sur 30 mètres en forêt de "Los Tuxtlas". Deux parcelles présentent une architecture établie, les deux autres sont en phase dynamique.

L'auteur distingue dans sa parcelle A (figure 35) un premier ensemble structural entre 10 et 15 mètres, un deuxième entre 17 et 24.5 mètres, le troisième entre 30 et 38.5 mètres dominé par un Ficus étrangleur constituant l'ensemble structural supérieur. Ces ensembles correspondent à nos trois ensembles structuraux au-dessus de 15m et à l'ensemble structural arborescent moyen. L'auteur conclut cependant : "quatre strates ont été décrites en raison de l'imbrication, mais en un endroit donné, seules trois strates se superposent."

Dans sa parcelle B (figure 36), il distingue un ensemble structural entre 13 et 20 mètres, un autre entre 25 et 35 mètres. Entre les deux, trois arbres d'avenir disposent leur feuillage au même niveau qu'un arbre qualifié par l'auteur "d'intermédiaire entre les ensembles d'avenir et du présent."

Ces deux exemples d'analyse architecturale à partir de profils dessinés montrent la difficulté que soulève leur interprétation. Elle procède par le repérage des points d'inversion - "the insertion of the lowest limb of a tree above which all branch or reiteration complexes are progressively smaller" (HALLE et al., in glossary) - et le tracé de la surface d'inversion qui relie tous les points d'inversion d'un même ensemble structural et qui se traduit par une ligne sur la feuille de papier.

TORQUEBIAU (l.c.) soulève le problème de l'identification du point d'inversion et celui de sa signification écologique. Pour un même ensemble structural bien établi, tous les points d'inversion ne donnent pas une surface plane, comme elle devrait être si tous les processus réitératifs s'étaient déclenchés au même niveau énergétique. Il semblerait que la hauteur d'inversion puisse être une caractéristique spécifique (OLDEMAN 1979). En effet, chez plusieurs espèces arborescentes, les premières réitérations tombent et les premières fourches observées en remontant le tronc ne correspondent pas alors aux premières vagues réitératives. L'élagage naturel de ces branches (voir à ce propos ADDICOTT, 1978) est plus ou moins accentué chez les différentes espèces : chez certaines, la fourche correspond effectivement aux premières vagues de réitérations, chez d'autres à des réitérations de plus haut degré. Pour un même ensemble structural, la surface d'inversion deviendra irrégulière indépendamment de l'histoire sylvigénétique, sa signification écologique ne sera alors plus maîtrisée.

Le concept de surface d'inversion traduit tout à fait la stratification forestière comme processus fondamental de la sylvigénèse. Comme élément d'analyse, il se heurte à la mosaïque forestière qui réduit les volumes homogènes à quelques arbres trop peu nombreux pour établir dans quelle mesure l'irrégularité de la surface d'inversion, pour un même ensemble structural, tient à des variations spécifiques ou résulte toujours du cycle sylvigénétique. Le dessin du profil, d'épaisseur techniquement limitée (10 à 20m) réduit encore l'échantillonnage.

L'analyse architecturale procédant par l'interprétation de la surface d'inversion ne peut, par ailleurs, s'appliquer aux ensembles

arborescents moyens et aux ensembles arbustifs : de nombreuses espèces qui les composent ne réalisent que des vagues de réitérations frutescentes ou herbacées, ou même ne réitérent pas. Dans ce dernier cas, le point d'inversion considéré correspond à la plus ancienne branche séquentielle encore en place, voire à la feuille la plus âgée encore fonctionnelle chez les palmiers. On peut toutefois s'interroger sur la signification architecturale de ce dernier point et sur sa valeur quant à l'interprétation du profil.

### FORETS SECONDAIRES AGEES

Lors de notre étude sur la reconstitution de la forêt (KAHN 1982), nous avons été amenés à comparer l'architecture des vieilles forêts secondaires à celle de la forêt primaire environnante. Nous reprendrons les termes de cette confrontation en élargissant la comparaison entre les processus de reconstitution et de cicatrisation, les premiers établissant la forêt, les seconds la maintenant.

La comparaison de l'architecture de trois parcelles de 45, 55 et 60 ans (tableau 56 et figure 37) montre que les ensembles arborescents supérieurs répondent à un même canevas architectural, alors que les ensembles arbustifs du sous-bois diffèrent, ces variations tenant plus à l'histoire de chaque parcelle qu'à des processus de reconstitution divergents. Elles présentent, toutes trois, deux ensembles structuraux arborescents supérieurs avec un ensemble d'avenir sous-jacent où se mêlent en abondance variable, des palmiers à huile, Elaeis guineensis, fréquents et caractéristiques des forêts secondaires, qui, dans la parcelle de 60 ans, font déjà partie de l'ensemble du passé.

L'architecture de la forêt pré-climacique, comprenant deux ensembles structuraux arborescents au-dessus d'une quinzaine de mètres, s'inscrit dans la gamme des architectures rencontrées en forêt primaire ; en ce sens, l'architecture forestière est déjà reconduite. Ce n'est pas le cas de la flore. Les arbres qui constituent ces forêts secondaires, Terminalia ivorensis, T. superba, Triplochiton scleroxylon, Albizia zygia, Fagara macrophylla, etc... ne sont pas des espèces climaciques et ne se rencontrent pas dans les forêts périphériques ou y sont très rares (AUBREVILLE 1947, GUILLAUMET 1967, HUTTEL 1977). La mise en place des

TABLEAU 56.- ARCHITECTURE DES NIVEAUX ARBORESCENTS SUPERIEURS  
DE 3 FORETS SECONDAIRES AGEES DU SUD-OUEST IVOIRIEN.

|                                    |                  | à 45 ans                      | à 55 ans                      | à 60 ans                                    |
|------------------------------------|------------------|-------------------------------|-------------------------------|---------------------------------------------|
| ENSEMBLE STRUCTURAL <sup>n</sup>   | H <sup>P</sup>   | 35m Paliphyse <sup>n</sup>    | Paliphyse <sup>n</sup>        | Paliphyse <sup>n</sup><br>+<br>Propaliphyse |
|                                    |                  | 25m Paliphyse <sup>n-1</sup>  | Paliphyse <sup>n-1</sup><br>+ | Paliphyse <sup>n-1</sup><br>+               |
| ENSEMBLE STRUCTURAL <sup>n-1</sup> | H <sup>P-1</sup> |                               | Propaliphyse                  | Propaliphyse                                |
|                                    | H <sup>P-2</sup> | 20m Prophyse                  | Prophyse                      | Prophyse                                    |
|                                    |                  | +<br>Paliphyse <sup>n-1</sup> |                               | +<br>Monophyse                              |

espèces climaciques, présentes dans le sous-bois de la forêt secondaire, demandera du temps : les espèces pré-climaciques mourront et créeront des chablis ; lors des processus de cicatrisation de ces chablis, les premières espèces climaciques se mettront en place, mais des espèces de la forêt secondaire régèneront également...

Si l'architecture forestière est reconduite dès le stade pré-climacique, elle ne présente pas encore son développement optimal, puisque l'on peut trouver jusqu'à 3 et même 4 ensembles structuraux au-dessus de 15m en forêt primaire. Nous avons vu par ailleurs que la réalisation des grands arbres ne dépend pas uniquement du cycle sylvigénétique, mais aussi du modelé qui peut en limiter la fréquence.

Le peuplement arborescent d'une forêt pré-climacique est constitué d'individus de même âge et, avant que les premiers arbres meurent, présente une architecture homogène. En ce sens, il est comparable à un phyto-plexion de forêt primaire ; il en diffère par une surface nettement supérieure (de l'ordre de 1'hectare contre une centaine à un millier de mètres carrés). Cette différence de surface entre la parcelle défrichée et

## FIGURE 37.-

Illustration d'une forêt secondaire âgée de 55 ans (KAHN 1982).

C'était un champ de riz en 1924. Région de Soubré, Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire.

Ti : Terminalia ivorensis

Az : Albizia zygia



FIG. 37

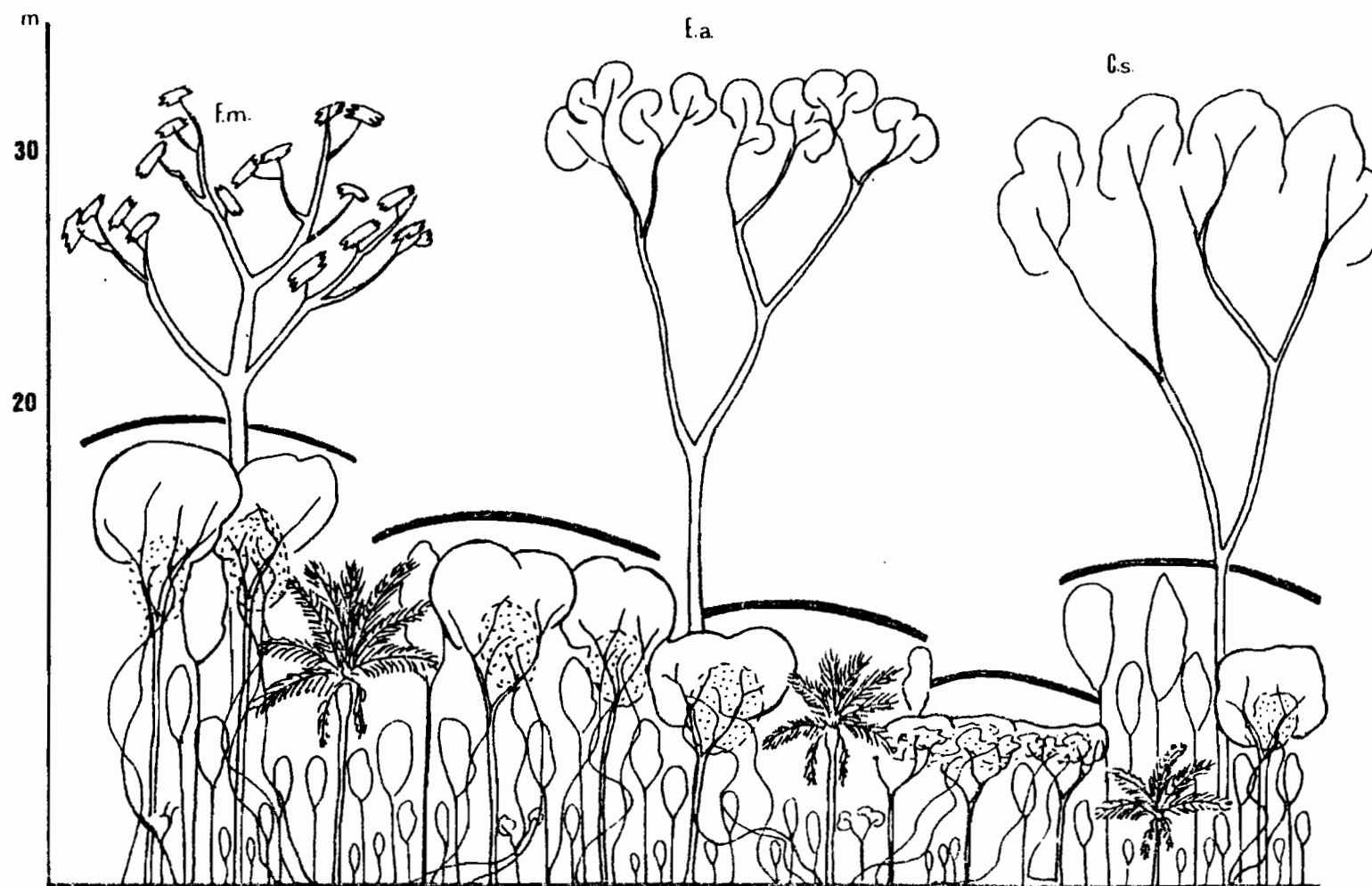


FIG. 38

Une forêt secondaire âgée de 40 ans (KAHN 1982).

Le peuplement arborescent supérieur est déjà développé alors que les ensembles arborescents moyens et arbustifs ne sont pas encore en place (région de Soubré, Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire)

Fm : Fagara macrophylla

Ea : Entandrophragma angolense

Cs : Canarium schweinfurthii

le chablis, mais surtout la nature des espèces pionnières qui dépendra du degré d'humanisation du massif forestier, entraîneront de profondes divergences entre le processus de reconstitution et ceux de cicatrisation de la forêt.

Dans le cas de la forêt primaire, nous avons constaté que l'architecture des ensembles arbustifs et arborescents moyens est déjà en place, dès la réalisation du premier ensemble structural constitué par les arbres pionniers. Les jeunes arbres héliophiles se maintiennent au même niveau que les pionniers qu'ils surcimeront, et ils développeront alors l'ensemble structural supérieur (n) ; les arbres de l'ensemble structural (n-1), également héliophiles, ont un même comportement, mais un développement plus limité et se disposeront à la pleine lumière sous les interstices de l'ensemble dominant ; les arbres de l'ensemble structural n-2, sciaphiles, se mettront progressivement en place, sous les précédents, en remplaçant les arbres pionniers dégénérés. Ces processus de cicatrisation ont été schématisés au Chapitre 3 (figure 17B).

Selon la nature des arbres pionniers qui s'installent dans la parcelle déforestée, les processus de reconstitution de la forêt pourront soit être semblables à la cicatrisation du chablis, soit évoluer différemment :

Ainsi, le peuplement arborescent supérieur des forêts secondaires (pré-climaciques) du Sud-Ouest ivoirien est réalisé en une quarantaine d'années, alors que les ensembles arborescents moyens ne sont pas encore reconstitués (figure 38). Le sous-bois se met en place par paliers successifs : un premier couvert végétal - ensemble structural arbustif plus lianes - permet l'installation et la croissance d'espèces tolérant l'ombre qui, pour se développer, devront franchir cet écran et donc attendre qu'il s'atténue ; elles établiront à leur tour un écran plus élevé en s'épanouissant à un niveau supérieur (figure 39). Cette dynamique par paliers successifs, série de phases de stagnation puis d'élaboration d'écrans végétaux, résulte de l'histoire de la parcelle, précisément de la phase de dépérissement des peuplements arbustifs pionniers. Ceux-ci s'affaissent massivement par secteurs, favorisent le développement des lianes et transforment la parcelle en une mosaïque d'ilôts, certains où s'amorce la reconstitution, d'autres où la végétation est

## FIGURE 39.-

La reconstitution de la forêt dans le Sud-Ouest ivoirien :  
mise en place des ensembles arbustifs et arborescents moyens  
(KAHN 1982).

Ces ensembles se développent à partir d'une mosaïque d'ilôts constitués lors de la phase de dépérissement des arbustes pionniers. Chaque ilôt suit une évolution par palier : un premier ensemble structural se réalise supportant un épais couvert lianescent (hachures) ; il permet aux essences sciaphiles de s'installer, mais bloque leur développement. Lorsque ces arbustes dépériront, d'autres se développeront à un niveau supérieur, reconstituant un nouvel écran végétal qui bloquera à nouveau le développement des espèces sous-jacentes...

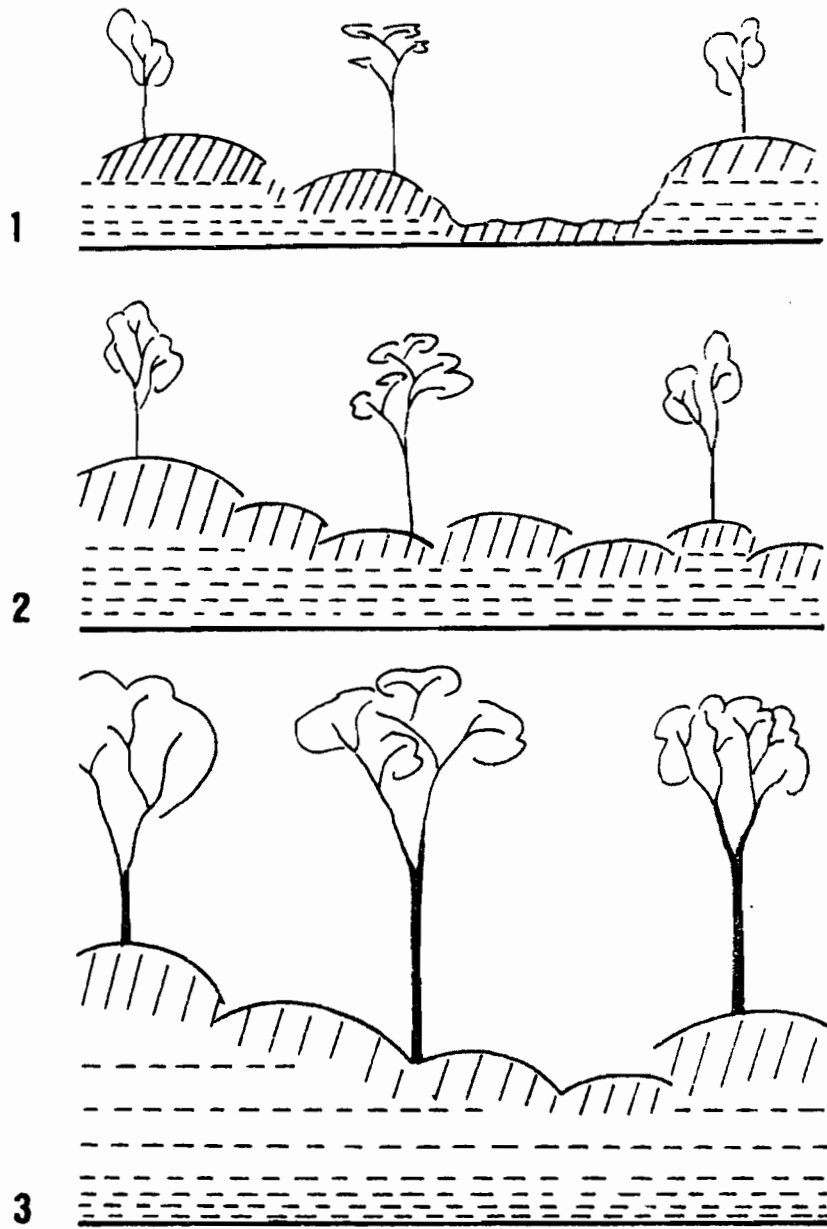


FIG. 39

## FIGURE 40.-

Similitude entre le processus de reconstitution et de cicatrisation de la forêt :

Reconstitution de la forêt dans les zones faiblement humanisées du Sud-Ouest ivoirien où les espèces forestières cicatricielles colonisent le champ abandonné (KAHN 1982). Reconstitution en Amazonie centrale où la pression humaine sur le massif forestier reste faible.

Ces deux exemples montrent des processus semblables à ceux décrits pour la cicatrisation du chablis au Chapitre 3 (figure 17b).

- 1, 2 et 3 - Installation des espèces héliophiles arborescentes et arbus-tives, développement, puis réalisation d'un premier ensemble structu-ral composé par des espèces cicatricielles forestières (Sud-Ouest ivoirien : Anthocleista vogelii, Xylopia aethiopica, Xylopia quin-tasii, Macaranga heterophylla ; Amazonie centrale : Cecropia sp.pl. Vismia sp.pl., Byrsonima sp.pl., Inga sp.pl.). Les arbres d'avenir maintiennent leur feuillage parmi ceux des pionniers.
- 4 - Les espèces pionnières du premier ensemble structural sont surcimées et dépérissent, les jeunes arbres poursuivent leur développement,
- 5 - et réalisent les ensembles structuraux arborescents.

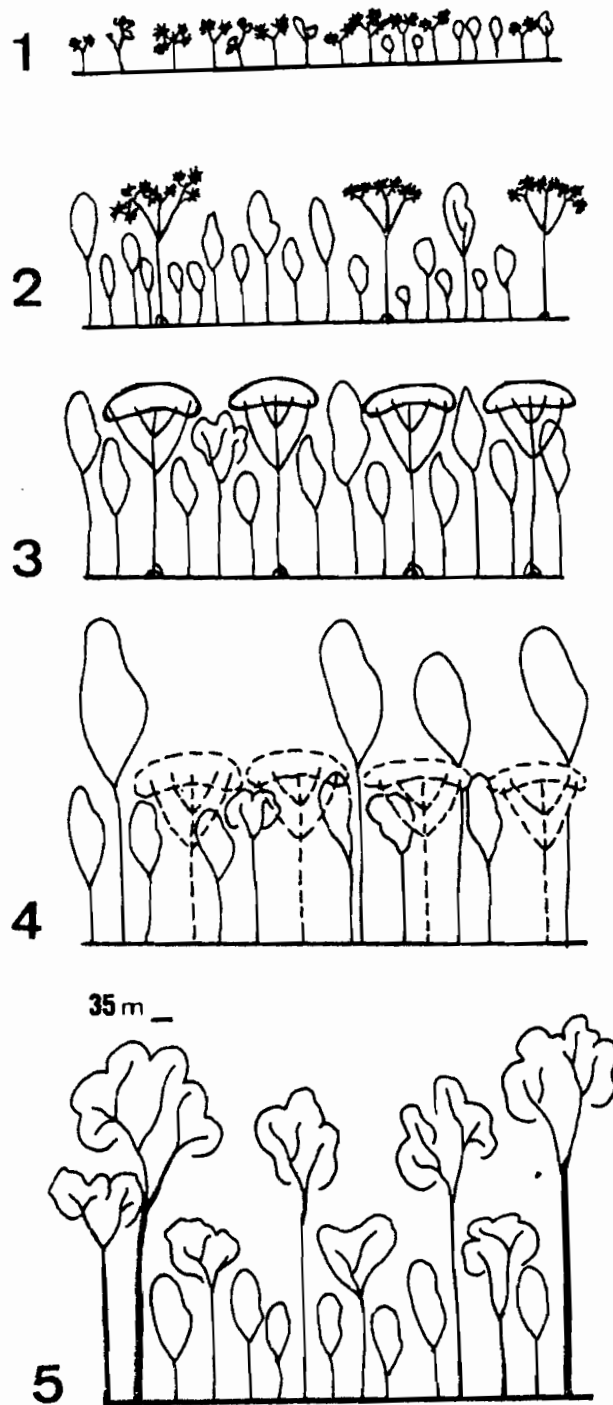


FIG. 40

réduite à des massifs de lianes (KAHN 1982). Cette évolution tient au fait que les espèces arbustives pionnières sont hautement spécialisées pour envahir les espaces secondarisés. Elles sont inféodées à l'homme qu'elles suivent quand il défriche un nouveau secteur forestier, et ne se rencontrent pas dans les chablis des forêts voisines, sauf quand ces forêts ne sont plus réduites qu'à quelques îlots. Ces espèces constituent des peuplements quasi-monospécifiques denses (KAHN 1978 *b,c* ; KAHN et de NAMUR 1978 ; de NAMUR et GUILLAUMET 1978) ; Macaranga hurifolia, Musanga cecropioides, Trema guineensis, Vismia guineensis sont les plus fréquentes et abondent dans les secteurs fortement humanisés du Sud-Ouest ivoirien.

Par contre, dans les secteurs faiblement humanisés de cette même région ivoirienne, où les défrichements sont encore des enclaves ponctuelles dans le massif forestier, les arbustes et arbres pionniers sont en fait les plantes cicatricielles du "climax forestier". La reconstitution est alors semblable à la cicatrization de la forêt primaire (figure 40) : arbustes et jeunes arbres héliophiles assurent un premier couvert permettant l'installation d'espèces plus tolérantes à l'ombre ; les jeunes arbres se développent et surciment les espèces pionnières qui dépérissent progressivement et sont remplacées par des espèces sciaphiles.

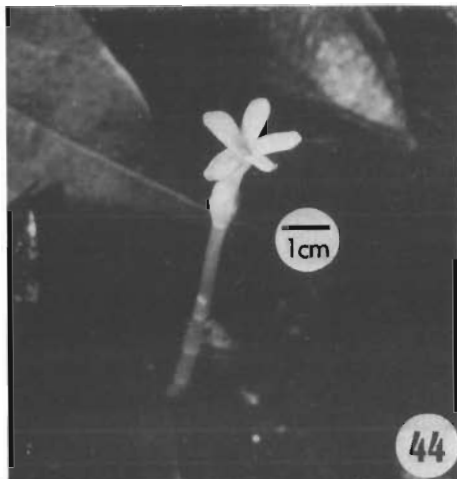
Il en va de même en Amazonie centrale, où la pression humaine sur la forêt est encore faible, la mise en place du sous-bois et des ensembles arborescents moyens est progressive, plusieurs vagues arbustives pionnières de différents degrés de sciaphilie et de différentes longévités se succèdent dans le temps. Dans ces deux cas, l'architecture de la parcelle reste latéralement homogène, ce qui contraste avec la reconstitution en "mosaïque" précédemment décrite.

Cette comparaison des processus de reconstitution de la forêt et de cicatrization du chablis forestier montre qu'entre une friche forestière et un chablis, les dynamiques successionnelles peuvent être identiques, et la taille de la trouée n'avoir que des conséquences minimales lorsque l'humanisation du massif forestier est faible, c'est-à-dire lorsque les espèces cicatricielles du climax forestier jouent le rôle de pionnier dans la friche ; mais, quand le secteur forestier est fortement humanisé, les espèces arbustives pionnières, inféodées à l'homme, de brève durée de vie, d'installation massive réalisant de denses peuplements quasi-monospécifiques, modifient le déroulement de la reconstitution.

Dans ce dernier cas, la taille de la trouée forestière est prépondérante, car au-dessus d'un faible seuil, la pression d'installation de ces espèces pionnières secondaires est supérieure à celle des espèces cicatricielles climaciques.

o 0 o

- Photo 44 : Photo 45 : Saprophytes de la forêt guyanaise, fréquentes en Amazonie. Ces Gentianaceae du genre Voyria représentent l'ultime stade de la contraction de l'appareil végétatif aérien.
- Photo 46 : Dans un chablis, un Cecropia s'est installé sur la motte de sol piégée dans les racines de l'arbre déraciné. Ce phénomène est fréquent. Les Cecropia se plaisent sur les sols remaniés ; ils sont d'ailleurs fréquents sur les remblais en bordure de piste. Ce comportement se retrouve chez le Musanga cecropioides d'Afrique qui, en Côte d'Ivoire, colonise les sols décapés par les bulldozers.
- Photo 47 : Bas-fonds à Euterpe oleracea en Amazonie du Pará. Ce palmier constitue des touffes de 10 à 15 axes dont les troncs étagent les feuillages entre 8 et 25 m de haut. Par la finesse de ses feuilles et son abondance, ce palmier réalise des végétations de toute beauté.



## R É S U M É     D E     L ' A N A L Y S E

### A R C H I T E C T U R A L E     C O M P A R É E

Parmi les forêts considérées, la forêt d'Amazonie centrale se distingue avec deux ensembles structuraux au-dessus de 15m, un 3ème ensemble étant rarement développé. Les forêts des marges du Tocantins présentent trois ensembles structuraux au-dessus de 15m. Enfin, les forêts de Tai et de Grabo du Sud-Ouest ivoirien développent jusqu'à 4 ensembles structuraux supérieurs avec des arbres de dimensions plus grandes que ceux des forêts amazoniennes, ce qui se traduit, outre un nombre supérieur d'ensembles structuraux, par le déploiement des branches maîtresses entre 15 et 30 mètres.

Sous 15 mètres, l'architecture des forêts analysées est semblable avec un ensemble structural au niveau arborescent moyen entre 8-10 et 15m, avec trois ensembles structuraux au niveau arbustif entre 1,5-2 et 8-10m, et avec 4 ensembles structuraux au niveau inférieur constitué de petits arbustes et de plantes herbacées.

Ainsi, selon les forêts considérées, entre 10 et 12 ensembles structuraux peuvent être reconnus. Ils ne sont pas tous réalisés dans un même relevé, nous avons en fait regroupé les observations de nombreux relevés (16 pour l'Amazonie centrale, 70 pour les forêts des marges du Tocantins, 15 pour les forêts de Tai et de Grabo). Ces 10 à 12 ensembles structuraux doivent être compris comme des niveaux potentiels où l'énergie lumineuse, l'humidité et autres facteurs écologiques permettent à une catégorie d'espèces végétales de s'épanouir.

L'étude comparée de deux forêts d'Amazonie a montré un remplissage de l'espace par les végétaux bien différents dans les deux cas. Les forêts des marges du Tocantins se distinguent par l'abondance de grands arbres ; le sous-bois est hétérogène, interrompu par des chablis complexes dépassant 1 000 m<sup>2</sup> en surface, perturbé par les nombreuses chutes de branches ; les lianes y trouvent un terrain favorable et, par place, envahissent le sous-bois. La forêt d'Amazonie centrale est constituée d'arbres de plus faibles dimensions, la surface des chablis multiples n'excède pas 600 m<sup>2</sup>, les chutes de branches n'ont qu'un très faible

impact sur le sous-bois densément occupé par les végétaux, les lianes ne s'y développent pas par secteurs, elles ne se rencontrent que ponctuellement dans la voûte forestière. Cette comparaison soulève la relation entre la présence et l'abondance de certains types biologiques - les palmiers acaules abondants en Amazonie centrale, absents des forêts du Tocantins ; l'abondance des lianes dans ces dernières - et l'abondance ou la rareté des grands arbres qui conditionnent la dynamique forestière.

Enfin, l'analyse architecturale de forêts secondaires âgées du Sud-Ouest ivoirien dégage deux ensembles structuraux au-dessus de 15m. Cette architecture s'inscrit dans la gamme de celles décrites en forêt primaire ; elle est réalisée par des espèces différentes de celles du climax. La mort et la chute de ces espèces engendreront le développement des espèces climaciques lors de la cicatrisation des trouées créées et, selon les conditions topographiques et pédologiques, une architecture à 3, voire 4 ensembles structuraux supérieurs pourra être élaborée.

## D - ARCHITECTURE FORESTIÈRE ET COMPORTEMENT DES PLANTES

---

Jusqu'à présent, nous avons considéré la végétation forestière comme une totalité et l'analyse a disséqué des masses feuillées, des ensembles de troncs, des branches maîtresses, sans tenir compte de l'individu végétal. Nous regarderons maintenant la place des plantes dans cette architecture et tenterons d'y définir leur comportement.

Seules les plantes ligneuses et les palmiers seront envisagés. Ce sont ces plantes en effet qui élaborent l'architecture forestière, principalement les Dicotylédones ligneuses. Les plantes herbacées se rencontrent dans les niveaux inférieurs de la forêt et dans les niveaux supérieurs, comme épiphytes ; entre les deux, elles sont peu nombreuses et se présentent comme héli-épiphytes ou plantes mobiles (OLDEMAN 1974a) qui "grimpent" le long des troncs. De GRANVILLE (1978), par son étude sur les Monocotylédones de la forêt guyanaise, a bien défini leur place dans l'architecture forestière et leur rôle dans la sylvigénèse.



## CHAPITRE 7

### DES PLANTES LIGNEUSES ET DES PALMIERS

Dans un premier temps, nous passerons en revue les dynamiques d'occupation de l'espace chez les plantes constituant les différents ensembles structuraux dont le premier ensemble réalisé par les arbres pionniers qui conditionne la première phase homéostatique du cycle sylvigénétique.

Dans un second temps, nous tenterons de dégager des tendances évolutives entre ces différents types biologiques, dans l'ensemble dicotylédonien, puis chez les palmiers.

#### DYNAMIQUE SPATIALE ET ARCHITECTURE FORESTIERE

##### 1. LES ENSEMBLES STRUCTURAUX ARBORESCENTS SUPERIEURS

La plupart des arbres de la voûte des forêts étudiées ont élaboré leur édifice ligneux par réitération adaptative profuse (OLDEMAN 1974a): adaptative, car elle constitue un processus naturel d'élaboration de la forme arborescente dicotylédonienne conformément aux gradients écologiques verticaux imposés par la stratification forestière ; profuse, car à partir du modèle initial, il y a production de modèles de taille progressivement réduite allant jusqu'à la réitération partielle limitée à l'axe séquentiel ou même à l'inflorescence, et en nombre progressivement croissant (cf. 1ère partie, p. 45). Cette réitération adaptative peut se limiter à la production de quelques modèles, et, dans de rares cas, l'édifice arborescent est même assuré par le développement des seuls axes séquentiels comme chez la Myristicaceae africaine Pycnanthus angolensis (34) et plusieurs Virola de la forêt amazonienne. Cette absence de réitération est plus souvent observée dans l'ensemble structural n-2, comme le fréquent Diospyros sanza-minika du Sud-Ouest ivoirien, de nombreuses Annonaceae, Guttiferae amazoniennes.

Les palmiers pénètrent les niveaux arborescents supérieurs dans les forêts des marges du Tocantins étudiées et constituent l'ensemble structural n-2, plus rarement l'ensemble n-1. En Amazonie centrale, nous n'avons pas rencontré de palmiers au-dessus de 15m, ce qui confirme les données de KLINGE et RODRIGUES (1973, 1974), reprises par FITTKAU et KLINGE (1973), KLINGE et al. (1975), obtenues dans une forêt située au km 64 de la route Manaus-Itacoatiara.

Par contre, dans les forêts sur sol hydromorphe, les palmiers sont abondants dans l'ensemble structural supérieur et peuvent atteindre plus de 30m en hauteur.

## 2. L'ENSEMBLE STRUCTURAL ARBORESCENT MOYEN

La plupart des Dicotylédones qui s'épanouissent à ce niveau restent conformes au modèle de croissance (Cas des Diospyros mannii, D. soubreana du Sud-Ouest ivoirien, de nombreuses Annonaceae et Melastomaceae sud-américaines). C'est également là que les palmiers arborescents sont les plus abondants, toujours situés sous les interstices de la voûte et recevant une énergie lumineuse maximale.

## 3. LES ENSEMBLES STRUCTURAUX ARBUSTIFS

Les forêts du Sud-Ouest ivoirien se distinguent des forêts amazoniennes par l'abondance d'arbustes élaborant des formes hémisphériques, plus ou moins globuleuses, par réitération adaptative limitée aux vagues de réitération frutescentes et herbacées.

C'est le cas de Microdesmis puberula, Drypetes gilgiana, Napoleona leonensis, Memecylon guineense, Baphia bancoensis, Baphia nitida, etc...

En forêt amazonienne, la grande majorité des arbustes du sous-bois ne pratiquent pas la réitération adaptative.

Plusieurs Dicotylédones arbustives sont monocaules, du modèle de CORNER comme Chytranthus longiracemosus (Côte d'Ivoire), Theobroma mariae (Amazonie), ou de CHAMBERLAIN comme Talisia sp.pl. (Amazonie).

En fait, au-delà du cortège floristique nettement différent des sous-bois amazonien et ivoirien, puisqu'en Amazonie dominent les palmiers, nous avons conclu à la réalisation d'une même architecture à trois ensembles structuraux entre 1.5-2 et 8-10m. Une autre convergence peut également être dégagée du mode d'occupation spatiale. A cette fin, nous comparerons les écotopes respectifs des Dicotylédones et des palmiers du sous-bois.

De GRANVILLE (1978) applique aux palmiers la notion d'écotope définie par OLDEMAN (1974b) (13) :

- L'écotope des palmiers acaules et des palmiers développant un petit tronc, du modèle de CORNER, est représenté par un cylindre posé sur un cône renversé qui correspond à l'espace progressivement occupé par la jeune plante, de la germination jusqu'à l'élaboration de son feuillage "adulte" (figure 41A) ;
- L'écotope des palmiers ramifiés du modèle de TOMLINSON correspond à plusieurs de ces volumes réunis par la base : l'ensemble tient en fait dans un volume largement évasé dans sa partie supérieure (figure 41B).

L'écotope des Dicotylédones arbustives du sous-bois correspondra à un volume peu élargi de bas en haut où la composante verticale sera dominante chez les plantes qui ne réitèrent pas ; la composante latérale s'élargira chez celles qui pratiquent la réitération par dédifférenciation, pour devenir dominante chez celles qui développent la réitération adaptative (figure 42). Dans ce dernier cas, la forme réalisée est à rapprocher de l'écotope des palmiers du sous-bois du modèle de TOMLINSON.

Entre Dicotylédones et palmiers du sous-bois, les stratégies peuvent être différentes, mais l'espace occupé être similaire.

#### 4. LES ENSEMBLES STRUCTURAUX ARBUSTIFS INFÉRIEURS

Ces arbustes restent conformes aux seules réalisations du modèle de croissance.

Entre 1 et 2m, ils sont, pour la plupart, encore peu ramifiés, le modèle de ROUX est très fréquent ; quelques arbustes sont monocauls

## FIGURE 41.-

Ecotope des palmiers du sous-bois d'après de GRANVILLE 1978.

A - Ecotope des palmiers du modèle de CORNER (8) :

Syagrus inajai qui élabore un tronc de 4 à 6 m de long ;  
Astrocaryum javarense, acaule, dont le tronc reste souterrain.

Le volume occupé par la plante s'élargit jusqu'à ce que les feuilles acquièrent leur taille adulte, puis il croît en hauteur selon un cylindre.

B - Ecotope des palmiers du modèle de TOMLINSON (8) :

Astrocaryum munbaca qui produit de 2 à 4 individus, cas des touffes les plus fréquentes, élabore des troncs de 2 à 6 m de long, étaguant les feuillages entre 4 et 8m de haut.

Chaque axe occupe un même volume qu'un palmier du modèle de CORNER. L'ensemble de ces volumes qui divergent à partir d'une base commune, prend une forme hémisphérique. Dans ce cas, la composante latérale du volume devient la plus importante.

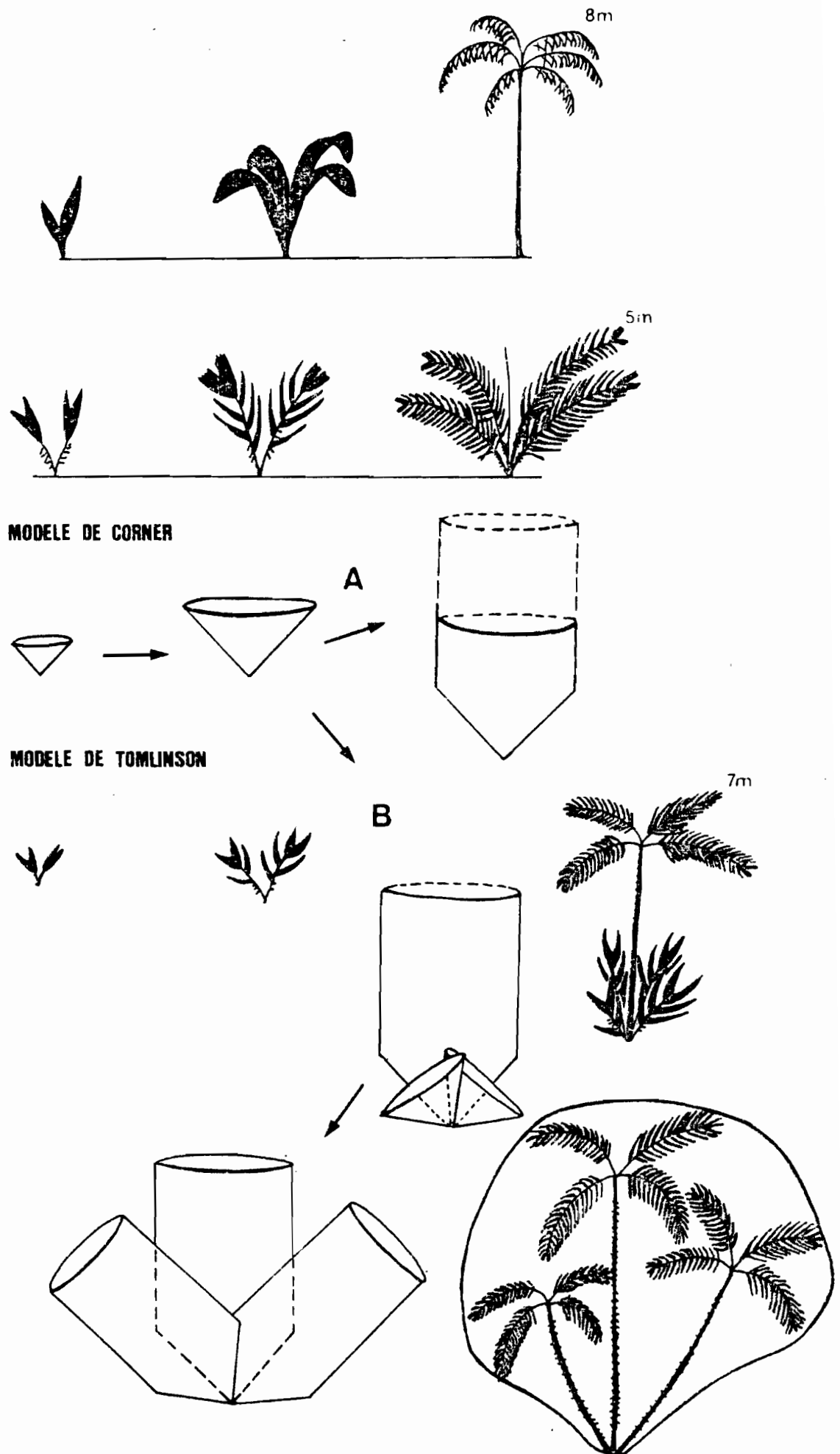


FIG. 41

## FIGURE 42.-

Ecotope des Dicotylédones du sous-bois.

- A - Les Dicotylédones arbustives qui ne pratiquent pas la réitération adaptative et qui restent conformes à leur modèle. L'élargissement du volume est faible.
- B - Les Dicotylédones arbustives qui pratiquent la réitération par différenciation tardive du méristème de l'axe séquentiel. L'élargissement du volume est plus accusé que dans le cas précédent, la dimension verticale reste cependant dominante.
- C - Les Dicotylédones arbustives qui pratiquent la réitération adaptative profuse. L'élargissement du volume est important, la composante latérale devient dominante.

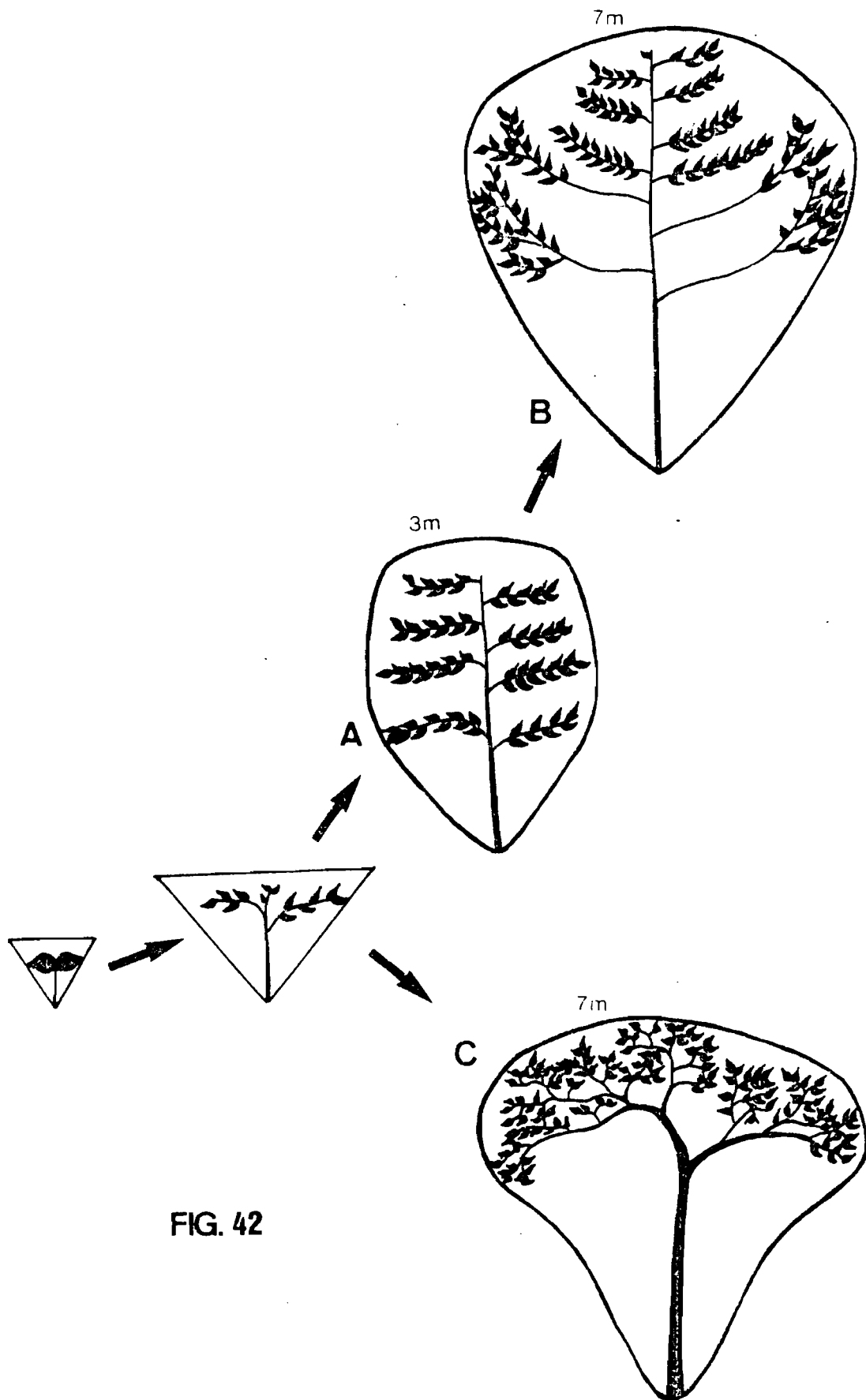


FIG. 42

FIGURE 43.-

Quelques plantes à rhizome du sous-bois.

A - Rhizome de Cephaelis yapoensis des forêts du Sud-Ouest ivoirien.

B et C - Rhizomes de deux petits palmiers amazoniens ;

B - Bactris elegans : l'axe se développe dans le sol et souvent s'enfonce sur une dizaine de centimètres, se redresse, puis émerge du sol en élaborant alors la tige. Il décrit ainsi un U dans un plan vertical, qu'il peut également réaliser dans un plan horizontal. Ce "jeu de U" dans des plans verticaux et horizontaux lui permet de produire de nombreux axes dans un espace restreint au demi-mètre carré.

C - Bactris Sp\* : le rhizome est court, réduit à quelques entrenœuds. Un tel dispositif souterrain ne permet pas la production de nombreux axes contemporains et les touffes n'excèdent jamais deux ou trois axes. Chez d'autres espèces de petits Bactris, chez Geonoma stricta, en Amazonie centrale, le palmier ne produit généralement qu'un seul axe à la fois qui est remplacé à sa mort

\* (F.K. 750, INPA-Ecologia, Manaus).

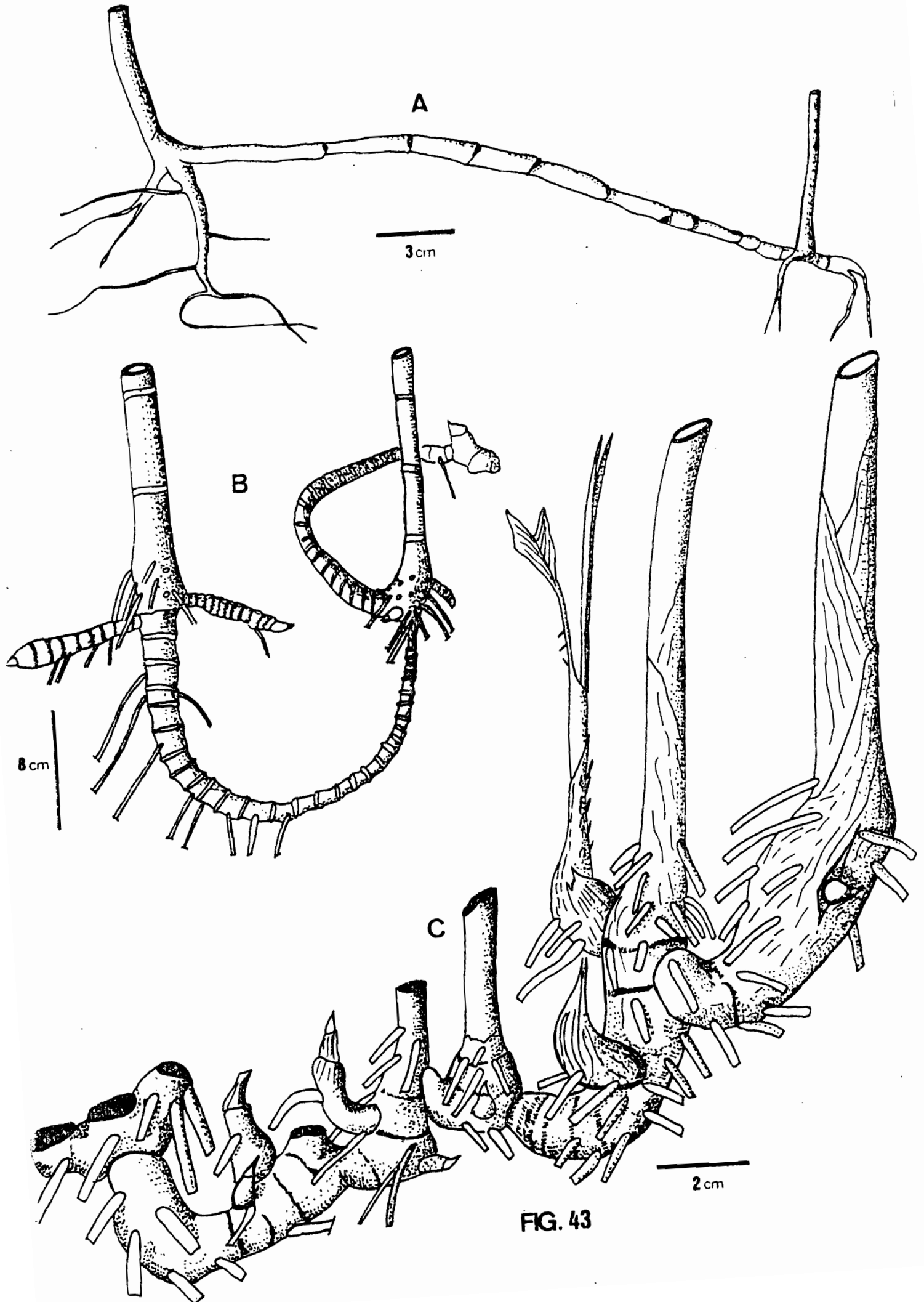


FIG. 43

comme Potalia amara du modèle de CHAMBERLAIN ou Claviya sp.pl. du modèle de CORNER.

Plus bas, les plantes ligneuses monocaules deviennent fréquentes, surtout en forêt ivoirienne avec Ouratea duparquetiana, Coffea humilis, Pycnocomma macrophylla, Angylocalyx oligophyllus, etc... du modèle de CORNER.

F. HALLE (com. pers.) pense que ces formes monocaules présentent un avantage adaptatif face aux chutes de branches des arbres de la voûte qui traumatisent très fréquemment les arbustes du sous-bois.

Les plantes sous-ligneuses, les petits palmiers et la plupart des plantes herbacées ont souvent un rhizome plus ou moins développé, de la simple ramification basale jusqu'à la tige souterraine assurant la multiplication végétative. Ainsi, le Cephaelis yapoensis des forêts du Sud-Ouest ivoirien dont la tige aérienne est produite à partir d'un rhizome doit être rapproché des petits palmiers amazoniens du genre Bactris dont certaines espèces, comme B. elegans, produisent des tiges souterraines bien différenciées (figure 43).

##### 5. LES ARBRES PIONNIERS

Les plantes cicatricielles sont adaptées à leur fonction et offrent de nombreux traits communs avec les plantes arbustives pionnières secondaires également spécialisées aux milieux pleinement ensoleillés : héliophilie, croissance rapide, floraison précoce, dissémination des diaspores efficace, anémochorie et zoochorie, faible longévité et gréganisme, tels sont les principaux caractères regroupés par GOMEZ-POMPA et YANES-VASQUEZ (1974). PUIG et PREVOST (1981) montrent que leur croissance peut être jusqu'à 12 fois plus rapide que celle des espèces forestières.

Comme le souligne OLDEMAN (1974a, 1978), ces arbres restent conformes à leur modèle et ignorent la réitération adaptative. Leur port est caractérisé par le déploiement des axes séquentiels qui distribuent les feuillages selon un "parasol", remarquable chez plusieurs espèces de Cecropia et chez Musanga cecropioides, leur permettant ainsi de capter une énergie lumineuse maximale. Les branches se distinguent alors nettement sous les feuillages et le port de l'arbre pionnier mime celui des grands arbres héliophiles dont la ramure est élaborée par réitération adaptative profuse.

Leur installation dans une trouée forestière dépend de la dissémination des graines, mais aussi des dimensions de l'ouverture qui conditionnent la lumière et la température au sol.

Ainsi, les graines des espèces pionnières sont principalement disséminées par les oiseaux (TREJO-PEREZ 1976 ; MACEDO 1977) et les chauves-souris (VAN DER PILJ 1969 ; VASQUEZ-YANES et al. 1975 ; REIS 1981). Elles abondent en fait dans le sol des forêts primaires où elles persistent longtemps avant de germer (SYMINGTON 1933 ; AUBREVILLE 1947 ; KEAY 1960 ; LIEW 1973 ; PREVOST 1981). Ces graines germent sous l'influence de la lumière (GORSKI 1975) dont l'intensité au sol augmente lors de la formation du chablis ; elles sont également sensibles aux perturbations du sol (KEAY 1960). HOLTHUIJZEN et BOERBOOM (1982) précisent pour le genre Cecropia : "The germination ecology of Cecropia is opportunistic ; its seeds remain dormant as long as the environment prevents germination, and react immediately to certain changes in the microclimat." HARTSHORN (1980) signale que la surface des trouées favorables à l'installation des Cecropia est d'environ 400 m<sup>2</sup>.

La position des espèces cicatricielles dans le chablis ne semble pas quelconque. Les Cecropia, en particulier, se disposent préférentiellement sur la masse de sol prise dans les racines excavées de l'arbre tombé qu'ils enlacent de leurs propres racines échasses (photo 46). RIERA (com. pers.) note surtout le fait chez Cecropia obtusa de Guyane française.

Ce cortège d'espèces hautement spécialisées qui cicatrisent les trouées naturelles forestières ne peut être exclu du "climax forestier", car elles constituent l'un des rouages essentiels du "moteur de la sylvigénèse" qui conditionne l'autorégénération de ce climax, et, dans une large mesure, le définit en tant que tel.

## ARCHITECTURE FORESTIERE ET TENDANCES EVOLUTIVES

### 1. CHEZ LES DICOTYLEDONES ARBORESCENTES ET ARBUSTIVES

De la voûte aux ensembles arbustifs inférieurs, nous suivons une régression de la forme arborescente par réduction des processus réitératifs qui, au niveau arbustif, aboutit à la simple expression du modèle

de croissance et, au-delà, à la perte des axes latéraux et aux passages aux formes monocaules (figure 44). Ce passage des formes arborescentes réitérées adaptativement aux arbustes monocaules du sous-bois peut se rencontrer partiellement ou totalement au sein d'une même famille. Ainsi, les Euphorbiaceae, Moraceae, Ochnaceae, Rubiaceae (cf. légende de la figure 44), mais aussi, les Sterculiaceae (du grand Triplochyton scleroxylon jusqu'aux Cola monocaules du sous-bois), les Meliaceae (des grands Entandrophragma jusqu'au Guarea richardiana du modèle de CORNER - cité par HALLE et OLDEMAN 1970), les Lecythidaceae (des Grands Bertholletia excelsa et Combretodendron africanum, en passant par les Napoleona arbustifs qui pratiquent encore la réitération adaptative profuse, jusqu'à une espèce du genre Grias du modèle de CORNER, citée par HALLE et OLDEMAN, l.c.), etc... présentent les termes extrêmes de cette régression. D'autres familles ne marquent qu'une étape dans la contraction de l'appareil végétatif, nous citerons le cas des Apocynaceae qui développent la forme arborescente (Geissospermum sericeum) et la forme arbustive réduite au modèle ramifié (Tabernaemontana crassa). Parmi les Leguminosae, la plupart des Mimosaceae et Caesalpiniaceae des forêts tropicales humides sont des grands arbres : pour la Côte d'Ivoire forestière (région du Sud-Ouest), GUILLAUMET (1967), à de très rares exceptions, les classe toutes en méso- et méga-phanérophytes ; c'est parmi les Papilionaceae que se trouvent des arbustes du sous-bois (Baphia nitida, le petit Angylocalyx oligophyllus monocaule, etc...).

Cependant, plusieurs espèces arborescentes ignorent la stratégie de réitération adaptative et élaborent l'édifice arborescent à partir des seuls axes séquentiels du modèle. Les Annonaceae (Xylopia, Duguetia, Guatteria, Pachypodianthium), les Myristicaceae (Pycnanthus angolensis, Virola, Iryanthera), Guttiferae (Platonia insignis, Pentadesma butyracea), Ebenaceae (Diospyros sanza-minika, Diospyros mannii, Diospyros soubreana) en sont des exemples fréquents.

L'observation des systèmes racinaires témoigne de comportements similaires (KAHN 1980) :

Des grands arbres aux arbrisseaux du sous-bois, l'enracinement montre une contraction par simplification des modalités de l'occupation du sol.

Ainsi, les arbres abondamment réitérés présentent deux vagues de production plagiotrope. La première exploite l'espace proche du tronc, puis, au cours de la croissance, s'en éloigne ; la seconde vague de racines plagiotropes recolonise alors cet espace délaissé (cf. Chapitre 9).

On retrouve l'amorce d'une seconde vague de production plagiotrope chez les arbustes du sous-bois qui, comme Drypetes gilgiana, réalisent des vagues de réitérations frutescentes et herbacées au niveau aérien.

Par contre, l'arbuste du sous-bois qui ignore la réitération adaptative ne produit qu'une seule vague racinaire plagiotrope.

Dans le cas des arbres moyens qui ne pratiquent pas la réitération adaptative, les axes racinaires plagiotropes, au cours de leur croissance, exploitent l'espace proche du tronc, puis s'en éloignent. Il n'y a pas alors de seconde vague racinaire plagiotrope. Les appareils aérien et racinaire se déploient pour réaliser une plante de plus grandes dimensions. Cependant, lorsque ces arbres atteignent une très forte taille, comme Pycnanthus angolensis, des racines plagiotropes sont nouvellement produites et répondent aux exigences accrues de ces formes arborées héliophiles.

MANGENOT (1973) constate : "Un fait est tout à fait frappant : la phylogénie des Dicotylédones est caractérisée par une forte tendance à la contraction." Dans ce contexte, l'évolution des Dicotylédones ligneuses, au sein du milieu forestier, de la voûte au sous-bois, se traduira par une involution de l'appareil végétatif par perte des processus réitératifs. Du même coup, l'évolution de l'architecture forestière sera marquée par une complexité croissante de la stratification, c'est-à-dire l'établissement de nouveaux ensembles structuraux, par adaptation des plantes à des niveaux énergétiques plus faibles.

Cette contraction, dans son ultime expression, aboutit à un système assimilateur réduit à une seule feuille chez des Gesneriaceae (qui est la feuille 3 chez Epithema tenue de Côte d'Ivoire et un des cotylédons chez des Streptocarpus monophylles, HALLE et DELMOTTE 1973), puis aux plantes saprophytes, dépourvues de feuilles assimilatrices, réduites à l'appareil reproducteur.

FIGURE 44.- Evolution de la forme arborescente en forêt tropicale humide

De la voûte forestière au sous-bois, l'appareil végétatif des Dicotylédones se contracte par réduction puis perte des processus de réitération adaptative (A, B et C) ; l'ultime contraction chez la plante ligneuse se traduisant par la perte de la ramification latérale et le passage aux formes monocaules (C et D).

Quelques exemples des forêts ivoiriennes (Af) et amazoniennes (Am) chez 4 familles :

| A. Réitération<br>adaptative profuse | B. Réitération<br>adaptative profuse    | C. Absence de réitération<br>adaptative ; branches<br>latérales | D. Absence de réitération<br>adaptative ; absence<br>de branches latérales |
|--------------------------------------|-----------------------------------------|-----------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------|
| ARBRES                               | ARBUSTES                                | ARBUSTES ramifiés con-<br>formes au modèle                      | ARBUSTES monocaules                                                        |
| EUPHORBIACEAE                        | MORACEAE                                | RUBIACEAE                                                       | OCHNACEAE                                                                  |
| <u>Hura crepitans</u> (Am)           | <u>Brosimum utile</u> (Am)              | <u>Nauclea diderrichii</u> (Af)                                 | <u>Lophira alata</u> (Af)                                                  |
| A <u>Hevea brasiliensis</u> (Am)     | <u>Chlorophora excelsa</u> (Af)         | <u>Corynanthe pachyceras</u> (Af)                               |                                                                            |
| <u>Oldfieldia africana</u> (Af)      |                                         |                                                                 |                                                                            |
| <u>Uapaca esculenta</u> (Af)         |                                         |                                                                 |                                                                            |
| <u>Microdesmis puberula</u> (Af)     | <u>Neosloetiopsis kamerunensis</u> (Af) | <u>Heinsia crinita</u> (Af)                                     | <u>Ouratea schoenleiniana</u> (Af)                                         |
| <u>Mareya micrantha</u> (Af)         | <u>Myrianthus libericus</u> (Af)        |                                                                 |                                                                            |
| B <u>Drypetes gilgiana</u> (Af)      |                                         | <u>Rothmannia longiflora</u> (Af)                               |                                                                            |
| <u>Maesobotrya barteri</u> (Af)      | <u>Craterogyne kameruniana</u> (Af)     | <u>Paracoffea ebracteolata</u> (Af)                             | <u>Ouratea affinis</u> (Af)                                                |
| <u>Macaranga sp.pl.</u> (Af)         | <u>Cecropia sp.pl.</u> (Am)             | <u>Craterispermum caudatum</u> (Af)                             |                                                                            |
| C <u>Sapium guineense</u> (Af)       | <u>Pourouma sp.pl.</u> (Am)             | <u>Coffea liberica</u> (Af)                                     |                                                                            |
| <u>Thecacoris stenopetala</u>        | <u>Dorstenia sp.pl.</u> (Af)            |                                                                 |                                                                            |
| D <u>Pycnocomia macrophylla</u> (Af) | <u>Cecropia ulei</u> (Am)               | <u>Coffea humilis</u> (Af)                                      | <u>Ouratea duparquetiana</u> (Af)                                          |

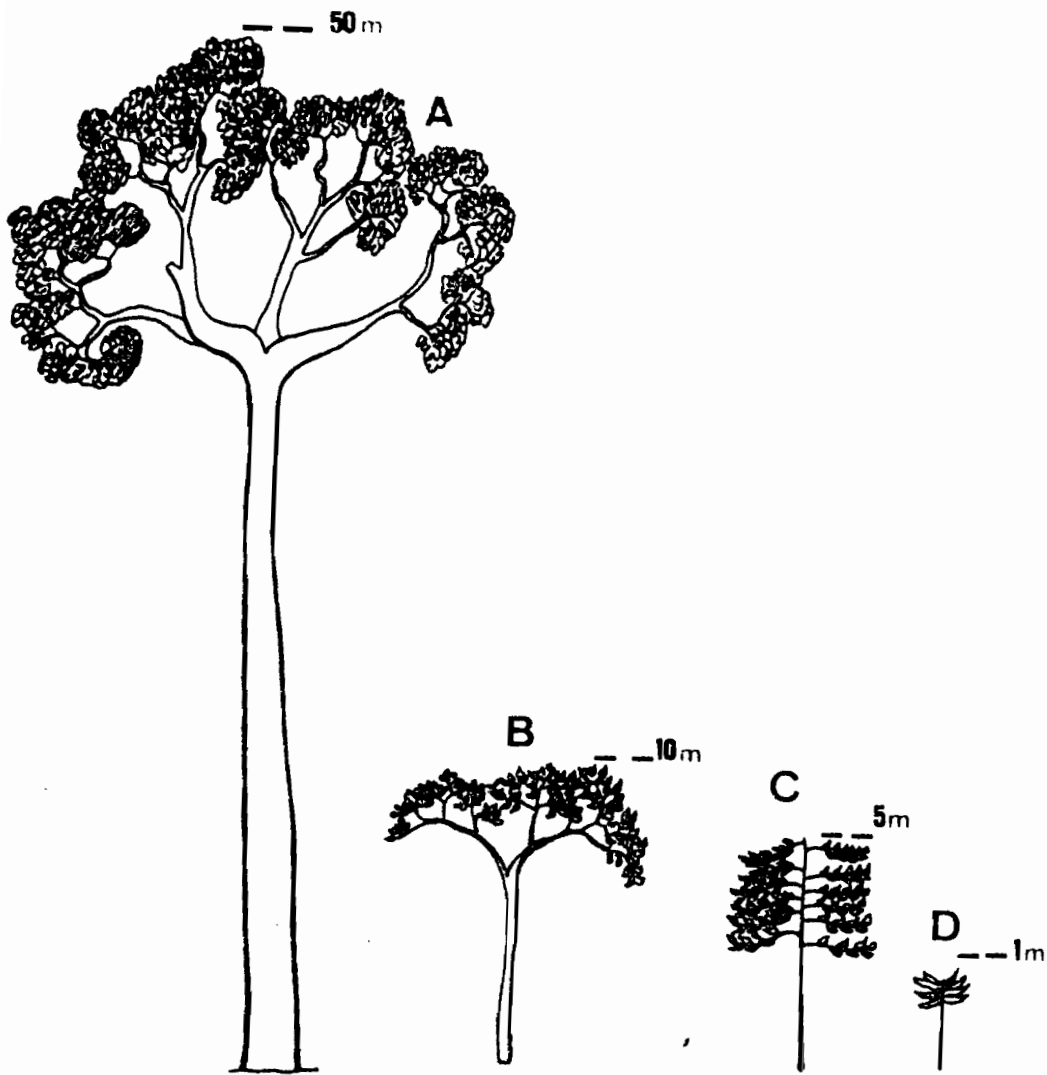


FIG. 44

DOYLE (1978) soutient que les Angiospermes primitives auraient été des arbustes : "the model for early ecologic evolution of the angiosperms... - beginning with pioneer shrubs of disturbed and/or semiarid environments, radiating into aquatic and other herbaceous niches in one direction, and running up ecologic succession through early successional trees to climax canopy trees in the other..." ; il précise par ailleurs, à la suite de MULLER (1970), que les groupes modernes se seraient différenciés dans leur forme actuelle dès la fin du Crétacé et au Tertiaire.

De là, l'auteur déduit d'une part que la diversité des modèles architecturaux proviendrait de l'adaptation des arbustes à un milieu non forestier, d'autre part que le succès des premières Angiospermes tiendrait à l'occupation des niches inférieures des forêts de Conifères du Crétacé : "the initial spread and success of the angiosperms were the result, not of any superior ability to compete with the conifers as climax forest dominants, but rather of an ability to occupy disturbed, early successional, aquatic, and understory habitats to which conifers, cycadopsids, and ferns were relatively poorly adapted."

Ainsi les Angiospermes primitives auraient pénétré les forêts existantes par le sous-bois et développé, à leur tour, la forme arborescente pour gagner la voûte ; dans le cas de la forêt tropicale humide moderne, elles ont effacé les autres groupes. En ce sens, les premières Dicotylédones ont très bien pu être arborescentes et leur tendance évolutive serait à reconquérir les espaces inférieurs de la forêt que les Angiospermes primitives arbustives avaient initialement colonisés durant le Crétacé.

Les arbres, qui ne pratiquent pas la réitération adaptative profuse et ne produisent que les axes du modèle, ne rentrent pas dans le schéma d'évolution par contraction de l'appareil végétatif avec perte des processus réitératifs de la voûte forestière au sous-bois. Les modalités d'élaboration de ces édifices ligneux sont bien différentes : il faut admettre que les Angiospermes primitives aient choisi deux voies pour réaliser la forme arborescente et conduire aux grands arbres dicotylédoniens modernes :

- la première, par réitération adaptative profuse ; cette stratégie consiste à "empiler" des modèles de plus en plus petits et nombreux ;
- la seconde, par gigantisme des axes séquentiels qui se déploient, mais se développent conformément au modèle.

La première stratégie s'est imposée dans la plupart des familles, la seconde se rencontre surtout dans des groupes anciens comme les Myristicaceae, les Guttiferae, les Annonaceae, mais aussi chez les Ebenaceae considérées comme plus évoluées. Ces familles présentent le plus souvent des modèles de ROUX et de MASSART qui réalisent des touffes d'axes feuillés, d'extension latérale réduite à l'extrémité du tronc ; pour la plupart, elles auraient trouvé refuge au sein de la forêt en se spécialisant dans l'occupation des petites trouées de la voûte.

La stratégie d'élaboration de la forme arborescente par déploiement des axes du modèle et gigantisme peut s'accompagner d'une faible capacité de réitération : chez plusieurs espèces, comme la Guttiferae Symphonia globulifera (figure 9B), quelques troncs surnuméraires sont secondairement produits à partir de branches âgées ; nous avons observé ce même phénomène chez la Myristicaceae, Pycnanthus angolensis.

Par ailleurs, certaines familles qui pratiquent la réitération adaptative profuse, présentent des petits arbres monocaules. Ainsi, chez les Sterculiaceae, Cola buntingii et Theobroma mariae croissent selon le modèle de CORNER et peuvent atteindre une hauteur de 10 à 15m. Il est tentant d'y voir un gigantisme secondaire à partir d'une forme involuée des niveaux inférieurs, la faculté de ramification n'étant pas récupérée.

Mais, comme le conclut MANGENOT (1973) sur la phylogénie, "ces problèmes sont très difficiles..."

## 2. CHEZ LES PALMIERS DE LA FORET TROPICALE HUMIDE

---

Les palmiers ont envahi les forêts tropicales humides d'Amérique, d'Asie, de Madagascar, de Mélanésie, d'Océanie, d'Australie (35). Nous tenterons ici de dégager les tendances adaptatives de cette famille dans le massif forestier amazonien.

Le peuplement de palmiers arborescents des forêts de terre ferme d'Amazonie et des Guyanes peut être divisé selon le drainage des sols : sur les sols bien drainés qui correspondent aux plateaux et versants, les palmiers arborescents sont fréquents et, selon les forêts, peuvent atteindre 25m de haut (Oenocarpus bacaba, O. distichus, Attalea regia, Attalea speciosa, Iriarteia exorrhiza), ils ne se rencontrent cependant jamais dans l'ensemble structural dominant ; sur les sols hydromorphes des bas-fonds, ils sont abondants et constituent la voûte de la végétation réalisant souvent des peuplements quasi-monospécifiques - bas-fonds à Euterpe oleracea d'Amazonie du Pará et des Guyanes (photo 47), à Mauritia flexuosa et à Jessenia bataua d'Amazonie centrale (photo 28).

Les palmiers arborescents du modèle de TOMLINSON sont absents des forêts sur sol drainé comme le constate de GRANVILLE (1978), en Guyane française, qui montre que ces palmiers ne peuvent s'y développer. En effet, chez les palmiers arborescents, la phase d'élaboration du tronc demande une forte énergie lumineuse et ne se produira, en forêt, qu'à la faveur d'une trouée dans la voûte. Lors de la cicatrisation du chablis, le palmier maintient son feuillage parmi ceux des espèces cicatricielles et reçoit ainsi, au fur et à mesure de son développement, la lumière nécessaire à l'élaboration du tronc. Il est clair que cette dynamique forestière ne permet pas le développement des palmiers arborescents du modèle de TOMLINSON puisque le second axe initié à partir de la base du stipe sera déjà surcimé, dès son apparition, par les feuillages des arbres cicatriciels épanouis et ne pourra disposer de l'énergie lumineuse nécessaire à l'élaboration du nouveau stipe. Par contre, les végétations sur sol hydromorphe sont plus ouvertes, les arbres moins nombreux ; les palmiers arborescents du modèle de TOMLINSON peuvent s'y développer.

C'est dans le sous-bois des forêts sur sol drainé que se trouvent la plupart des espèces (tableau 33, p.145). Elles présentent des formes acaules ou à petit tronc, monocauls ou formant des touffes ; certaines constituent l'ensemble structural arbustif supérieur vers 6-9 mètres, les autres, très nombreuses, s'étagent entre 0.5 et 5m. Ces espèces fonctionnent à des niveaux énergétiques plus faibles, la lumière n'est plus alors

un facteur limitant la réalisation du modèle de TOMLINSON, qui, considéré sous l'angle de la multiplication végétative, permet à des populations importantes de se maintenir. Ce dernier point a été souligné chez Astrocaryum munbaca, dans les forêts du Tocantins (chapitre 5), où 75 % des axes de plus de 3m de hauteur ("adultes") sont agencés en touffes.

Nous illustrerons quelques traits adaptatifs des palmiers au travers du genre Astrocaryum qui comprend des formes variées, du palmier arborescent au palmier acaule, de l'espèce monocaule à celle qui forme des touffes.

BURRET (1934) scinde le genre en deux sous-genres :

- Pleiogynanthus qui regroupe les espèces présentant au moins deux fleurs femelles à la base de la rachille ;
- Monogynanthus qui regroupe les espèces ne présentant qu'une seule fleur femelle à la base de la rachille, le plus souvent insérée sur le rachis.

L'auteur note également un faisceau de caractères distinguant ces deux sous-genres dont la disposition des folioles plus ou moins irrégulière et dans différents plans chez Pleiogynanthus, tandis que chez Monogynanthus, les folioles sont disposées dans un même plan. Par ailleurs, les espèces du premier sous-genre présentent un tronc plus développé que celles du second, bien que certaines soient acaules.

Il nous est clairement apparu, chez les espèces amazoniennes rencontrées, qu'aux caractères distinctifs des deux sous-genres peut également être reliée la situation écologique de l'espèce.

Ainsi, pour le genre Pleiogynanthus, 3 espèces ont été rencontrées : A. aculeatum (A. aureum, A. tucuma), A. vulgare (A. awarra) et A. jauari (A. guara) (36). La première est solitaire (modèle de CORNER), les deux autres constituent des touffes de 2 à 5 individus, parfois plus (modèle de TOMLINSON). Toutes trois, elles poussent en milieu ouvert : les deux premières sont fréquentes dans les végétations secondaires la troisième colonise les rives des grands fleuves amazoniens, inondées plusieurs mois par an. Une seule espèce acaule de ce sous-genre a été rencontrée, A. acaule, qui forme des peuplements denses sur sol sableux et gorgés d'eau à la saison des pluies, dans des végétations ouvertes de bas-fonds.

Ces 4 espèces du sous-genre Pleiogynanthus se caractérisent bien par des folioles disposées dans des plans différents (Photo 48). Les 3 espèces arborescentes produisent de nombreux fruits (Photo 49) ; s'il y a bien plusieurs fleurs femelles à la base de la rachille chez A. acaule, le nombre de fruits produits est beaucoup plus réduit, les rachilles sont moins nombreuses que chez les espèces arborescentes, chaque rachille ne supportant qu'un seul fruit à maturité (photo 50).

Pour le sous-genre Monogynanthus, 6 espèces d'Amazonie et des Guyanes ont été rencontrées, dont deux restent indéterminées ; nous joignons A. rodriguesii que nous n'avons pas vue, mais dont l'habitat est décrit par WESSELS BOER (1965) : "in the undergrowth of mesophytic forest in a never flooded place on somewhat sandy soil" (37).

Les cinq espèces qui sont pourvues d'un tronc ne dépassent que rarement la hauteur de 10m ; elles sont fréquentes dans le sous-bois des forêts sur sol drainé : A. munbaca, A. sciophilum (A. farinosum, A. sociale) (36), A. rodriguesii, A. sp 1 (38). Une espèce guyanaise, A. sp 2 (38) fait exception et développe un tronc plus fort qui peut atteindre 8-10m en longueur ; elle est inféodée aux sols hydromorphes. A. munbaca présente le modèle de TOMLINSON, les autres croissent selon le modèle de CORNER.

Les deux espèces acaules sont A. javarense et A. paramaca ; elles se rencontrent également dans le sous-bois des forêts sur sol drainé, A. paramaca pénètre les zones hydromorphes.

Les espèces du sous-genre Monogynanthus présentent toutes des folioles nettement disposées dans un même plan (photo 51). Les inflorescences sont globuleuses ou ovoïdes ; les fruits directement insérés sur le rachis sont densément accolés (photo 52 et 53). Le tronc, quand il n'est pas souterrain (photos 54 et 55), reste de dimensions modestes.

Les espèces considérées du sous-genre Pleiogynanthus se rencontrent dans des végétations ouvertes, les espèces arborescentes étant typiquement héliophiles, l'espèce acaule acceptant un certain ombrage ; celles du sous-genre Monogynanthus, dans leur grande majorité, se plaisent dans le sous-bois des forêts sur sol drainé et sont sciaphiles.

La confrontation de ces espèces amazoniennes du genre Astrocaryum permet de relier d'une part les deux caractères de disposition des folioles dans des plans différents et du nombre de fleurs femelles (2 ou plus par rachilles) au tempérament héliophile chez les formes arborescentes, caractères qui se retrouvent chez la forme acaule des végétations ouvertes, et d'autre part, les folioles dans un même plan et une seule fleur femelle à la base de la rachille au tempérament sciaphile des espèces acaules ou à tronc du sous-bois des forêts denses (39).

Par ailleurs, la quantité de fruits produits est plus réduite chez les espèces dont l'appareil végétatif est de plus faible dimension. Une telle relation se retrouve au sein du genre Bactris dont les espèces héliophiles des forêts marécageuses offrent un grand nombre de rachilles portant de nombreux fruits (photo 56), tandis que celles du sous-bois, plus petites, présentent un axe inflorescentiel généralement peu ramifié avec quelques fruits (photos 57 et 58).

La relation entre la disposition des folioles et le tempérament de l'espèce existe également chez le genre Oenocarpus dont les espèces arborescentes héliophiles comme O. bacaba et O. distichus présentent des folioles qui divergent en différentes directions et sont insérées par groupes de deux, alors que l'espèce du sous-bois, O. minor, offre des folioles bien disposés dans un même plan et régulièrement insérés de part et d'autre du rachis (comparer les photos 6 et 16).

De telles relations ne sont pas toujours aisément identifiables, car les groupes peuvent être mal définis (TOMLINSON 1979). Le cas le plus frappant est le genre Attalea dans lequel WESSELS BOER (1965) regroupe les genres Attalea, Maximiliana, Scheelea et Orbignia qui sont à nouveau séparés par GLASSMAN (1977). En fait, les genres Attalea et Maximiliana sont très proches et semblent bien constituer un même groupe naturel : Attalea regia (Maximiliana regia) est une espèce arborescente héliophile dont les folioles sont regroupés par quatre et disposés en éventail, tandis que Attalea attaleoides, espèce acaule du sous-bois, a des folioles bien disposés dans un même plan (comparer les photos 13 et 62).

Enfin, la relation entre la disposition des folioles dans différents plans et le tempérament héliophile ne peut être généralisée, plusieurs palmiers arborescents héliophiles disposent en effet leurs folioles dans un même plan ; Attalea speciosa (Orbignia speciosa), Jessenia bataua, etc... Il n'en est pas moins vrai que lorsque les deux dispositions se rencontrent dans un même genre, bien défini, les espèces sciaphiles du sous-bois agencent leurs folioles dans un même plan et les espèces héliophiles, le plus souvent arborescentes, les arrangent selon des plans variés.

Les petits palmiers du sous-bois des genres Bactris et Geonoma présentent, pour un bon nombre d'entre eux, des feuilles au limbe entier ou peu divisé (photo 59). De nombreuses espèces produisent, durant leur jeune stade, des feuilles entières ; le cas de Syagrus inajai (photo 60) est remarquable (de GRANVILLE 1977) ; il est général au genre Attalea (photos 61 et 62), plus ou moins net chez les différentes espèces d'Astrocaryum. D'autres espèces, par contre, ne présentent pas de feuilles juvéniles entières, cas des genres Oenocarpus, Jessenia (J. bataua, illustré par SANTOS 1981), Euterpe et quelques rares Bactris (Bactris elegans) et Geonoma (Geonoma maxima), etc...

Les espèces du sous-bois à feuilles entières conservent ainsi des caractères de jeunesse alors même qu'elles ont acquis la sexualité (photos 57 et 59) ; elles ont été justement qualifiées de néoténiques (Bactris aubletiana, Bactris simplicifrons (40), Geonoma stricta...).

De la voûte au sous-bois, les Dicotylédones montrent une contraction par réduction puis disparition des processus de réitération adaptative. Les palmiers ignorent cette stratégie ; il est néanmoins possible d'établir des relations entre palmiers arborescents et palmiers du sous-bois :

#### - Miniaturisation et néoténie -

Les petits palmiers du sous-bois "miniaturisent" les grands : toutes les parties de la plante sont comparativement plus réduites. Cette relation entre formes arborescentes et arbustives ne s'accompagne pas de la perte d'une stratégie de croissance comme chez les Dicotylédones. Elle est cependant comparable car elle aboutit à la diminution de la surface

foliaire. Et, on peut voir chez les palmiers néoténiques qui conservent les caractères de jeunesse des feuilles à l'état adulte, l'équivalent d'une Dicotylédone dont le développement est limité aux seules réalisations du modèle de croissance.

Cette relation entre palmiers arborescents et palmiers miniaturisés ou néoténiques intéresse des genres différents et traduit un des grands mouvements évolutifs de la Famille.

- Absence ou présence d'un tronc -

Par ailleurs, certains palmiers acaules développent des feuillages de dimensions quasi égales à celles de leurs homologues arborescents (cf. Genre Astrocaryum et Attalea). Le passage d'une forme à l'autre n'affecte qu'une seule partie du végétal, le tronc qui est réduit, chez les formes acaules, à un court axe souterrain mais dont le diamètre reste supérieur à la dizaine de cm. Le palmier ne peut alors pas être considéré comme une "miniature" de la forme arborescente et n'en diffère que par son tronc beaucoup plus court et enfoui dans le sol (photos 25, 54 et 55).

Ce passage entre formes arborescentes et acaules, avec conservation des dimensions des feuillages, peut être suivi dans un même genre. Portant sur un seul organe de la plante, il traduit une adaptation plus "immédiate" que nous avons reliée à l'architecture forestière (Chapitre 5).

La phylogénie des Dicotylédones se caractérise par la tendance à la contraction (MANGENOT 1969, 1973). Une telle tendance marque-t-elle les Monocotylédones ? De GRANVILLE (1978) écrit en ce sens : "Cependant, l'hypothèse d'une origine arborescente de certains groupes monocotylédoniens, bien que très controversée, en particulier par les palynologistes, a le mérite de mettre en parallèle l'évolution des Monocotylédones avec celle des Dicotylédones chez qui les arbres sont, en général, considérés comme primitifs par rapport aux herbes. On ne voit en effet pas pourquoi, chez les Dicotylédones, la tendance générale serait à la contraction de l'appareil végétatif, chez les Monocotylédones, elle serait au déploiement."

MOORE et UHL (1978) tendent vers la même conclusion, tout en soulignant que la forme arborée n'a pas la même signification dans les deux groupes : "woodiness and arborescence are fundamentally different within monocotyledons and dicotyledons. Our analysis of primitive palms has shown them to be less specialized in many ways than are most monocotyledonous herbs, which appears strategically similar to dicotyledonous herbs. Thus, in monocotyledons as in dicotyledons, herbaceous forms are usually more specialized structurally than arborescent forms - a paradoxical situation if herbaceous forms are primitive in monocotyledons."

o o o

## LE GENRE ASTROCARYUM

---

### Sous- genre Pleiogynanthus

- Photo 48 : Astrocaryum jauari. Les folioles sont disposées dans des plans différents ; le tronc est bien développé (FK. 611, INPA-Ecologia)
- Photo 49 : Astrocaryum vulgare. Chaque rachille porte au moins deux fleurs femelles. Ces fruits augmenteront encore un peu en diamètre et seront consommés sous le nom de Tucumã (FK. 536, INPA-Ecologia)
- Photo 50 : Astrocaryum acaule. L'une des rares espèces acaules du sous-genre Pleio-gynanthus (FK. 600, INPA-Ecologia)
- Chaque rachille porte au moins deux fleurs femelles, mais le nombre de fruit à maturité est plus réduit que chez les espèces arborescentes. Les folioles de ces palmiers sont nettement agencés selon des plans différents.

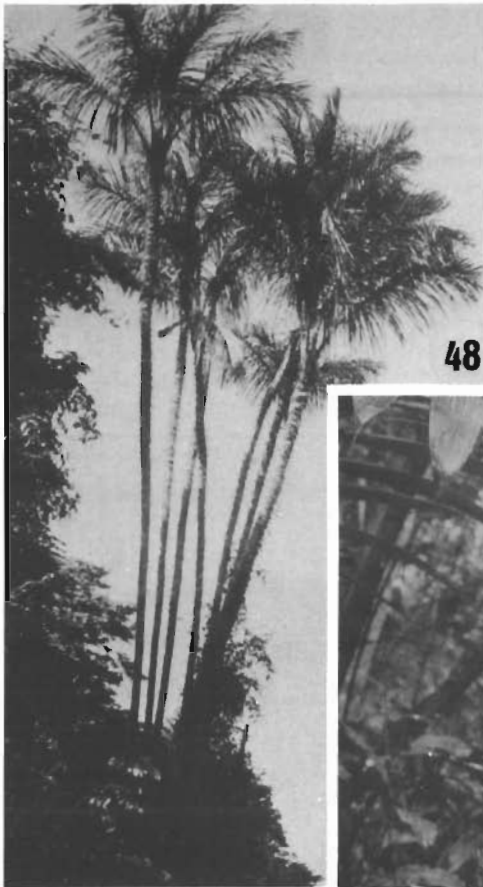
### Sous-genre Monogynanthus

- Photo 51 : Astrocaryum sp. (FK. 751 INPA-Ecologia). L'espèce développe un tronc qui ne dépasse pas 3-4m de haut. Les folioles sont distribuées dans un même plan. Cette espèce ne se rencontre que dans les sous-bois des forêts sur sol drainé.
- Photo 52 : A. sciophilum . infrutescence. Les fruits sont directement insérés sur le rachis et densément accolés.
- Photo 53 : A. paramaca ; le fruit est densément inséré sur le rachis, à la base de la rachille qui portait les fleurs mâles.

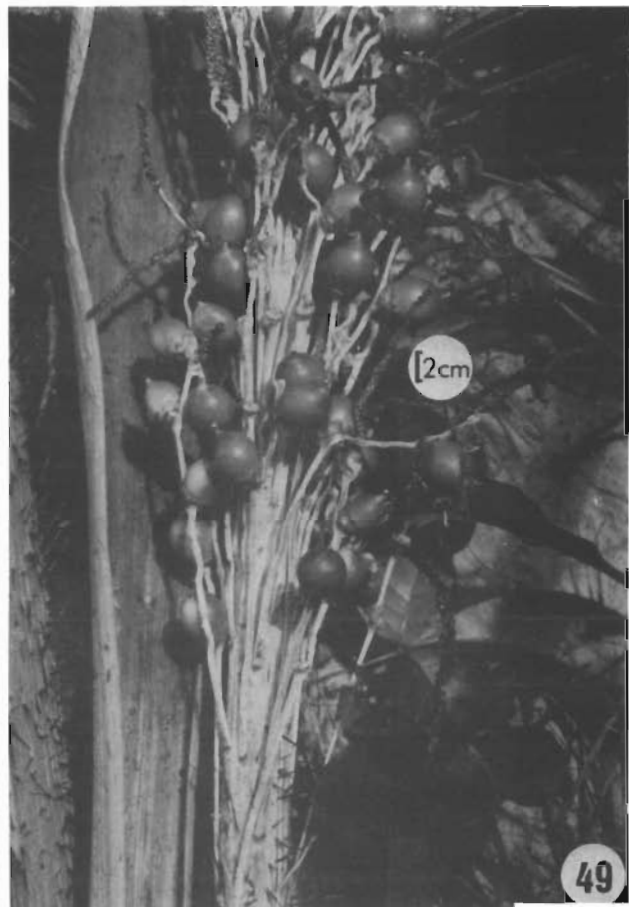
### Les troncs souterrains:

- Photo 54 : Tronc souterrain de Astrocaryum javarense, Amazonie centrale.  
La longueur du tronc est de 0,5 m.
- Photo 55 : tronc souterrain de Astrocaryum paramaca, Guyane française, Piste de Ste Elie. La longueur du tronc est de 0,15m ; il était enfoui à une profondeur de 0.7m.





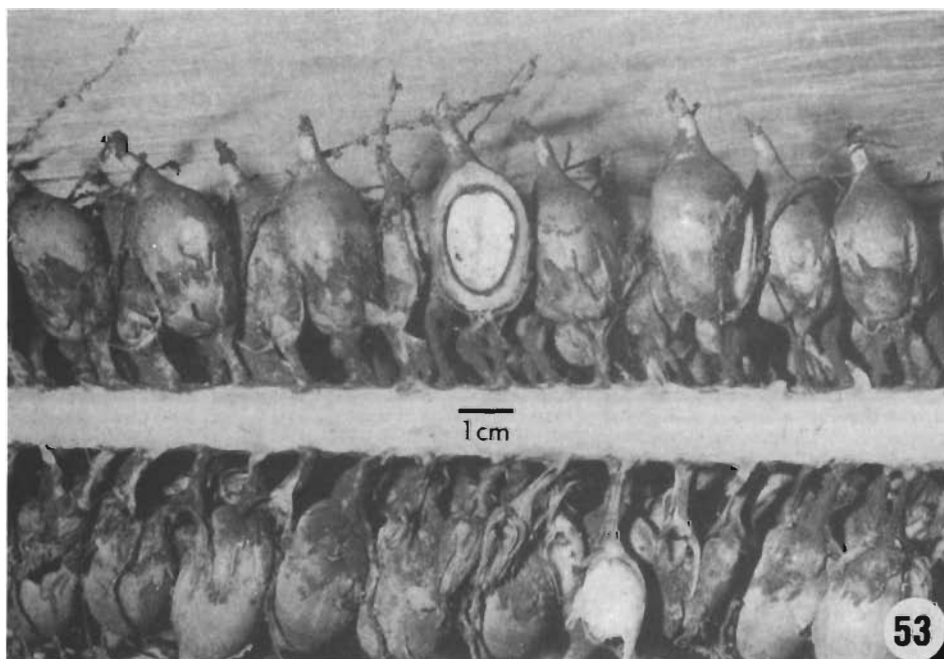
48

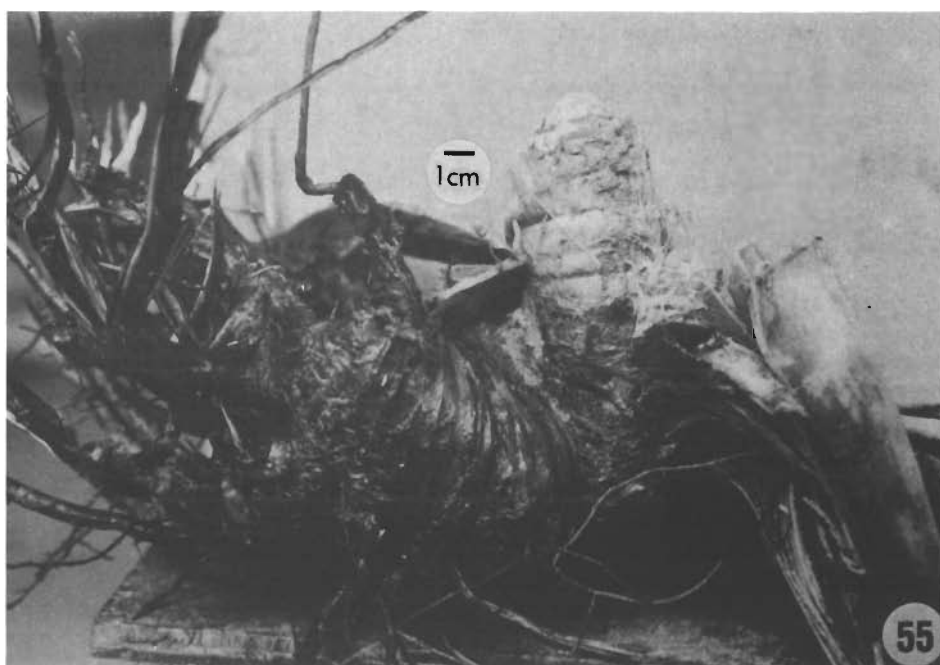
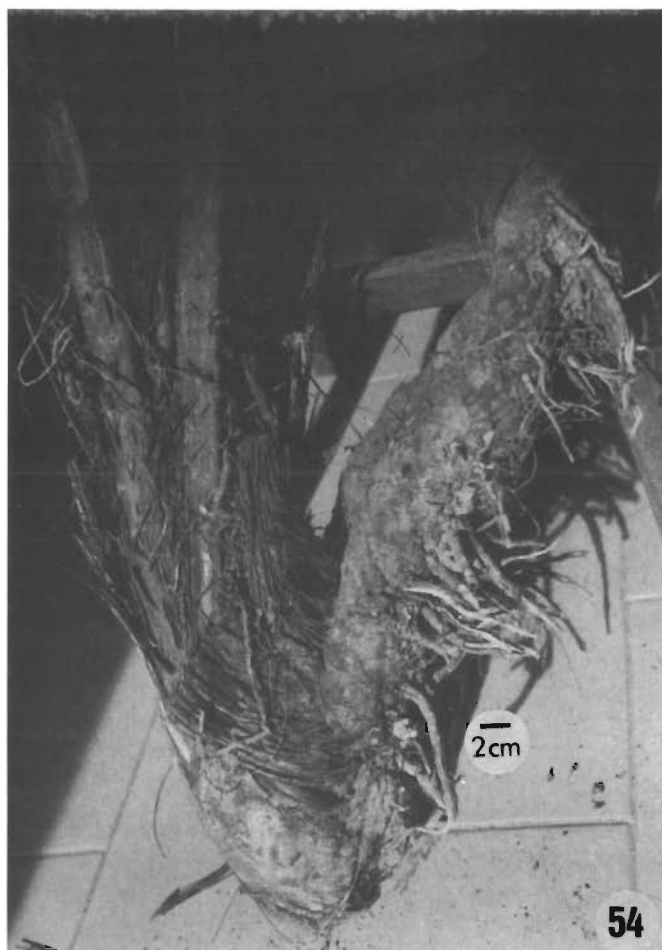


49



50





### Le genre Bactris

Photo 56 : Bactris ind., Guyane française (Herbier de Cayenne, ORSTOM, J.J. de GRANVILLE 5404). Ce palmier cespiteux dépasse 6m en hauteur et pousse dans les zones hydromorphes ouvertes. Il produit de nombreux fruits par inflorescence.

Photo 57 : Bactris simplicifrons, Amazonie du Pará (hauteur 1,5 m) ; (FK. 528, 529, 538, INPA-Ecologia).

Photo 58 : Bactris ind. Amazonie centrale (FK. 627, INPA-Ecologia).

Ces deux petits Bactris se rencontrent dans les sous-bois des forêts denses sur sol drainé dans des conditions de faible lumière. Dans les deux cas, le nombre de fruits par infructescence est réduit.

### Les feuilles de palmiers

Photo 59 : Bactris ind. à feuilles entières à l'état adulte (hauteur 1,5m). Cf. Photo 58.

Photo 60 : Syagrus inajai (hauteur 6m). Au premier plan (a), les feuilles entières de la forme juvénile (hauteur 1,5m) ; au second plan (b), les feuilles finement pennées de l'adulte.

Photo 61 : jeunes formes d'Attalea regia aux feuilles entières (hauteur 1m).

Photo 62 : Attalea regia adulte ; les nombreux folioles sont disposés par groupes de 4, dans 4 plans différents, de part et d'autre du rachis. La feuille atteint une longueur de 8m, la hauteur de ce palmier est de 15m. Amazonie du Pará.







## CONCLUSION SUR L'ESPACE FORESTIER AÉRIEN

---

\* La forêt tropicale humide est une mosaïque de parcelles à différents stades de cicatrisation, conséquence du cycle sylvigénétique qui procède par la chute de l'arbre âgé et dépérissant, ou de l'arbre déraciné par le vent, et la cicatrisation de la trouée ainsi créée. Ce processus s'étend de la branche cassée à la chute complète d'un grand arbre et se traduira, sur la végétation sous-jacente, par une gamme d'impacts d'ampleur variable ; il en résultera des processus de cicatrisation partiels ou totaux, et une grande variabilité de l'architecture et des paramètres quantitatifs, car la chute de l'arbre est ponctuelle et n'intéresse qu'une infime partie de l'espace forestier.

Sous-jacente à cette variabilité endogène de la végétation, le modelé intervient au niveau des pentes à forte déclivité, des micro-reliefs accidentés, des sols indurés en surface, d'une manière générale, pour tout facteur qui, en favorisant un enracinement précaire et l'exposition de la couronne au vent, limite la réalisation de l'édifice arborescent et réduit, par là même, l'amplitude spatiale et temporelle du cycle sylvigénétique.

Notre premier souci a été de dégager, dans la mesure du possible, les effets du cycle sylvigénétique de ceux du modelé, afin d'entreprendre une comparaison de l'architecture de différentes forêts tropicales centrée sur la variabilité endogène.

\*\* Nous avons développé, au cours de ce travail, une approche globale, en considérant la forêt dans sa totalité, indépendamment des individus végétaux, la percevant et la décrivant par ses hoplexols constitutifs.

Ainsi, l'hoplexol regroupe horizontalement des parties de végétaux : parties de troncs, de branches, de feuillages. Nous avons décrit non pas le feuillage d'un arbre, mais des ensembles de feuillages d'arbres. L'individu végétal est spatialement découpé et rassemblé avec d'autres morceaux d'individus végétaux qui ont en commun leur présence à un même niveau vertical du phytoplexion et constituent le volume observé.

Par contre, la définition de ces ensembles est totalement fondée sur le comportement individuel de la plante, lui-même défini au sein de la végétation (cf. diagnoses prophyse, paliphyse, etc...).

Dans cette mesure, nous avons pris le contrepied des attitudes précédentes qui partent de l'individu végétal pour appréhender l'architecture forestière.

Notre approche est en fait voisine de celle de GODRON (1971) dont les strates correspondent aux hoplexols, à ceci près néanmoins, que nous nous conformons totalement au volume observé - sans utiliser un canevas préalablement établi, même d'une grande souplesse. Nous décrivons des volumes de végétation dont l'architecture est homogène (avec les restrictions que nous apporterons plus loin) toujours identifiables ; en bref, nous décrivons la végétation à l'échelle de la sylvigénèse.

OLDEMAN (1974a), pour définir l'architecture de la forêt guyanaise, montra la nécessité de percevoir la forêt à son niveau d'homogénéité architecturale. L'ilôt de végétation homogène correspond à une phase de cicatrisation du chablis ; le phytoplexion peut être défini comme le contenu architectural à un moment donné, de la phase sylvigénétique. Ce volume tend à être stratifié.

Il ne faut pas confondre hoplexol et stratification :

- L'HOPLEXOL est un volume observé. Il traduit la densité forte ou faible des éléments végétaux à un même niveau du phytoplexion et correspond, de ce fait, à des niveaux horizontaux où les masses feuillées sont en densité différente.

Le nombre d'hoplexols est fonction du degré de réalisation des ensembles structuraux, de l'abondance des arbres d'avenir, de la dimension des arbres du présent et de l'abondance des plantes herbacées, de jeunes palmiers, pour les niveaux inférieurs de la forêt.

Ainsi, l'ensemble structural du niveau arborescent moyen, lorsqu'il est bien développé, ne constitue qu'un seul hoplexol ; il en présente deux voire trois, lorsque les arbres d'avenir sont très abondants parmi les arbres du présent, certains en phase de stagnation, d'autres en pleine vigueur.

Pour les ensembles arborescents supérieurs, la dimension des arbres, l'extension verticale de la ramure, l'installation, parmi les branches maîtresses, de jeunes arbres en attente d'une trouée, déterminent de 3 à 5 hoplexols pour une même architecture de 3 ensembles structuraux réalisés.

Dans les niveaux inférieurs de la forêt, sous 1,5-2m, nous avons décrit jusqu'à 9 hoplexols. Lorsque les végétaux étaient en forte densité, nous avons préféré regrouper les feuillages en quelques hoplexols peu nombreux plutôt que d'en décrire un plus grand nombre de réalité discutable.

Lors de l'analyse, nous avons toujours confronté les données de plusieurs relevés afin de réduire l'impact d'une description trop ponctuelle ou litigieuse.

- la STRATIFICATION se concrétise par les seuls arbres du présent. Suivant OLDEMAN (1974a), nous dirons qu'il y a strate là où sont établis les ensembles structuraux.

La stratification résulte de la mise en place des ensembles structuraux : elle apparaît comme la dynamique fondamentale qui construit la forêt ; elle constitue en fait le "modèle de croissance" forestier. Les arbres et les arbustes du présent qui acquièrent leur expansion maximale, lorsque les conditions deviennent favorables, vont, à leur tour, moduler les gradients écologiques et interférer sur le développement des plantes sous-jacentes. Un relevé est un "cliché" d'une telle dynamique, il est clair qu'il ne peut saisir la totalité des ensembles structuraux réalisables ; peut-on même penser qu'ils puissent tous être réalisés dans une même phase, dans la mesure où les végétaux du sous-bois présentent des cycles de vie plus brefs que ceux de la voûte ? L'espace sylvigénétique du sous-bois est réduit à l'échelle de l'arbuste, ce qui se traduit par la forte discontinuité latérale des ensembles structuraux. La fracture de la branche de l'arbre n'est qu'un des premiers événements qui marqueront sa mort, elle n'entraîne pas une altération majeure de la stratification du niveau arborescent ; elle cassera par contre plusieurs arbustes et détruira la stratification du niveau arbustif. Cette différence d'amplitude spatiale et temporelle de la sylvigénèse a pour conséquence une variation de la dimension latérale du phytoplexion qui se réduit au fur et à mesure

que l'on descend vers le sol. Dans leur schéma de la stratification en forêt de Tai, BOURGERON et GUILLAUMET (1982), BOURGERON (1983), en considérant avec la même dimension latérale les niveaux supérieurs et inférieurs de la forêt, sont amenés à n'établir que deux strates arbustives entre 2,5 et 12m, effaçant ainsi l'architecture du sous-bois qui doit être en fait, analysée à une échelle plus grande.

Nous avons déterminé les phytoplexions par l'homogénéité architecturale des niveaux arborescents, de même que les phases sylvigénétiques (HALLE et al., 1978 ; TORQUEBIAU 1981) sont définies en rapport à l'architecture de ces niveaux ; les descriptions morpho-structurales, au niveau du sous-bois, sont toujours données pour des volumes plus faibles imposés par l'observation.

\*\*\* Comme le souligne OLDEMAN (1974a), la stratification forestière ne doit pas être vue comme une simple série verticale de couches horizontales, mais elle doit être envisagée dans toute sa complexité, principalement au travers du cycle sylvigénétique. C'est au niveau de la mosaïque architecturale qu'il faut appréhender l'évolution des végétaux au sein de la forêt : "this variety of micro-habitat could provide greater opportunities for speciation..." (ASHTON 1969).

Les grands arbres conditionnent la dynamique forestière par la formation de chablis complexes qui perturbent la végétation sur des surfaces dépassant 1 000 m<sup>2</sup> et créent ainsi des conditions favorables ou limitantes au développement de certains types biologiques. Ainsi, l'abondance des palmiers acaules de la forêt d'Amazonie centrale, leur absence des forêts du Tocantins, le développement des lianes et l'abondance des grands palmiers arborescents dans ces dernières ont pu être corrélés, au travers du cycle sylvigénétique, à la présence ou l'absence de grands arbres.

Les architectures des forêts considérées présentent de 10 à 12 ensembles structuraux réalisés en différentes phases sylvigénétiques. A chacun de ces ensembles correspondent des créneaux de spécialisation, autant de niches écologiques à pourvoir. RICHARDS (1969) remarque que les espèces qui apparemment occuperaient la même niche diffèrent en fait par une série de caractères difficilement perceptibles, méconnus chez la plupart d'entrelles, et d'importance écologique considérable : "the usual

mature height (which determines the place of the tree in the forest structure) the growth rate, life span, shade tolerance, reproductive strategy, type of dispersal mechanism, phenology of leafing, flowering and fruiting." La haute richesse spécifique des forêts tropicales correspondrait à autant de niches (ASHTON 1977). En considérant l'ensemble des caractères d'une espèce, il y en aura toujours un, même minime, qui la différenciera écologiquement de l'espèce voisine, et il sera possible de définir à chaque espèce sa niche. Mais à partir du milieu forestier, il est bien difficile d'entrevoir autant de niches que d'espèces : le nombre des niveaux trophiques, traduit par les ensembles structuraux, n'est pas très élevé, les ensembles pionniers inclus, et si les espèces d'un même ensemble structural diffèrent par de nombreux caractères portant sur les comportements floraux, la dissémination des diaspores, etc..., elles n'en resteront pas moins confrontées à un même espace à conquérir. Ceci amène WHITMORE (1982) à écrire : "Even if allowance is made for all the known differences of possible ecological importance it is difficult to believe that they are enough to fit as many niches as required by Gause's principle. One is forced to conclude that although there are indeed numerous differences between species in numerous facets of their ecology, many tree species in species-rich forests have largely overlapping or almost identical niches."

La notion de niche écologique, telle qu'elle est conçue en zoologie, peut être transposée aux espèces végétales des forêts tropicales, mais elle n'est pas opératoire. OLDEMAN (1974b) a échappé au "piège de la niche" en privilégiant le comportement trophique de la plante conditionné par l'énergie lumineuse au niveau aérien. Se référant à la classique analogie qualifiant, chez les animaux, de "profession" la niche et "d'adresse" l'habitat (ODUM 1959), il définit la niche d'une plante comme son "adresse professionnelle", notion qu'il étendra à celle d'écotopie : "adresse" marquée par le niveau de l'ensemble structural où la plante s'épanouit, "professionnelle" par son rôle modulateur des gradients écologiques. "Le point d'origine de chaque niche végétale est celui de la germination, autour duquel la niche s'étend, avec le temps, dans les biotopes aériens et souterrains" (OLDEMAN 1974a). Durant sa vie, la plante sera sans cesse conditionnée par les niveaux sus-jacents (ou l'absence de niveau) et conditionnera les ensembles végétaux sous-jacents. Au-delà du comportement individuel, la stratification initie un comportement de groupe. Dès lors, la compétition est interspécifique et elle devient intraspécifique

quand une espèce est particulièrement abondante.

Selon FEDOROV (1966), la faible densité des populations de nombreuses espèces arborescentes laissent penser à l'absence de compétition intraspécifique. A l'opposé, ASHTON (1969) conclut "This is contrary to general experience in forest...", mais précise, "though maximum competition is intraspecific, interspecific competition comes to dominate the later stages of growth in the rain forest."

Pour la conquête de l'espace aérien, la sélection s'exerce en fonction de l'aptitude des espèces à se réaliser à des niveaux déterminés selon un cadre architectural mouvant qui module le facteur lumière. Les plantes génétiquement déficientes seront impitoyablement éliminées dans le cadre d'une compétition intra et interspécifique complexe puisque mettant en jeu non seulement les constituants potentiels d'un ensemble structural donné, mais aussi les individus d'avenir des ensembles supérieurs.

La forêt apparaît alors bien comme une totalité, assemblage de végétaux interdépendants, qui se transforme par le cycle sylvigénétique et qui s'autorègle dans la mesure où la réalisation d'un ensemble structural conditionne le comportement des plantes sous-jacentes. Une fois les ensembles supérieurs établis, le sous-bois peut tout à fait être considéré comme baignant dans un milieu constant (MANGENOT 1956a ; HALLE et OLDEMAN 1970), et, il suffit, comme nous l'avons vu, de la réalisation d'un seul ensemble arborescent, ce qui justifie pleinement l'attitude de HALLE et al. (1978) dénommant cette phase de "première phase homéostatique".

Cette présentation structurale de la forêt nécessite de situer l'information reliant les parties au tout. Elle est à rechercher au niveau du génôme de l'espèce et se traduit par un état de spécialisation à un niveau précis de l'architecture forestière. Une forêt doit être considérée comme un ensemble de plantes agencées selon leur spécialisation dans l'espace et le temps.

Dès lors, le "climax forestier" qui, par définition, marque l'équilibre, la stabilité, doit inclure l'autorégénération qui, seule, traduit l'équilibre biologique au sein d'une communauté d'êtres vivants condamnés, par essence, à mourir. Exclure cette dynamique, c'est ôter au climax tout sens biologique.

Cette conception globale du climax forestier présente l'avantage de bien dissocier les processus sylvigénétiques naturels de toute reconstitution après intervention humaine ; il devient alors possible de réunir les espèces propres au massif forestier, de saisir celles qui en sortent pour conquérir les espaces défrichés et celles, rudérales, qui y pénètrent.







L'organisation de l'espace racinaire des forêts tropicales humides n'a été que très peu étudié, bien que les observations sur les systèmes racinaires tropicaux aient été fort nombreuses (KAHN 1977 ; JENIK 1978). Les principales données ont été acquises à partir des évaluations de phytomasses qui renseignent sur la répartition des racines dans le sol, d'études agronomiques (Cocotier, Palmier à huile, Cacaoyer, Papayer, etc...), ou plus récemment de recherches en agroforesterie (NAIR 1981).

Nous décrirons tout d'abord l'espace exploité par les systèmes racinaires, puis nous tenterons de définir la nature et le rôle des axes racinaires.

Nous distinguerons trois fonctions : l'établissement du système racinaire, l'exploration du milieu et son exploitation ; ces deux dernières sont intimement liées.

L'analyse des modalités d'établissement nous conduira à définir trois types de systèmes racinaires. Les fonctions d'exploration et d'exploitation du milieu dévoileront une stratégie opportuniste fondée sur la réitération.

Les comportements racinaires, des arbustes du sous-bois aux grands arbres de la voûte forestière, seront étroitement liés aux comportements aériens au travers du processus de réitération adaptative.



## CHAPITRE 8

LE MILIEU EXPLOITÉ  
ET LES AXES RACINAIRES

## LE MILIEU EXPLOITÉ

Tous les éléments nécessaires à la plante sont dans les végétaux et seront disponibles à leur mort. Une partie importante de la matière organique sera piégée dans le sol, tandis qu'une autre persistera dans la végétation.

De même que la lumière, l'eau est extérieure au système : comme il fallait des capteurs d'énergie solaire au niveau aérien, il faudra des pompes à eau au niveau racinaire.

Nous tenterons ici de préciser ces vues quelque peu schématiques. L'espace aérien était polarisé en fonction du substrat assimilable, la lumière ; l'espace racinaire répondra à la distribution de la matière organique et de l'eau disponible.

1. L'EAU

L'eau est puisée dans les horizons du sol où elle circule préférentiellement : c'est là que convergent les racines qui s'enfoncent verticalement. PERRAUD et SOUCHERE (1963) montrent que l'eau utilisable croît en quantité avec la profondeur dans un sol bien drainé alors qu'elle diminue dans les sols hydromorphes ; le gradient d'eau disponible est d'ailleurs lui-même modulé par l'absorption racinaire (HUTTEL 1972). En Guyane française, LEVEQUE (1967) estime que l'eau disponible représente de 10 à 25 % du volume d'eau du sol ; HUMBEL (1978) met en évidence une nette relation entre la profondeur d'enracinement et le mode de drainage du sol, vertical ou horizontal, dont l'étude est développée par BOULET (1978). LESCURE (1983) montre que ces modes de drainage du sol influent sur la répartition et la fréquence de nombreuses espèces arborescentes.

En forêt tropicale humide, si l'eau est un facteur limitant qui intervient au niveau de la répartition des espèces, le long de la séquence topographique et en fonction des taches d'hydromorphie, son influence sur l'architecture racinaire sera moindre que celui de la matière organique ; elle n'interviendra effectivement que sur la profondeur d'enracinement (41).

## 2. LA MATIERE ORGANIQUE

### a) Dans le sol et la litière

Dans le sol, la matière organique est présente en surface et décroît rapidement avec la profondeur. Selon LEMEE (1975), pour un hectare de forêt, en Côte d'Ivoire, "le stock de matière organique est de 70 à 170 tonnes selon les stations dont le tiers à la moitié sont dans les 10 centimètres supérieurs" (photo 63).

En forêt tropicale (42), l'apport organique n'est pas seulement limité à la chute des feuilles, mais aussi à celle du bois. LEMEE (l.c.) récapitule les sources de matière organique : "la matière organique morte formée par la production primaire, se répartit en plusieurs compartiments :

- (1) bois mort sur pied, comprenant les arbres morts debout et les parties mortes des arbres vivants ;
- (2) bois mort tombé au sol (litière ligneuse) ;
- (3) racines mortes
- (4) litière de feuillage et organe de reproduction
- (5) matière organique du sol."

La production de matière organique d'origine racinaire est de 0,6-0,7 tonne par hectare et par an selon l'auteur, et la chute annuelle de litière de feuilles, fleurs et fruits varie de 7 à 9 tonnes par hectare et par an. Ces valeurs, comme celles qui suivent, se rapportent à des poids de matière sèche.

Dans ce même pays africain, BERNHARD (1970) évalue de 7,2 à 13,4 tonnes par hectare et par an la production de litière suivant l'année et l'emplacement de la parcelle. En Guyane française, PUIG (1979) obtient 8,6 tonnes par hectare et par an dont 1 418 kg de bois ; une mesure de litière donne 3 985 kg par hectare. En Amazonie centrale, KLINGE et RODRIGUES

(1968) obtiennent 7,4 tonnes par hectare et par an dont 5,6 tonnes de feuilles et 1,8 tonne autre ; FRANKEN et al. (1979) estiment de 7,8 à 8 tonnes par hectare et par an la litière de petite taille dont 78 % à 84 % de feuilles. En Amazonie du Pará, près de Belém, SILVA et LOBO (1982) présentent des valeurs voisines : 7,3 tonnes par hectare et par an dont 83 % de feuilles.

Le réseau de fines racines est lié à la matière végétale morte comme le souligne LEROY-DEVAL (1974) chez l'okoumé : "Il est toujours orienté vers les emplacements où la couverture morte, constituée par la litière et la couche de la litière ayant subi un début de décomposition est la plus épaisse. Dans les plantations artificielles par exemple, c'est vers les interbandes ou les andins constitués par les débris des travaux de déforestation que se dirige les réseaux superficiels de racines et de radicelles."

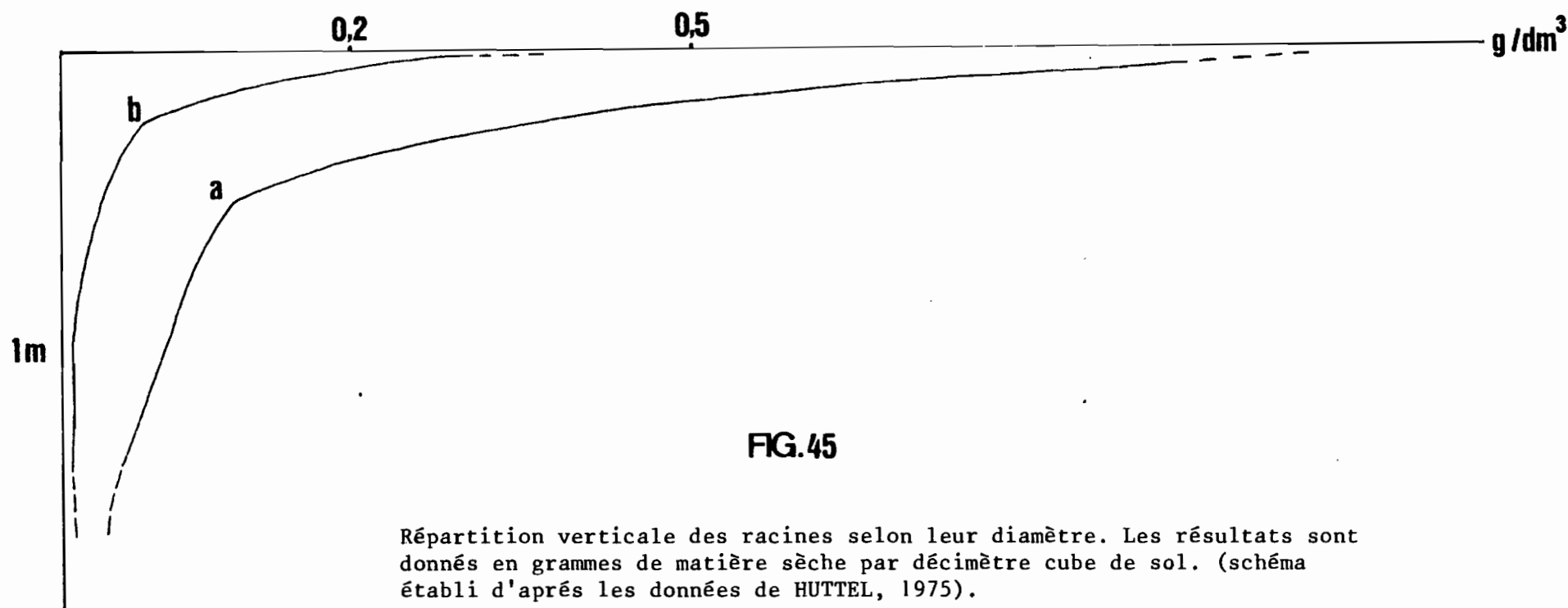
Les travaux sur la biomasse racinaire réalisés par JENIK (1971a), KLINGE (1973a), HUTTEL (1975), HUMBEL (1978), illustrent bien la répartition verticale des racines dans le sol en fonction de leur diamètre (figure 45), et montrent nettement que les chevelus racinaires se répartissent au niveau de la litière et dans les tout premiers centimètres du sol (photo 64).

Une coupe de sol l'indique clairement, de même que le jeu de l'érosion qui enlève le sol des parois de tranchées de route et laisse pendre un tapis de chevelus racinaires densément enchevêtrés (photo 64).

La litière de la forêt est le lieu de densité maximale des racines qui y exploitent la végétation tombée au sol et décomposée. En forêt de climat tempéré, STOUT (1956) montre qu'à chaque nouvelle couche de feuilles tombées annuellement, correspond une nouvelle production de chevelus racinaires.

#### b) Dans la végétation

La production de bois mort sur pied, en estimant qu'elle est de l'ordre de celle du bois vivant, est évaluée par LEMEE (1975) à 4 tonnes par hectare et par an pour les troncs et les branches de plus de 7 cm de diamètre. Lorsque l'arbre meurt sur pied, le bois a amorcé sa décomposition qui le fera casser, il est déjà envahi par les racines (DICKINSON



**FIG.45**

Répartition verticale des racines selon leur diamètre. Les résultats sont donnés en grammes de matière sèche par décimètre cube de sol. (schéma établi d'après les données de HUTTEL, 1975).

L'allure de cette courbe varie en fonction des stations, d'une forêt à l'autre, d'un site topographique à l'autre ; nous avons représenté des valeurs moyennes (a : racines de diamètre supérieur à 10 mm ; b : racine de diamètre inférieur à 2 mm).

et TANNER 1978). Ces racines peuvent provenir d'arbres éloignés ; H. de FORESTA (com. pers.), en Guyane française, a "remonté" une racine, à partir d'une souche, sur plus de 30 m qui l'a conduit au pied d'un grand Ficus.

Lors d'une mesure directe de phytomasse en Amazonie du Pará, nous avons pu constater qu'un tronc sur quatre, en moyenne, de diamètre supérieur à 0,6 mètre est creux et intérieurement envahi de racines qui peuvent parfois grimper jusqu'à une quinzaine de mètres de haut et dont l'existence n'est pas soupçonnée (photo 65). Les racines qui pénètrent ces troncs, dans les quelques cas où nous les avons suivies, proviennent d'arbres voisins. Cependant, en Guyane française, avec H. de FORESTA, nous avons rencontré un Eperua falcata coupé dont le tronc creux était envahi de racines. Après avoir fendu le tronc jusqu'à la fourche, sur 16m de long, nous avons constaté que ces racines étaient produites à partir des branches de l'arbre et descendaient dans le tronc, en se ramifiant, jusqu'au sol. Le tronc creusé par l'activité des termites qui étaient alors installées à l'intérieur des branches maîtresses, au-delà de la fourche, était rempli d'une terre organique exploitée par une multitude de fines racines de l'espèce, aisément identifiables par leurs nombreux nodules (photos 66 et 67).

Un arbre âgé supporte de nombreux lichens, mousses et algues, mais aussi des "plantes grimpantes" (Araceae, Cyclanthaceae, etc...), des épiphytes (Orchidaceae, Bromeliaceae, etc...) dont les racines "labourent" l'écorce et la transforment en un véritable terreau (selon l'expression de SCHNELL 1971) secondairement exploité par celles qui proviennent de la litière et montent le long des troncs (photos 68 et 69).

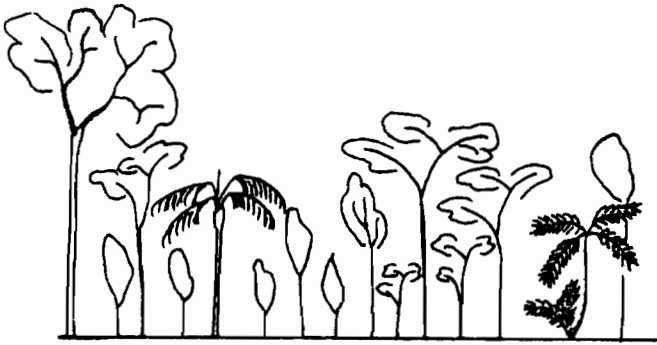
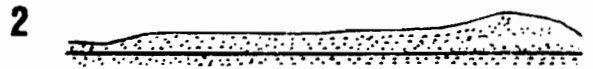
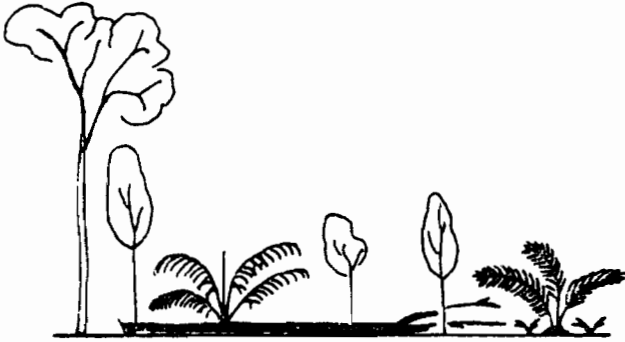
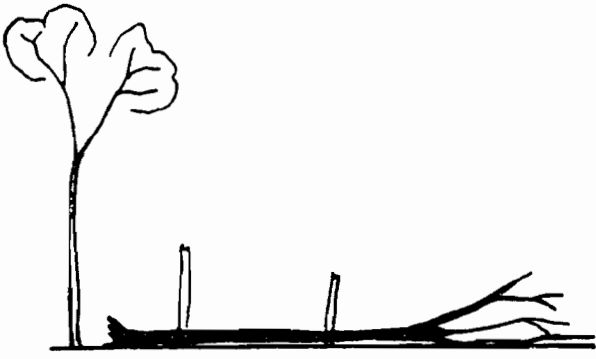
Dans la couronne de l'arbre, à partir des réitérations, sont produites les "canopy roots" sous les manchons d'épiphytes (NADKARNI 1981).

Les palmiers acaules d'Amazonie centrale et de Guyane française (de GRANVILLE 1977) accumulent les feuilles mortes, jusqu'à 1m de haut, entre les pétioles de leurs grandes feuilles pennées : cette litière est envahie par les racines des arbres voisins (photos 70 et 71). Lors de la collecte de ces palmiers, nous avons constaté que les fruits avortés d'une infrutescence de Attalea spectabilis étaient déjà enlacés de fines racines (photo 72), alors même que les fruits viables n'avaient pas terminé leur maturation.

FIGURE 46.-

Evolution de l'espace exploité par les racines durant le cycle  
sylvigénétique

1. Formation du chablis. L'ensemble infrastructural (ensemble des méristèmes racinaires) est surtout concentré au niveau du sol et de la litière.
2. Amorce de la cicatrisation du chablis. Les bois en décomposition sont envahis par les méristèmes racinaires. L'ensemble infrastructural est concentré dans le sol, la litière et les bois morts, avec une concentration forte dans les premiers 50 cm au-dessus du sol.
3. La trouée est cicatrisée. Les axes racinaires fins exploitent surtout la petite litière et commencent à envahir les écorces des troncs, les bases des palmiers acaules qui se sont développés et recueillent maintenant les feuilles mortes...
4. L'architecture forestière est totalement réalisée. Les méristèmes racinaires montent dans la végétation : les arbres les plus âgés sont envahis par les racines au niveau des écorces et dans les cavités des troncs creusés par les xylophages ; les palmiers arborescents qui ont participé à la cicatrisation dépérissent, leur stipe persiste dressé et subit l'invasion racinaire qui active leur décomposition. Sur les branches des arbres, les épiphytes qui se sont installés produisent également des racines. Les branches réitérées envoient des racines sous les manchons d'épiphytes.



35m \_

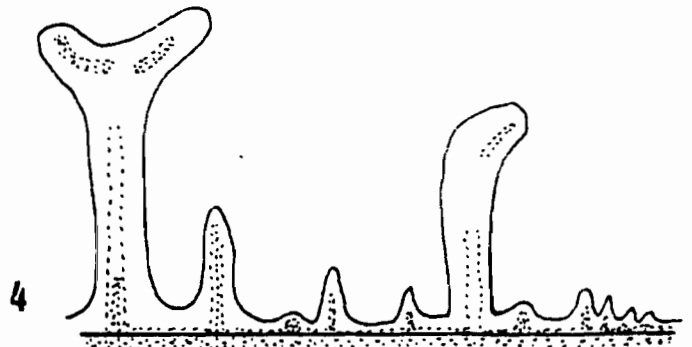
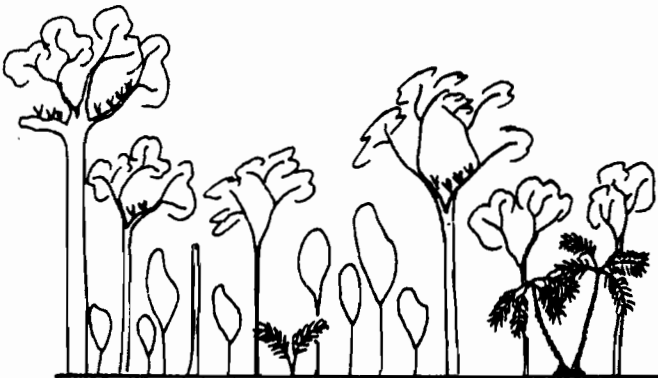


FIG. 46

FIGURE 47.-

L'espace exploité par les racines dans une forêt tropicale humide.

Les tout premiers centimètres du sol, la litière, les bois tombés, les souches, les termitières, la base des palmiers collecteurs de feuilles mortes, mais aussi les écorces, les troncs des vieux arbres encore en place, les manchons d'épiphytes également envahis par les racines produites à la base des branches réitérées des arbres, etc... : l'espace racinaire est complexe ; toute accumulation de matière végétale morte, qu'elle soit à l'intérieur d'un tronc ou sur une branche, piégée dans un réseau de lianes et suspendue, ou enfouie à plus de 1m dans le sol, sera exploitée.

(T = Termitière).

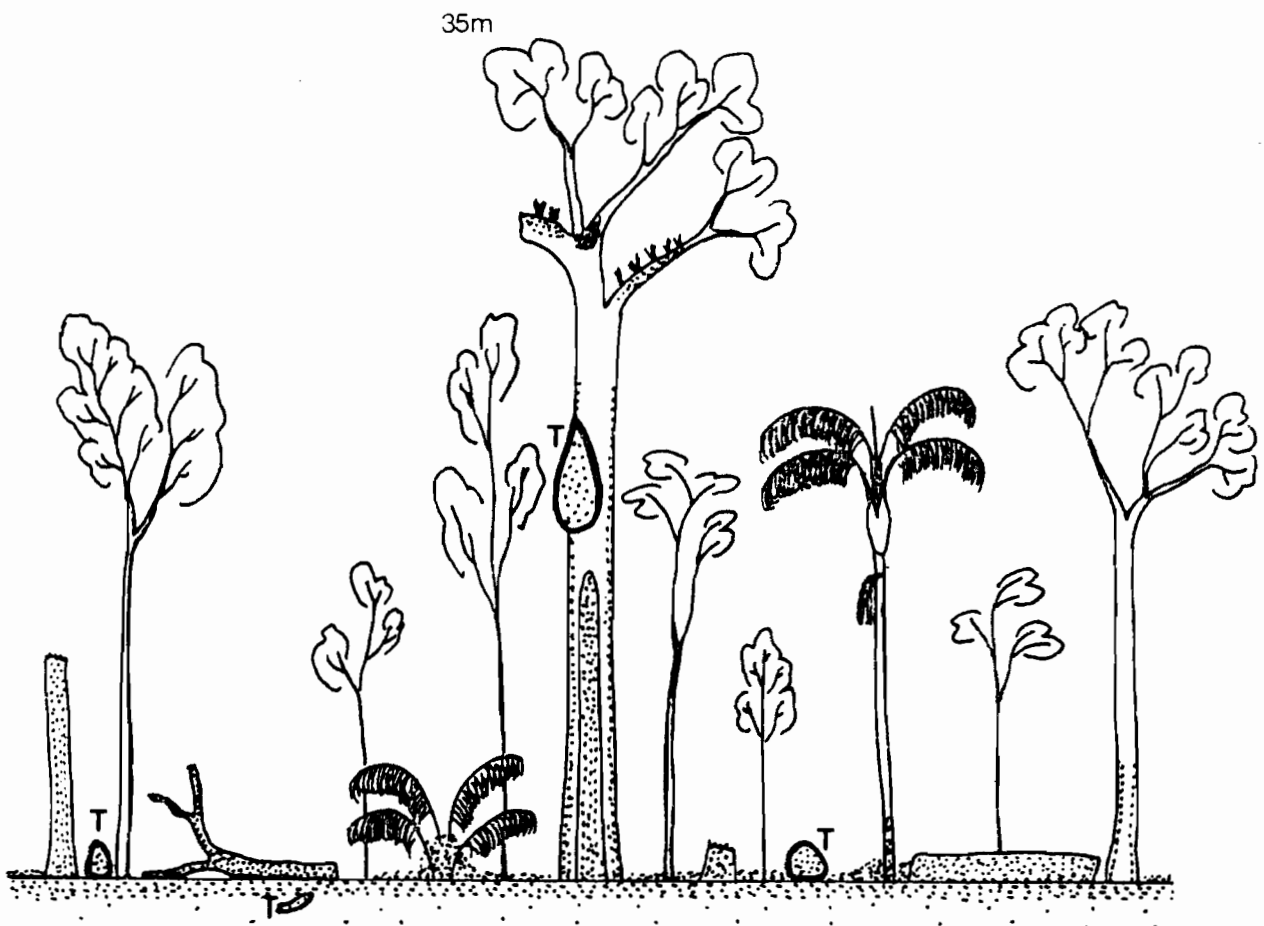


FIG. 47

Les palmiers du sous-bois qui élaborent un tronc sont également exploités par les racines des plantes voisines, le cas est fréquent chez les espèces qui conservent les gaines foliaires sur le tronc après déhiscence de la feuille (photos 73 et 74).

#### c) Les animaux et l'exploitation racinaire

Les productions racinaires, principalement celles des termites et des vers, constituent d'importants centres d'exploitation racinaire (photo 75). MALDAGUE (1970), au Zaïre, dénombre 105 termitières sur 1 200 m<sup>2</sup> représentant un poids de 16 tonnes par hectare dont 2,6 tonnes de matière organique. HUTTEL et BERNHARD-REVERSAT (1975) dénombrent 750 termitières par hectare en forêt du Banco, en Côte d'Ivoire. WOOD et al. (1982), illustrent leur répartition dans une forêt galerie où, selon les espèces, elles se situent dans le sol, au niveau de la litière, à la base des troncs, sur les troncs, sur les branches jusque dans la voûte de la végétation. MATSUMOTO (in UNESCO 1979) a calculé qu'elles consomment 1/3 de l'apport annuel de la litière. Les turricules de vers, selon HUTTEL et BERNHARD-REVERSAT (1975), représentent 26 tonnes par hectare, dont 1,2 tonne de matière organique en forêt du Banco.

Le rôle des microarthropodes est souligné par ces auteurs et plus largement par MAGDE (1975), BERNHARD-REVERSAT (1972), BACHELIER (1973), FITTKAU et KLINGE (1973), GOLLEY et al. (1975) (43).

L'assimilation racinaire nécessite de l'oxygène (KRAMER 1956) on conçoit l'importance de cette faune qui va initier l'activité racinaire par l'aération du sol et l'accumulation de matière organique.

#### d) Matière organique et cycle sylvigénétique

L'espace exploité par les racines varie en fonction du développement de la parcelle de forêt : les racines envahissent l'arbre au cours de son vieillissement, tout d'abord l'écorce, puis le tronc à la suite des attaques des xylophages. L'ensemble du passé fait progressivement partie de la rhizosphère, comme l'a écrit OLDEMAN (1974a) : "La décomposition d'un arbre mort rapproche de plus en plus le substrat aérien des épiphytes d'un sol classique, accessible aussi bien aux racines d'épiphytes qu'à celles des végétaux forestiers terrestres qui l'entourent."

Lorsque l'arbre se cassera, le bois tombé au sol, déjà sillonné de racines, sera exploité par les arbres de l'ensemble d'avenir dont les espèces pionnières qui cicatrisent le chablis (photos 76 et 77). L'espace occupé par les méristèmes racinaires deviendra alors superficiel. Enfin, lorsque les arbres s'épanouiront et amorceront leur vieillissement, l'espace exploité montera dans la forêt (figure 46).

Quand des arbres en pleine vigueur sont déracinés par le vent, le bois tombé au sol n'est ni décomposé, ni envahi par des racines. Il ne constitue alors pas un stock de matière organique exploitable pour les arbres cicatriciels. On peut supposer, dans ce cas, que le temps de cicatrisation du chablis sera plus long.

#### e) En conclusion

Cette revue des zones d'exploitation racinaire montre que la rhizosphère n'est pas uniquement dans le sol, mais aussi à sa surface et dans la végétation (figure 47). En fait, les racines rencontrées dans le sol au-delà de 50 centimètres de profondeur sont surtout des axes ligneux s'enfonçant pour drainer l'eau des horizons plus profonds.

### LES AXES RACINAIRES ET LEURS FONCTIONS

#### 1. MACRORHIZES ET BRACHYRHIZES

Les systèmes racinaires des plantes ligneuses sont constituées de deux types d'axes qui ont donné lieu à diverses tentatives de classification récapitulées par KUBIKOVA (1967) : "feeding roots" et "anchorage roots" ou "short roots" et "long roots", ou encore "feeding roots" et "pioneer roots". L'auteur définit l'hétérorhizie : "heterorhizis of woody plants is the ability of root system to form two qualitatively types of end roots : macrorrhizae and brachyrrhizae." Ces deux termes ont été proposés par JENIK et SEN (1964) (photo 78).

Les macrorhizes, ou "woody roots" de LYFORD et WILSON (1964), sont des racines de croissance importante qui étendent la rhizosphère. Leur anatomie est caractérisée par un grand nombre de pôles ligneux,

un cambium actif et la présence de moelle. L'apex de ces racines est constitué de nombreuses couches cellulaires, la coiffe est bien individualisée.

Les macrorhizes ne se transforment jamais en mycorhizes endotrophes ou ectotrophes, mais peuvent cependant être localement infestés de champignons.

Dans le processus d'enracinement, ces macrorhizes jouent deux rôles bien différents :

- en tant qu'axe primaire à géotropisme positif, leur fonction est d'établir le système plagiotrope ; ils représentent alors ce que nous avons appelé "l'état orthotrope" (KAHN 1977).
- en tant qu'axe secondaire, d'orientation de croissance généralement horizontale ou oblique, leur fonction est d'explorer l'espace et de produire les chevelus racinaires dans les sites exploitables ; ces axes dont le rôle explorateur est voué à l'exploitation du milieu représentent "l'état plagiotrope". Cet état se caractérise par la direction de croissance généralement horizontale qui correspond en fait à la polarité du milieu et qui changera avec elle : ces racines prennent une direction de croissance verticale lorsqu'elles grimpent à l'intérieur des troncs.

Au plan morphogénétique, le méristème de l'axe primaire, orthotrope, commande la direction de croissance horizontale des axes secondaires chez la jeune plante ; sa destruction entraîne son remplacement par des méristèmes orthotropes de même nature. Une analyse extrêmement précise de ce déterminisme a été conduite par DYANAT-NEJAD (1968, 1970, 1971) chez la "plantule" de Theobroma cacao et poussé au niveau de la différenciation tissulaire par DYANAT-NEJAD et NEVILLE (1972a, 1972b, 1973). Ce phénomène est bien connu et exploité depuis longtemps par les forestiers, pépiniéristes, etc... afin de faciliter l'enracinement de jeunes plantes. Il a été décrit chez Chlorophora excelsa (MENSAH et JENIK 1968), chez Atroxima liberica (CREMERS 1973), Eucalyptus camaldulensis (POUPON 1972 ; RIEDACKER 1973), Araucaria rulei (VEILLON 1980), Quercus ilex (BEISSALAH 1982), etc...

Les brachyrhizes, ou "non woody roots" de LYFORD et WILSON (1964), sont des racines minces de quelques millimètres de diamètre, à croissance réduite ne dépassant pas quelques centimètres en longueur ; elles n'interviennent pas dans la constitution de la charpente racinaire. Au contraire des macrorrhizes, leur anatomie est essentiellement primaire (absence de cambium), caractérisée par un nombre peu élevé de pôles ligneux, un cortex bien développé, une absence de moelle. Selon KUBIKOVA (1967), leur durée de vie s'étend de quelques jours à plusieurs années. La brachyrhize se transforme le plus souvent en mycorhize ectotrophe ou endotrophe.

La distinction entre ces deux types de racines n'est pas toujours aussi nette : ainsi, JENIK et MENSAH (1967) définissent des macrorrhizes et brachyrhizes chez Afzelia africana mais aussi des axes intermédiaires qu'ils qualifient de "slightly elongated brachyrrhizae in transition into macrorrhizae." JENIK (1965, 1971b) distingue des macrorrhizes et microrrhizes (brachyrhizes ?) chez Anthocleista nobilis ; cette distinction est nette chez Aeschynomene elaphroxylon selon JENIK et KUBILOVA (1969).

A vrai dire, très peu de plantes tropicales ont été observées sous cet angle.

Au plan morphogénétique, les relations entre l'apex du macrorrhize et la production latérale des brachyrhizes n'ont pas donné lieu à des expérimentations fines telles qu'elles ont été conduites pour la racine orthotrope. Chez Acer rubrum, LYFORD et WILSON (1964) constatent d'une part que les brachyrhizes (non woody roots) sont produits immédiatement derrière l'apex du macrorrhize (woody root), alors que les macrorrhizes d'ordre supérieur ne sont initiés que bien plus loin en arrière de cet apex, et d'autre part qu'après traumatisme de l'apex du macrorrhize, ce ne sont plus des brachyrhizes qui sont initiés immédiatement derrière lui, mais des macrorrhizes de remplacement. Ils montrent ainsi qu'il existe un système de corrélations morphogénétiques entre le méristème apical du macrorrhize plagiotrope et les méristèmes des brachyrhizes.

Les brachyrhizes constituent les chevelus racinaires et, si la distinction entre brachyrhizes et macrorrhizes n'est pas toujours nette, il est indéniable que ces systèmes d'axes que sont les chevelus racinaires se situent au sommet de la hiérarchie plagiotrope au même titre que

les feuilles dans le système aérien. Les brachyrhizes sont spécialisés dans l'absorption (LYFORD et WILSON 1964 ; KUBIKOVA 1967), et, sans distinguer des types d'axes racinaires, c'est néanmoins au niveau le plus fin que ZIMMERMAN et BROWN (1971) situent l'absorption essentielle : "actively growing, succulent root tips, including either root hair zone or the mycorrhizal associations common to most woody plants constitute zone on active uptake and accumulation."

## 2. LE CHEVELU RACINAIRE ET LA FEUILLE

Cette hiérarchie plagiotrope nous a conduit à tenter une analogie entre le chevelu racinaire et la feuille (KAHN 1975), ces deux entités présentant le plus haut degré de différenciation plagiotrope et accomplissant, toutes deux, une fonction d'assimilation et de recombinaison énergétique.

Les brachyrhizes se rapprochent des feuilles par les points suivants :

- la fonction assimilatrice
- l'absence de cambium ou son faible développement et une anatomie simplifiée
- un haut degré de ramification
- un programme d'apparition à l'apex des macrorhizes : selon LYFORD et WILSON (1964), les brachyrhizes (non woody roots) sont normalement initiés immédiatement derrière l'apex du macrorhize
- une vie courte
- et une disposition qui, chez les Dicotylédones, tend à être distique.

Les brachyrhizes d'un même réseau de ramification tendent en effet à se disposer selon un plan, généralement en fonction du substrat exploité à la surface des feuilles, plaqués entre l'écorce et le bois des arbres morts... Chez les palmiers par contre, les fines racines se disposent perpendiculairement à l'axe mère à partir de différentes génératrices et se distribuent selon un volume (WRIGHT 1951 ; FREMOND et ORGIAS 1952 ; de GRANVILLE 1974).

Cette analogie est encore plus forte chez les Gymnospermes : les brachyrhizes correspondent alors au rameau court que EDELIN (1977) définit comme "un axe ou un système d'axes à croissance limitée, responsable de l'assimilation chlorophyllienne et porteur de la sexualité, caduc ou non". Et l'auteur (1981) de conclure : "c'est à eux que sont dévolues les fonctions assimilatrices et reproductrices ; ils ont donc la responsabilité d'assurer l'exploitation du milieu, par opposition aux autres axes qui en assurent l'exploration."

### 3. PNEUMATOPHORES ET CONTREFORTS

De même que pour l'appareil aérien, l'appareil racinaire se distinguera alors en axes conducteurs (les macrorhizes) et en axes assimilateurs (les brachyrhizes). Dans le cadre de cette symétrie fonctionnelle de la plante, nous développerons la signification trophique de deux réalisations racinaires fréquentes en forêt tropicale : les pneumatophores et les contreforts.

#### a) Les pneumatophores

Pour SCHNELL (1970) "les racines aérifères ou pneumatophores sont des ramifications de l'appareil racinaire qui s'élèvent sur la surface du sol et se développent plus ou moins à l'air libre." Ces complexes racinaires ont donné lieu à une vaste terminologie discutée par JENIK (1970a). OGURA (1940a et b), CORNER (1978) soulignent leur grande variété morphologique. Ces racines développent deux stratégies qui nous paraissent essentielles :

- Les pneumatophores verticaux, racines à géotropisme négatif qui restent érigées au-dessus de la surface du sol ; c'est le cas de Avicennia nitida (TROLL 1941 ; CHAPMAN 1944), Laguncularia racemosa (JENIK 1970a), Xylocarpus staudtii (JENIK 1967 ; 1970b), Anthocleista nobilis (JENIK 1971b), de nombreux palmiers (CORNER 1966 ; de GRANVILLE 1974), de plusieurs espèces du genre Pandanus (SCHOUTE 1909), etc...
- Les pneumatophores en arceaux : il s'agit de pneumatophores à croissance illimitée qui, après inversion de leur géotropisme négatif, regagnent le sol ; ils sont en particulier produits chez Mitragyna stipulosa (Mac CARTHY 1962), Eschweilera sp. (OLDEMAN 1971), Symphonia globulifera (KAHN 1977), etc...

Le rôle respiratoire du pneumatophore est démontré par les travaux de TROLL et DRAGENDORFF (1931), de CHAPMAN (1944), de SCHOLANDER et al. (1955).

Qu'il soit dressé ou en arceau, le pneumatophore présente toujours une partie aérienne. Il croît en fonction du niveau de l'eau comme l'a montré Mac CARTHY (1962). La partie aérienne du macrorhize est couverte de nombreuses lenticelles, l'anatomie est caractérisée par un tissu lacunaire ; la partie souterraine produit de nombreux chevelus racinaires.

L'absorption racinaire nécessite un apport d'oxygène (KRAMER 1956). Le pneumatophore apparaît alors comme un organe constitué d'un macrorhize spécialisé pour capter et stocker l'air, - par son géotropisme négatif qui lui permet de sortir du sol et de l'eau, par ses lenticelles et son tissu lacunaire -, et de brachyrhizes spécialisés dans l'absorption qui reçoivent l'oxygène nécessaire du macrorhize. Le pneumatophore représente un système hautement différencié spécialisé dans l'exploitation des zones hydromorphes. Cet ensemble fonctionnel de macrorhizes et de brachyrhizes constitue un véritable organe racinaire, comme l'a suggéré OLDEMAN (1971), qui marque une nouvelle étape dans la différenciation de "l'état plagiotrope".

#### b) Les contreforts

"Les contreforts et empattements de la base des troncs, plus ou moins accusés dans les régions tropicales, existent dans toutes les régions du globe" (WILDEMAN 1930) ; CHEVALIER (1933) en décrit chez les épicéas du Jura. Néanmoins, comme le souligne FAYLE (1968), "a round uniform production of wood in the root is the exception rather than the rule particularly where roots join into the base of the tree...", et les contreforts caractérisent surtout de nombreux arbres tropicaux ; ils permettent d'ailleurs, par leur forme, l'identification des espèces (CHIPP 1922 ; LETOUZEY 1969).

Les contreforts correspondent à la confluence sur le tronc des principaux axes racinaires et représentent le symétrique de l'insertion des principales branches maîtresses ; notons d'ailleurs, chez Ceiba

pentandra, la formation de "contreforts de branches". Cette correspondance entre l'insertion des branches maîtresses sur le tronc et celle des racines dépasse la simple analogie de symétrie.

De nombreux travaux limitent le rôle du contrefort au maintien de l'arbre et s'efforcent de le démontrer : les contreforts jouent certes un rôle dans la sustentation de l'arbre (SENN 1923 ; NAVEZ 1930 ; HENWOOD 1973 ; BAKER 1973), cependant que DAVIS et RICHARDS (1933), en Guyane britannique, n'observent pas de relation entre la disposition des contreforts et la direction constante du vent. Le rôle mécanique joué par les contreforts paraît en fait bien être identique à celui joué par les bases des racines cylindriques des arbres qui en sont dépourvus, comme l'illustre JENIK (1971c) chez Entandrophragma angolense. Récemment FISHER (1982) montre que la structure du bois du type "reaction wood" ("gelatinous fiber in place of normal wood fiber") liée à l'élasticité du bois n'est pas caractéristique des arbres à contreforts, alors que ZIMMERMANN et al. (1971) prouvent l'existence de "tension wood" chez Ficus benamina dépourvu de véritables contreforts. Par ailleurs, CHALK et AKPALU (1963) soulignent la faible intensité des courants latéraux de sève dans la zone de la base du tronc chez les arbres à contreforts. La base du tronc en forme de cône renversé (FRANCIS 1924 ; RICHARDS 1952) dont l'épaississement semble limité imposera une croissance en hauteur à la racine au fur et à mesure que le débit de sève brute augmentera (PETCH 1930). Ce développement du contrefort se produira lors de l'accroissement de la rhizosphère, par réitérations du système plagiotrope (cf. Chapitre 9) qui correspondra aux réitérations par vagues successives du système aérien élaborant les branches maîtresses de l'arbre.

Si les contreforts exercent un rôle dans la sustentation de l'arbre comme l'indiquent de nombreux travaux, ce n'est pas là leur signification biologique réelle (44).

Photo 63 : La couche de matière végétale en décomposition est nettement limitée à la zone superficielle du sol.

Photo 64 : Le tapis racinaire en forêt de Tai.

" 64' : Le long de la piste Manaus-Boa Vista. Le tapis racinaire forestier déborde et pend sur la paroi de la tranchée.

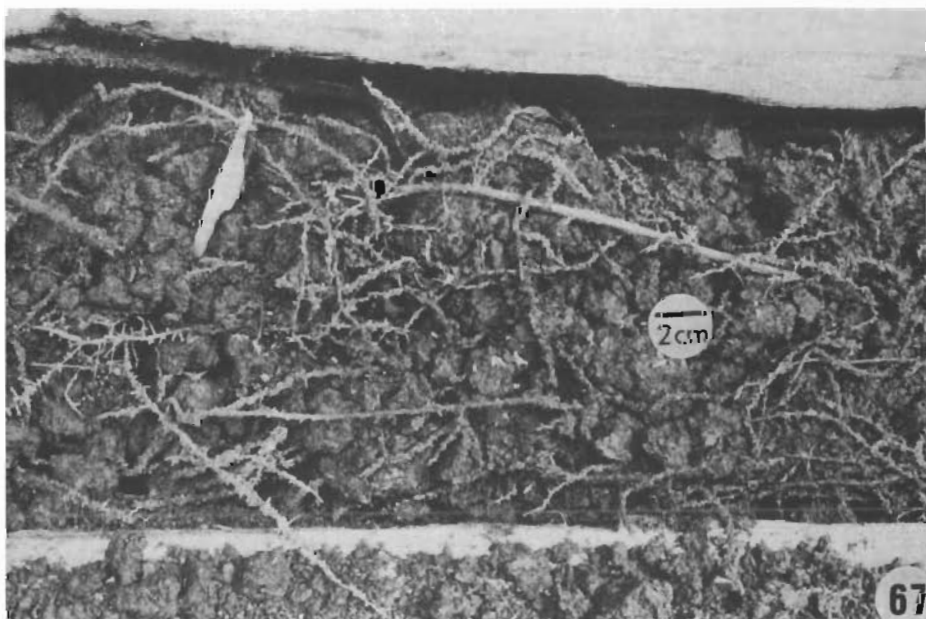
Photo 65 : Un tronc creux envahi par les racines qui grimpent sur plusieurs mètres. De tels troncs creux sont fréquents chez les arbres de fort diamètre.

Photos 66 et 67 : Cet Eperua falcata produit, à partir de la première fourche, une racine qui s'enfonce dans le tronc creux rempli d'un dense terreau et s'y ramifie en axes principaux et en fines racines bien reconnaissables par leurs nodules. (Ce cas tout à fait singulier, mais sans doute plus fréquent qu'on ne l'imagine, a été décrit en collaboration avec H. de FORESTA ; Guyane française, piste de Ste Elie).

Photo 68 : Abondance des chevelus racinaires à la base d'un tronc qui remontent par l'écorce.

Photo 69 : Un site d'exploitation racinaire, entre les racines d'une Cyclanthaceae épiphyte, 2m au-dessus du sol.







Palmiers collecteurs de litière

Photo 70 : Attalea attaleoides, Amazonie centrale (cf. p 169).

Photo 71 : Bactris raphidacantha, Guyane française

Photo 72 : Infrutescence d'un palmier acaule, Attalea spectabilis (cf. p. 171 ). Les fruits avortés sont exploités par de fines racines.

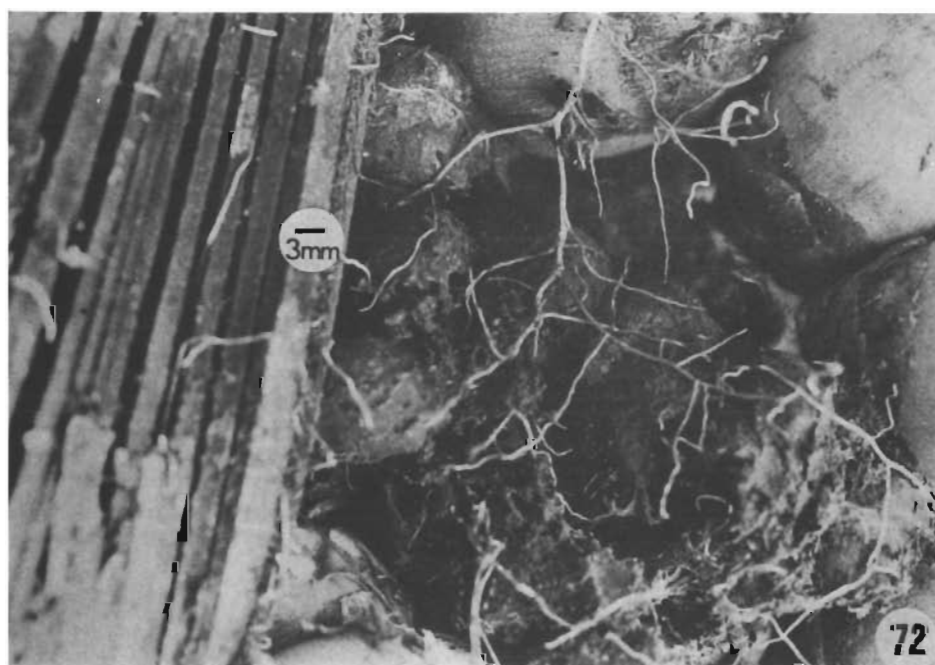
Photos 73 et 74 : Astrocaryum sciophilum, Guyane française (Saül). Une racine monte du sol pour pénétrer le manchon des gaines foliaires mortes qui persistent sur le tronc. Cette racine a-t-elle colonisé le palmier avant qu'il élabore le tronc, ou a-t-elle grimpé secondairement ? Son aspect, sa disposition presque perpendiculaire au sol, parallèle au stipe, nous font pencher pour la première solution.

Photo 75 : Termitière abandonnée envahie par des racines.

Photo 76 : Les arbres pionniers qui cicatrisent les chablis bénéficient de l'accumulation de matière organique provenant de l'arbre mort. Ainsi ces deux Cecropia ont produit de nombreuses racines échasses qui exploitent le bois en décomposition de l'arbre tombé (Amazonie du pará, zone 7).

Photo 77 : Un Ficus a monopolisé un tronc tombé en décomposition.



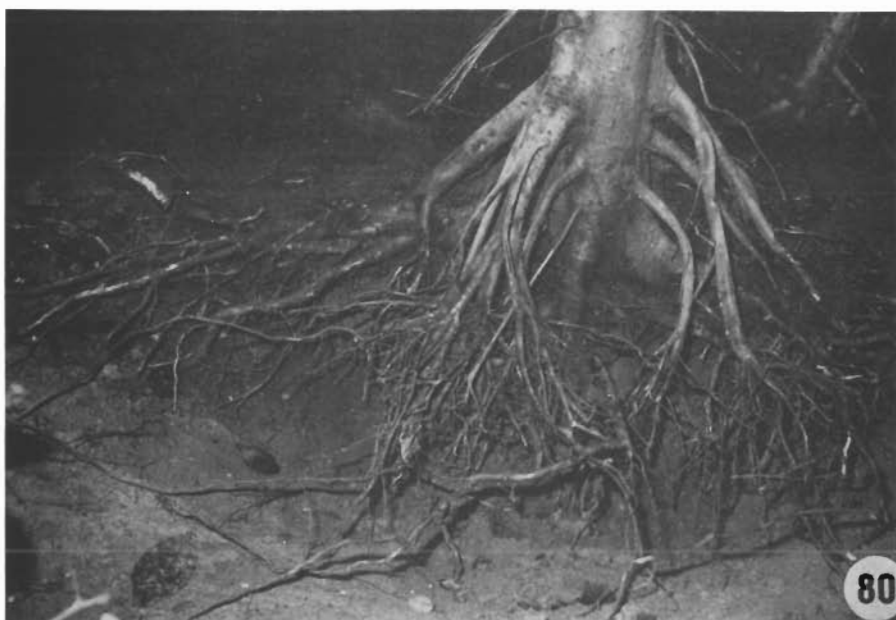
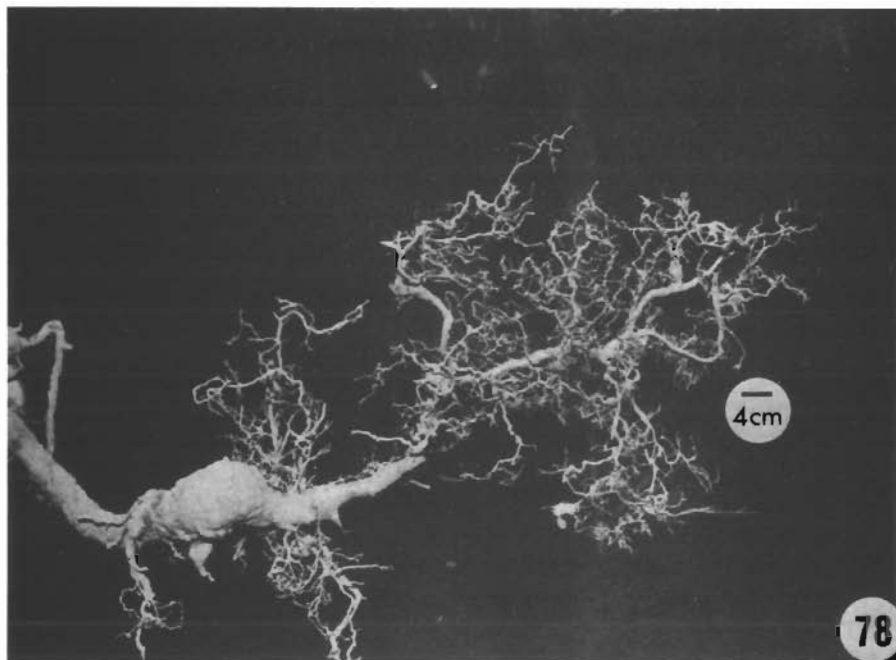




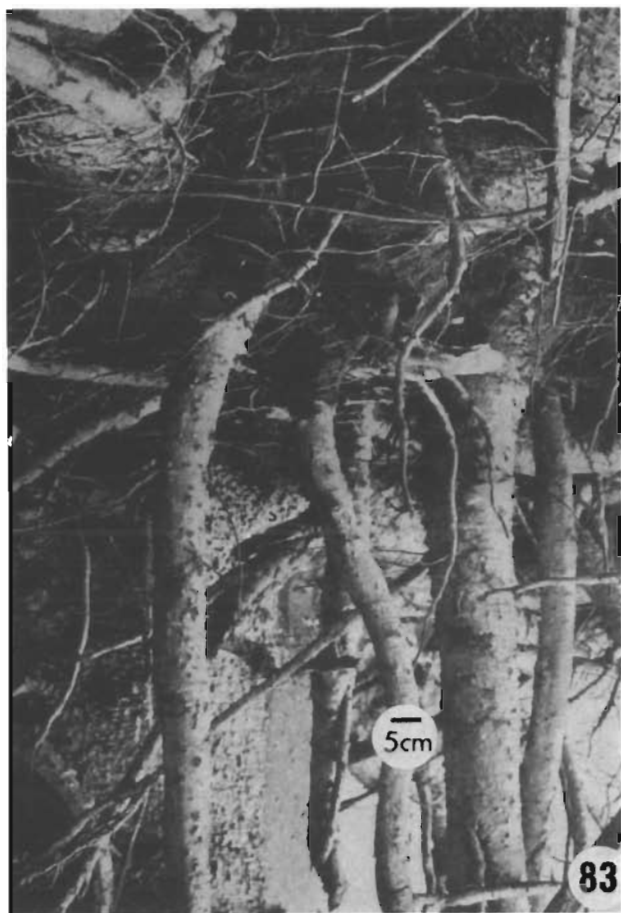


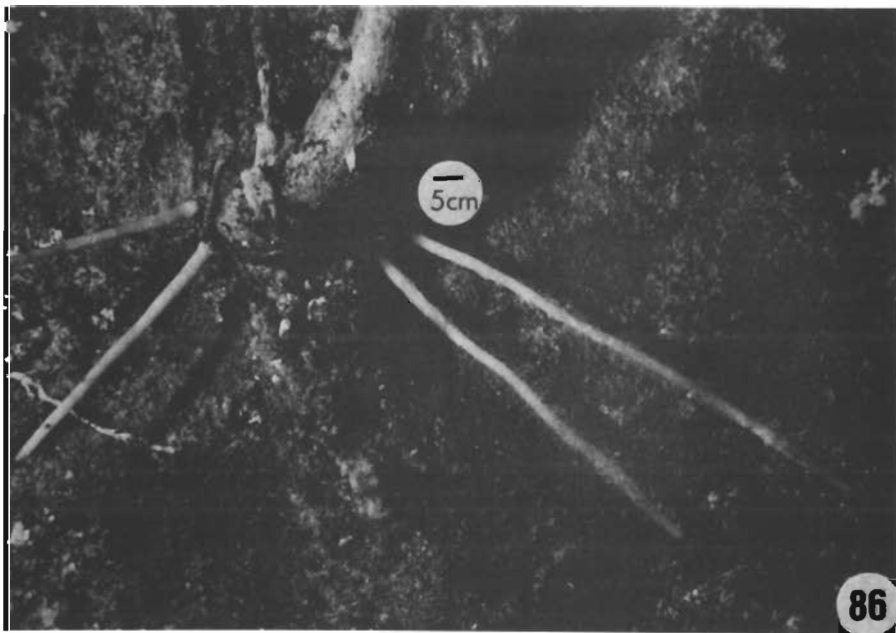
- Photo 78 : Macrorhizes et brachyrhizes chez Corynanthe pachyceras (forêt de Tai, Côte d'Ivoire).
- Photo 79 : Racines de palétuvier (Rhizophora mangle), Guyane française.
- Photo 80 : Système racinaire de type mixte chez Macaranga hurifolia dans une végétation pionnière, 7 ans après l'abandon du champ (région de Tai, Côte d'Ivoire).
- Photo 81 : Jeune pied de Corynanthe pachyceras (1,5m de haut) dont le système racinaire de type primaire témoigne de l'agressivité du milieu (forêt de Tai, Côte d'Ivoire).
- Photo 82 : Système racinaire de type primaire chez Diospyros mannii. L'arbre est encore jeune (6m de haut) : le pivot est déjà bien formé, le système plagiotrope est réduit à un verticille de macrorhizes encore peu développés.
- Photo 83 : Production de macrorhizes à géotropisme positif à la face inférieure des contreforts d'un Ceiba pentandra, le "fromager", ici déraciné (Côte d'Ivoire). Une multitude de telles racines s'enfoncent verticalement dans le sol à la recherche de l'eau. La photo est disposée selon le sens vertical ; sur la gauche, on notera le fort pivot de l'arbre.
- Photo 84 : Astrocaryum paramaca, palmier collecteur de litière dont la base est réquisitionnée par la racine échasse d'un Cecropia obtusa, situé à 1.5m qui s'y rend sans détour (Guyane française Saül).
- Photo 85 : Production occasionnelle de racines à partir du tronc chez cette Chrysobalanaceae du genre Licania (Amazonie du Pará, zone 1). Ces racines vont directement envahir le bois tombé au pied de l'arbre.
- Photo 86 : Cette réitération issue du tronc d'un Hura crepitans, située à 2m au-dessus du sol, produit ses premières racines (Guyane française, Saül).











## CHAPITRE 9

### ARCHITECTURE ET DYNAMIQUE SPATIALE RACINAIRE

Les travaux définissant l'architecture des parties aériennes des plantes (HALLE et OLDEMAN 1970 ; OLDEMAN 1974a ; HALLE et al. 1978) marquent deux étapes.

- celle du modèle architectural qui prend en compte la direction de croissance des axes, leur phyllotaxie, leur croissance rythmique ou arythmique, la position latérale ou terminale des inflorescences ;
- celle de la réitération adaptative de ce modèle en fonction des facteurs écologiques, essentiellement de la lumière.

Nous suivrons le chemin tracé par ces auteurs, pour cette fois, aborder l'architecture racinaire. Dans un premier temps, nous définirons des catégories architecturales ou types de systèmes racinaires ; dans un second temps, nous analyserons le développement du système racinaire en fonction du substrat exploitable dont la distribution a été précédemment décrite.

#### LE CHAMP d'UNE ETUDE ARCHITECTURALE DES SYSTEMES RACINAIRES

Une première approche architecturale des systèmes racinaires des plantes ligneuses tropicales nous a conduit à définir trois types selon l'agencement et la production des axes racinaires (KAHN 1977) :

- 1) Le type primaire : un axe orthotrope racinaire élabore un système plagiotrope (figure 48A).
- 2) Le type mixte : tendance à la résorption du système primaire et développement d'un système secondaire issu de tige. Ce type présente deux phases d'initiation plagiotrope : l'une à partir d'un axe orthotrope racinaire, l'autre à partir d'un axe orthotrope caulinaire (figure 48B).

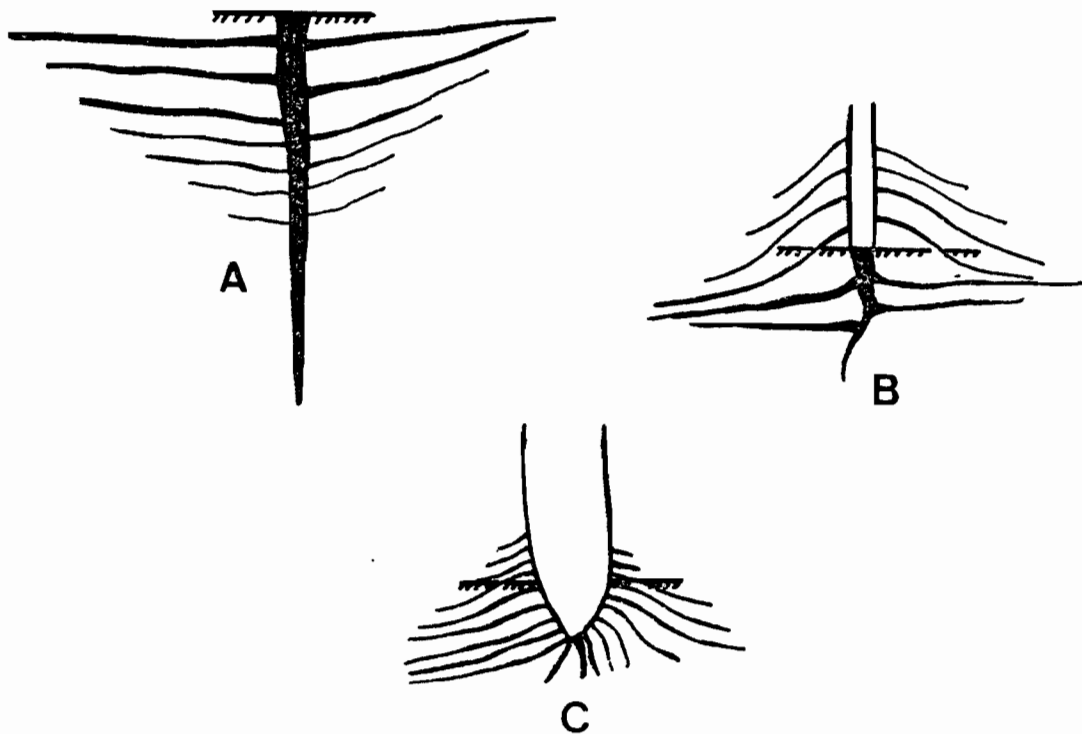


FIG. 48

Les trois types de systèmes racinaires chez les plantes ligneuses.

- A - Le type primaire : un axe racinaire primaire orthotrope élabore le système latéral plagiotrope.
- B - Le système mixte : le développement et la production en racines plagiotropes de l'axe racinaire primaire sont réduits, la mise en place du système plagiotrope est secondairement assurée par la tige.
- C - Le type secondaire : le système racinaire plagiotrope est totalement produit à partir de la tige, secondairement, après l'avortement d'un système primaire éphémère qui n'intervient pas dans la dynamique d'enracinement.

Le concept de racines-échasses ne recouvre pas exactement celui de système racinaire de type mixte. Les Monocotylédones, en particulier, qui produisent de nombreuses racines échasses comme les Pandanus, quelques palmiers amazoniens du genre Iriarteia (Socratea) (BOUILLENNE 1924 ; KAHN 1977 ; BODLEY et BENSON 1980) ou asiatiques comme Eugeissonia minor, Areca vestiara, Nenga gajah et Verschaffeltia splendida (DRANSFIELD 1978), présentent un système racinaire secondaire totalement issu de tige. Chez les Dicotylédones, les deux concepts se recouvrent ; chez de rares espèces des genres Rhizophora et Bruguiera, Avicennia nitida, l'axe primaire dégénère précocement, le système racinaire plagiotrope est alors essentiellement produit par la tige. Le genre Rhizophora a été l'objet de nombreuses études (PITOT 1958 ; ATTMS et CREMERS 1967 ; GILL et TOMLINSON 1969, 1971) (photo 79). Le degré de résorption du système primaire varie d'ailleurs selon les espèces : chez le Macaranga hurifolia (photo 80), la production de racines échasses est tardive et n'a lieu qu'après une ou deux années ; chez les Cecropia, elle est précoce, les premières racines issues de la tige sont produites très tôt après la germination.

JENIK (1973) compte cinq familles avec au moins trois genres dont certaines espèces produisent des racines échasses : Euphorbiaceae, Guttiferae, Moraceae, Myristicaceae, Sapotaceae.

L'auteur propose une classification des systèmes racinaires "aériens" selon dix modèles physiologiques (figure 49). Ces modèles s'appliquent à des plantes qui produisent toujours des racines-échasses comme le "modèle Uapaca" et le "modèle Rhizophora" ; chez ces deux modèles qui sont distingués par la physiologie des édifices racinaires réalisés, il y a bien une séquence d'apparition acropète des axes racinaires aériens. D'autres modèles considèrent des plantes qui produisent occasionnellement des racines à partir du tronc comme le "modèle Afrosersalisia" et le "modèle Protomegabaria" ; il s'agit alors de réitérations racinaires issues du tronc chez des espèces dont le système racinaire est du type primaire. Ces modèles tiennent compte en fait de facteurs physiologiques et de facteurs architecturaux qu'ils ne dissocient cependant pas (45).

FIGURE 49.-

Quelques-uns des modèles racinaires aériens définis par JENIK (1973)

- A. Modèle Afrosersalisia
- B. Modèle Protomegabaria
- C. Modèle Uapaca
- D. Modèle Rhizophora
- E. Modèle Ficus benghalensis

Seuls les modèles C et D correspondent à une production constante de racines à partir d'un axe caulinaire.

Chez les modèles A et B, la production est occasionnelle et résulte le plus souvent d'un traumatisme, comme le souligne le dessin B qui illustre un arbre couché ayant développé des réitérations à la face supérieure du tronc auxquelles correspond la formation de racines.

Enfin, le modèle *Ficus benghalensis* est remarquable par l'abondance de racines produites à partir des branches en fonction des réitérations aériennes aboutissant à la formation de véritables clones. Les espèces du genre Ficus produisent de nombreuses racines à partir des axes aériens : une séquence d'apparition acropète ne pourra être décelée que dans les tout premiers stades de développement.

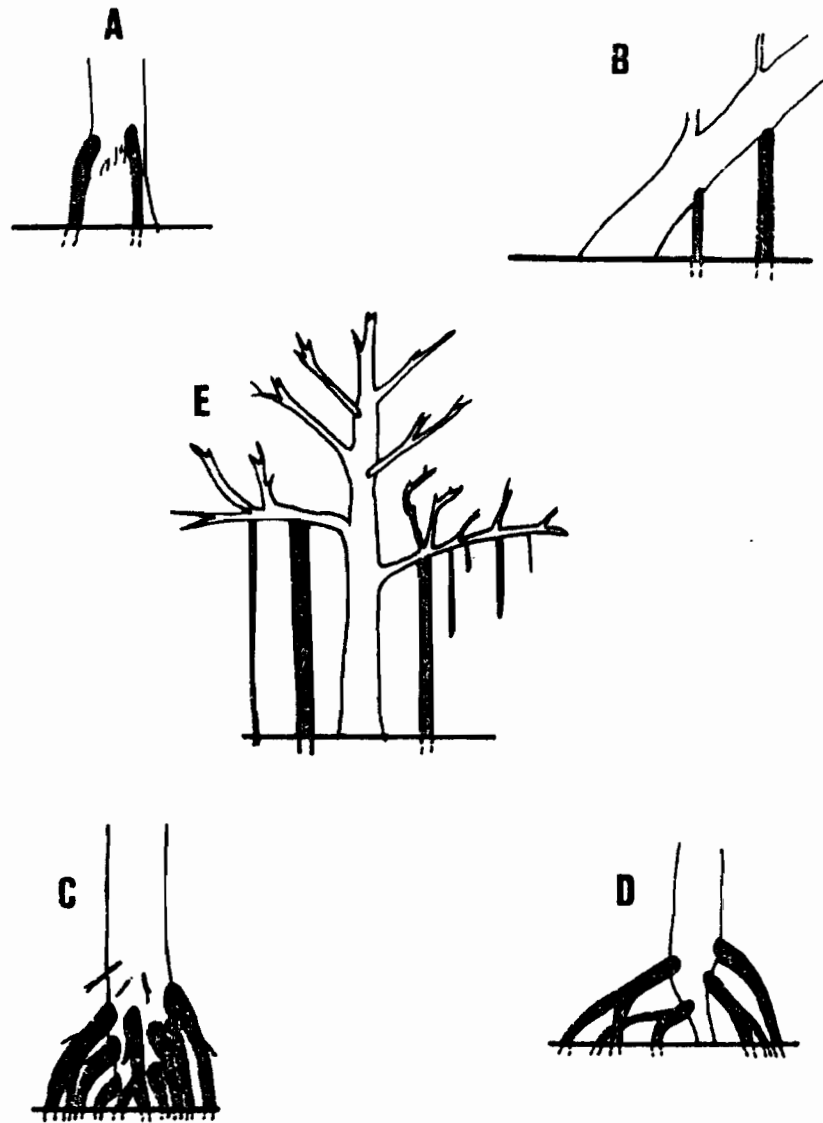


FIG. 49

Nous limitons le type mixte aux systèmes dont la production racinaire à partir de la tige s'intègre dans une séquence de développement et, par conséquent, n'est pas occasionnelle mais constitue une phase essentielle et constante de l'enracinement de la plante. La plupart des espèces, dans des conditions déterminées, peuvent produire des racines à partir de la tige ; il ne s'agit pas pour autant d'une séquence stable de l'enracinement. Ainsi JENIK (l.c.) fonde plusieurs de ses modèles sur de tels cas et généralise des faits occasionnels, souvent traumatiques de l'enracinement d'une plante.

CANNON (1959) distingue, chez des plantes tempérées, pour la plupart herbacées, un "primary root system" dont nous avons repris la définition pour les plantes ligneuses tropicales, et un "adventitious root system" quand les racines sont produites à partir de la tige. Nous n'avons pas retenu cette typologie qui, comme celle de JENIK, ne sépare pas les productions racinaires séquentielles, ordonnées et stabilisées génétiquement (RIOPEL 1969 ; HALLE 1978), des productions traumatiques ou occasionnelles.

Le type mixte est fréquemment rencontré dans les taxons pionniers et apparaît ainsi caractéristique des milieux ouverts : on le trouve chez les arbustes pionniers qui colonisent le champ après coupe et brûlis de la forêt (KAHN 1978c et d, 1982) comme le Cecropia concolor d'Amazonie centrale, les Macaranga hurifolia, Musanga cecropioides, Vernonia conferta, etc... du sud-Ouest ivoirien, de même que chez les arbres cicatriciels de la forêt comme les Cecropia obtusa et sciadophylla d'Amazonie, les Macaranga heterophylla et barteri de la forêt ivoirienne, etc...

La grande majorité des espèces forestières sont du type primaire. Et, lorsque les espèces pionnières présentent le type primaire, elles diffèrent des premières par une dynamique d'enracinement qui occupe le sol de façon intense et rapide mimant alors l'enracinement de type mixte (KAHN 1982) ; c'est le cas des Vismia, Trema, Harungana, Byrsonima, etc...

Soulignons bien que ce n'est pas tant le type de système racinaire qui caractérise les plantes pionnières que la dynamique d'occupation de l'espace identique quel que soit le type considéré (KAHN 1982).

- 3) Le type secondaire : le système primaire avorte très tôt, ou même ne s'exprime pas (figure 48c). Le système plagiotrope est totalement produit à partir de la tige. Ce type est général aux Monocotylédones.

Comme le souligne GILL (1969) traitant de toutes les racines aériennes qu'il rencontre dans une forêt de Puerto Rico, "if the roots from the shoot reach the ground the patch that nutrients have to travel will be shortened and this may be an advantage." Le système secondaire qui tend à disposer ses racines tout au long de la tige dispense la plante d'un tronc puissant et pourrait favoriser l'évolution vers les formes lianescentes ou herbacées. La plupart des espèces herbacées et de nombreuses lianes produisent d'ailleurs des racines issues de leur tige.

Cette typologie des systèmes racinaires porte sur "l'état orthotrope", c'est-à-dire sur les modalités d'établissement du système racinaire. En fait, chaque type correspond à des catégories de modèles architecturaux qui restent à définir par l'analyse des systèmes plagiotropes : mais une telle approche se heurte à l'absence de marqueurs architecturaux. Parmi les critères, déjà cités, utilisés au niveau aérien, seules l'orientation de l'axe et la rythmicité ou son absence peuvent être considérées au niveau racinaire. Dans la réalité, il sera très difficile d'observer la rythmicité qui se trouve précocement masquée par une production racinaire opportuniste (cf. p.352). Par ailleurs, le fonctionnement hiérarchisé des méristèmes racinaires qui conduit à l'établissement de la séquence architecturale, observable chez le jeune plant poussant sur un substrat homogène au laboratoire, se trouve bouleversé dans la nature sous les contraintes d'un milieu fortement hétérogène. Ainsi, BEISSALAH (1982), chez le chêne vert, souligne que le méristème de l'axe pivotant inhibe la croissance des axes latéraux, mais que tout obstacle ralentissant ou altérant le développement du pivot (cailloux, insectes, micro-organismes du sol, etc...) entraîne la levée de cette inhibition et conduit, par la croissance alors rendue illimitée des axes latéraux, à la réalisation d'un système racinaire bien différent. De même, la direction de croissance horizontale des racines latérales imposée par l'apex du pivot peut être infléchie si ce dernier est traumatisé (RIEDACKER 1977) (photo 81).

## L'ENRACINEMENT DES PLANTES LIGNEUSES FORESTIERES

Nous envisagerons l'enracinement des plantes ligneuses forestières en fonction de leur situation aux différents niveaux de la forêt. Nos exemples porteront sur des plantes du Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire.

La méthode utilisée consiste à excaver les systèmes racinaires de l'espèce considérée à différents stades de développement, donc à décrire le système racinaire de plusieurs individus de la "plantule" à la plante adulte, puis à récapituler la progression de l'enracinement. Chaque système racinaire donne lieu à un dessin. Les systèmes des grands arbres font l'objet d'une excavation partielle intéressant un à deux axes latéraux principaux ; les axes pivotants ont pu être observés à partir d'arbres déracinés sur des chantiers forestiers.

L'excavation des racines est réalisée avec des pioches, piochons, couteaux, et brosses

### 1. LES DICOTYLEDONES MONOCAULES DU SOUS-BOIS

Leur système racinaire est caractérisé par le développement d'un axe orthotrope qui ne produit que quelques macrorhizes plagiotropes peu nombreux. Ces axes latéraux conservent un faible diamètre et élaborent peu de chevelus racinaires. L'axe initial pivotant est remarquablement développé et semble jouer un rôle déterminant dans l'assimilation. Les trois exemples étudiés, fréquents dans le Sud-Ouest ivoirien, sont Pycnocomia macrophylla, Ouratea duparquetiana et Coffea humilis (figure 50).

A partir de ces trois seuls exemples, il n'est guère possible de généraliser cet enrachinement à toutes les petites monocaules du sous-bois. Deux constatations laissent néanmoins penser qu'il est général : il reproduit, comme nous le verrons, les premières phases du développement racinaire des espèces arborescentes ; par ailleurs, les plantes ligneuses ramifiées du sous-bois de faibles dimensions (cf. Paracoffea ebracteolata) présentent toujours un système plagiotrope plus développé.

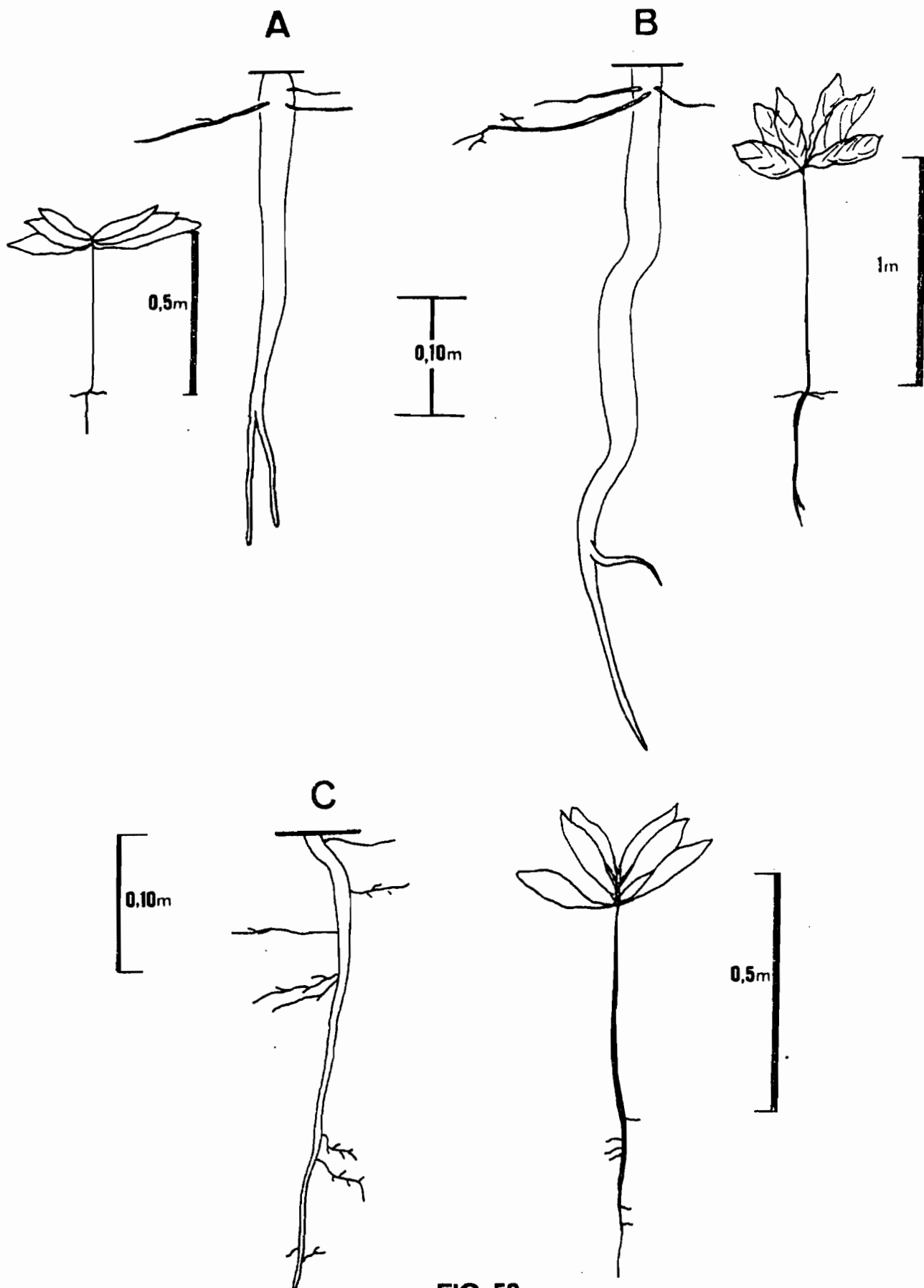


FIG. 50

Enracinement de petites Dicotylédones monocaules du sous-bois de la forêt ivoirienne, région de Tai.

A - *Pycnocomma macrophylla*    B - *Ouratea duparquetiana*    C - *Coffea humilis*

## 2. LES ARBUSTES RAMIFIES DU SOUS-BOIS

Chez Paracoffea ebracteolata, plante qui atteint 1.5 mètre de haut, l'axe orthotrope racinaire produit tout d'abord des brachyrhizes, puis des macrorhizes qui explorent les zones superficielles du sol. Ces axes plagiotropes conservent un faible diamètre (figure 51A). Un individu réitéré (réitération traumatique) produit de plus nombreux axes racinaires plagiotropes, mais conserve un seul axe pivotant bifide à son extrémité (figure 51B). L'exemple de la figure 51A, conforme au modèle, présente deux pivots, l'exemple réitéré n'en a développé qu'un seul : ceci montre qu'entre les appareils aériens et racinaires, la relation n'est pas au "coup pour coup", mais se ressent au niveau de la production globale, l'individu réitéré ayant un système racinaire plagiotrope nettement plus développé. Chez les arbustes du sous-bois à croissance rythmique du modèle de MASSART (Diospyros chevalieri de Côte d'Ivoire) ou de PREVOST (Cordia nodosa de Guyane française et d'Amazonie), nous avons tenté, sans succès, d'établir une relation entre le nombre de pivots produits et le nombre d'étages formés au niveau aérien.

Le nombre de pivots traduit les traumatismes que la racine a subis et semble plus être, chez les arbustes du sous-bois, la marque de l'agressivité du milieu qu'une réponse au comportement aérien.

Le comportement racinaire décrit chez Paracoffea ebracteolata se rencontre chez de nombreuses espèces du sous-bois qui s'épanouissent entre 1 et 3m comme Carpolobia lutea, Gaertnera cooperi, Rothmannia longiflora, Ouratea morsonii, etc...

Chez Drypetes gilgiana (4m de haut), l'axe primaire orthotrope se développe et produit progressivement sur toute sa longueur de nombreux macrorhizes plagiotropes (figure 52). Au cours de leur croissance, les macrorhizes plagiotropes éloignent les zones d'exploitation et délaissent plus ou moins l'espace proche du tronc qui sera envahi par de nouvelles racines plagiotropes produites à la base du pivot. De nombreuses espèces appartiennent à ce groupe comme Memecylon golaense, Memecylon guineense, Maesobotrya barteri, Neosloetiopsis kamerunensis, Microdesmis puberula, Napoleona leonensis, ...

### 3. LES PETITS ARBRES DE 10 A 25 METRES DE HAUTEUR

Chez Diospyros mannii (15 mètres de haut) : développement d'un pivot portant de nombreux chevelus racinaires qui s'accroît en profondeur et en épaisseur et ne produit que quelques macrorhizes plagiotropes de faible diamètre. Ce pivot atteint sa taille maximale tandis que la production de macrorhizes plagiotropes est encore réduite et leur développement limité. Le jeune arbre a alors une hauteur de 4 à 5 mètres. La croissance ultérieure du système racinaire concerne les macrorhizes latéraux qui s'épaississent au fur et à mesure de leur extension mais qui ne seront jamais produits en grand nombre (photo 82). Une nouvelle production de tels axes assurera l'exploitation de l'espace proche du tronc ; il s'agit de fines racines, très peu nombreuses (figure 53) ; cette ultime production plagiotrope est limitée.

Chez Diospyros sanza-minika (22 mètres de haut) : le système latéral plagiotrope est constitué de macrorhizes mis en place chez la jeune plante, ces axes se sont développés et ont repoussé les zones d'exploitation loin du tronc délaissant l'espace proximal. Au contraire de l'espèce précédente, une seconde vague d'axes plagiotropes (figure 54)), même limitée, n'est pas produite.

Chez Corynanthe pachyceras (25 mètres de haut) : l'occupation de l'espace proximal est nette, assurée par la production secondaire de macrorhizes plagiotropes à partir des macrorhizes d'ordre II et III (figure 55).

### 4. LES GRANDS ARBRES

L'enracinement des grands arbres présente un enchaînement dans la production et le développement des axes racinaires qui aboutit à l'exploitation complète de l'espace disponible.

La figure 56 schématise des observations sur l'enracinement de Ceiba pentandra, Tarrietia utilis, Piptadeniastrum africanum, Plagiosiphon emarginatus, Parinari excelsa.

FIGURE 51.-

Enracinement d'un arbuste ramifié du sous-bois qui ne pratique pas la réitération adaptative et reste conforme au modèle de croissance : Paracoffea ebracteolata (modèle de ROUX). Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire (forêt de Monogaga).

- A. Individu ne présentant qu'un seul axe orthotrope aérien et deux pivots au niveau racinaire.
- B. Individu réitéré : deux axes orthotropes aériens et l'amorce d'un second pivot.

Le système racinaire plagiotrope est nettement plus développé chez cette plante réitérée après traumatisme.

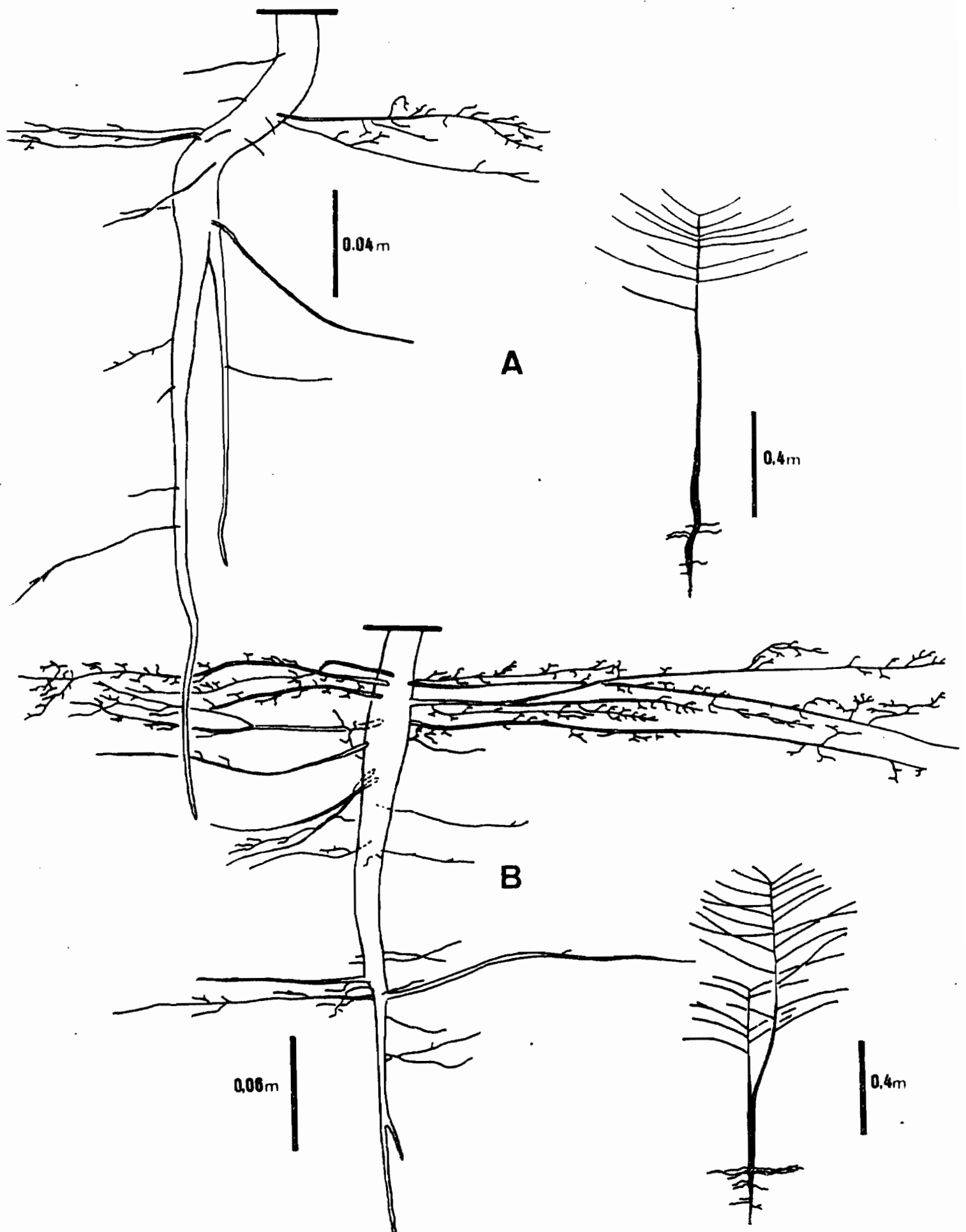


FIG. 51

## FIGURE 52.-

Enracinement d'un arbuste du sous-bois qui pratique la réitération adaptative : Drypetes gilgiana, Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire (forêt de Tai).

L'espace proche du tronc délaissé lors du développement des premiers macrorhizes plagiotropes produits est reconquis par de nouvelles racines plagiotropes issues de la base du pivot.

(EP = espace proximal ; ED = espace distal ; RF = recouvrement foliaire)

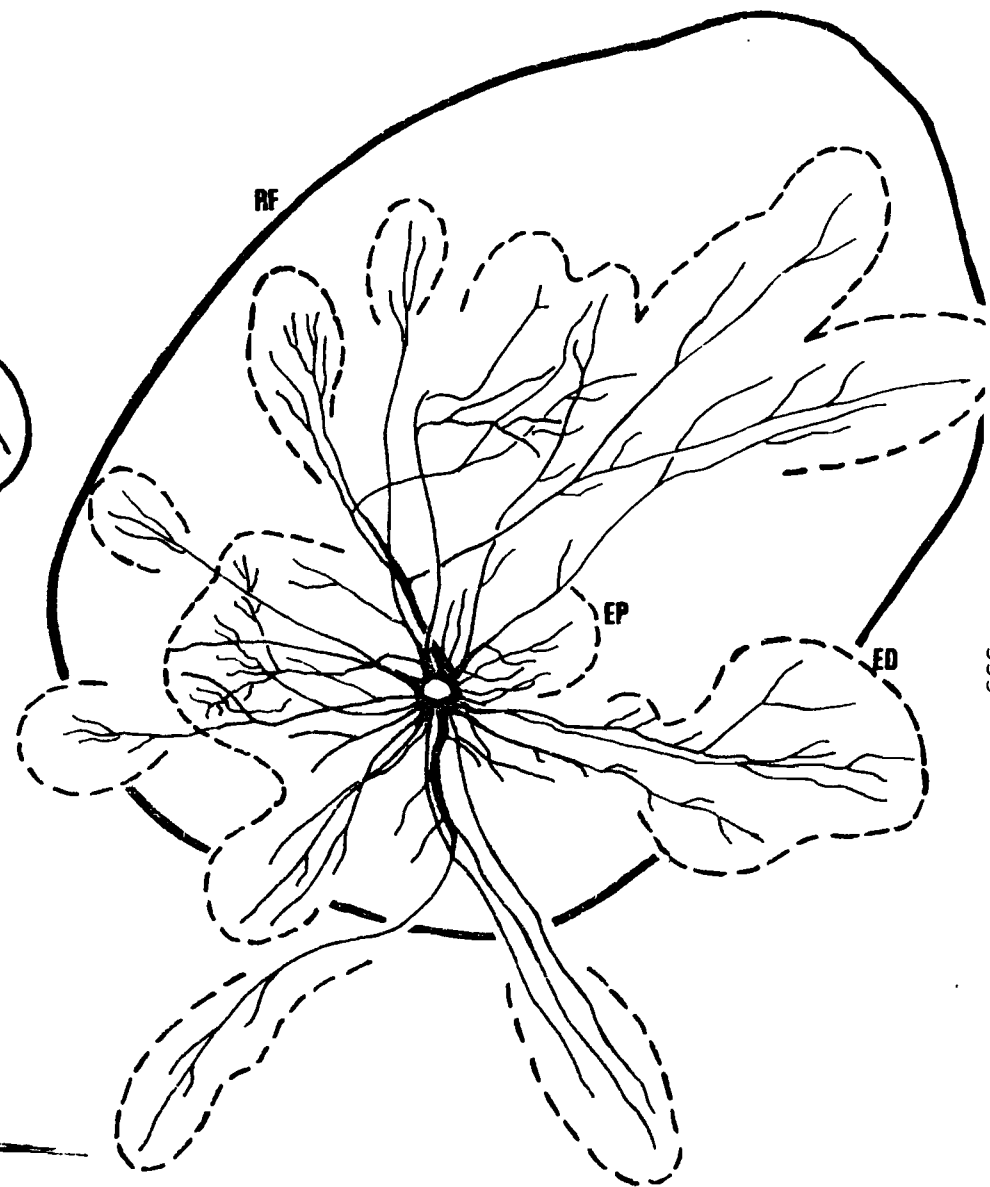
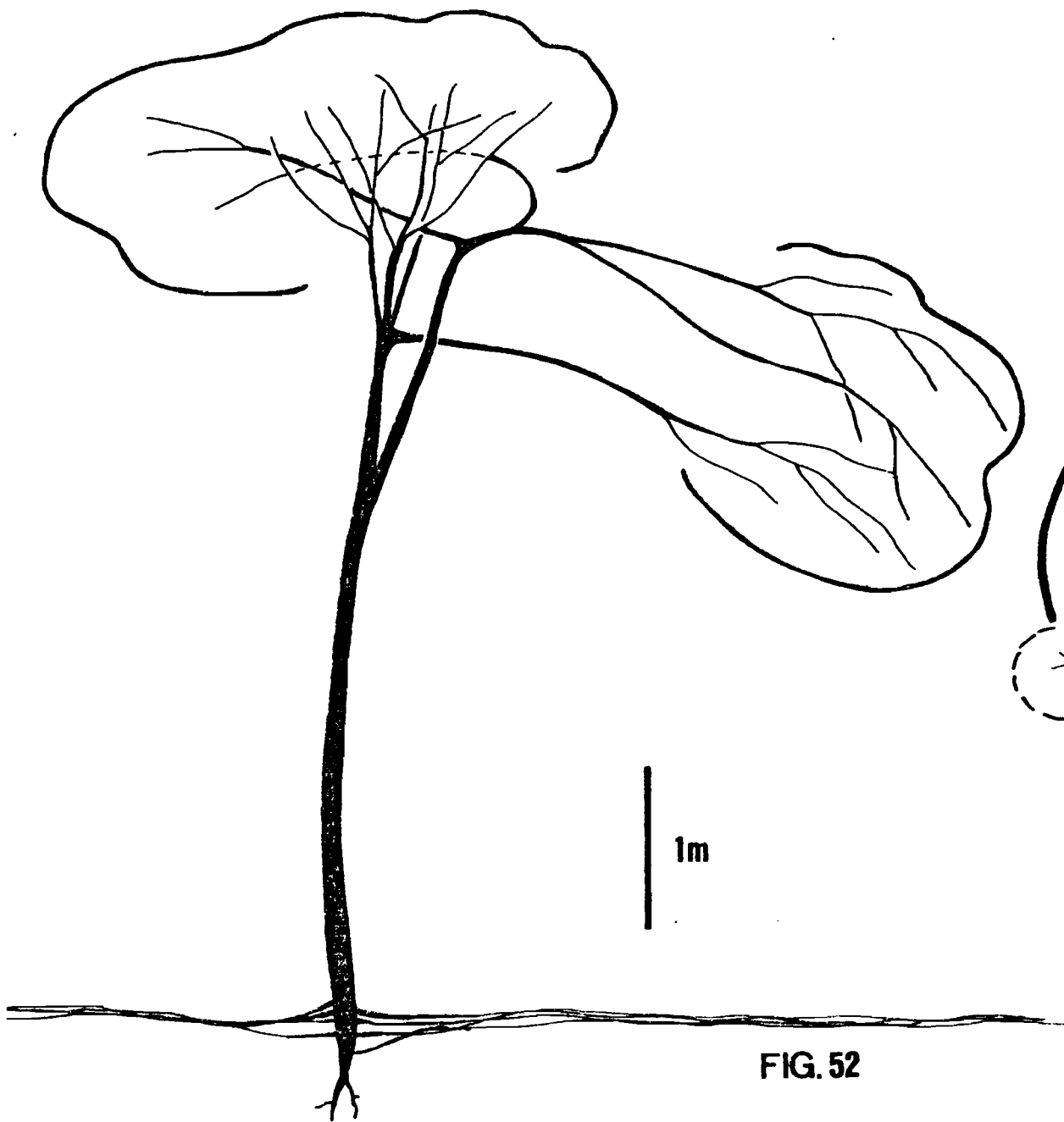


FIGURE 53.-

Enracinement de Diospyros mannii, Côte d'Ivoire (forêt de Tai).

Cet arbre atteint une quinzaine de mètres en hauteur. L'espèce ne pratique pas la réitération adaptative et reste conforme au modèle de croissance (modèle de MASSART). L'individu dessiné a subi des traumatismes qui ont induit plusieurs axes réitérés. Nous l'avons choisi en raison du développement exceptionnel de sa couronne. Au niveau racinaire, l'espace proche du tronc est abandonné par les premiers macrorhizes plagiotropes qui se sont étendus, et n'est recolonisé que par quelques petites racines : cette ultime production racinaire est limitée, bien que, chez cet individu, la couronne soit très développée.

(EP = espace proximal ; ED = espace distal ;  
RF = recouvrement foliaire).

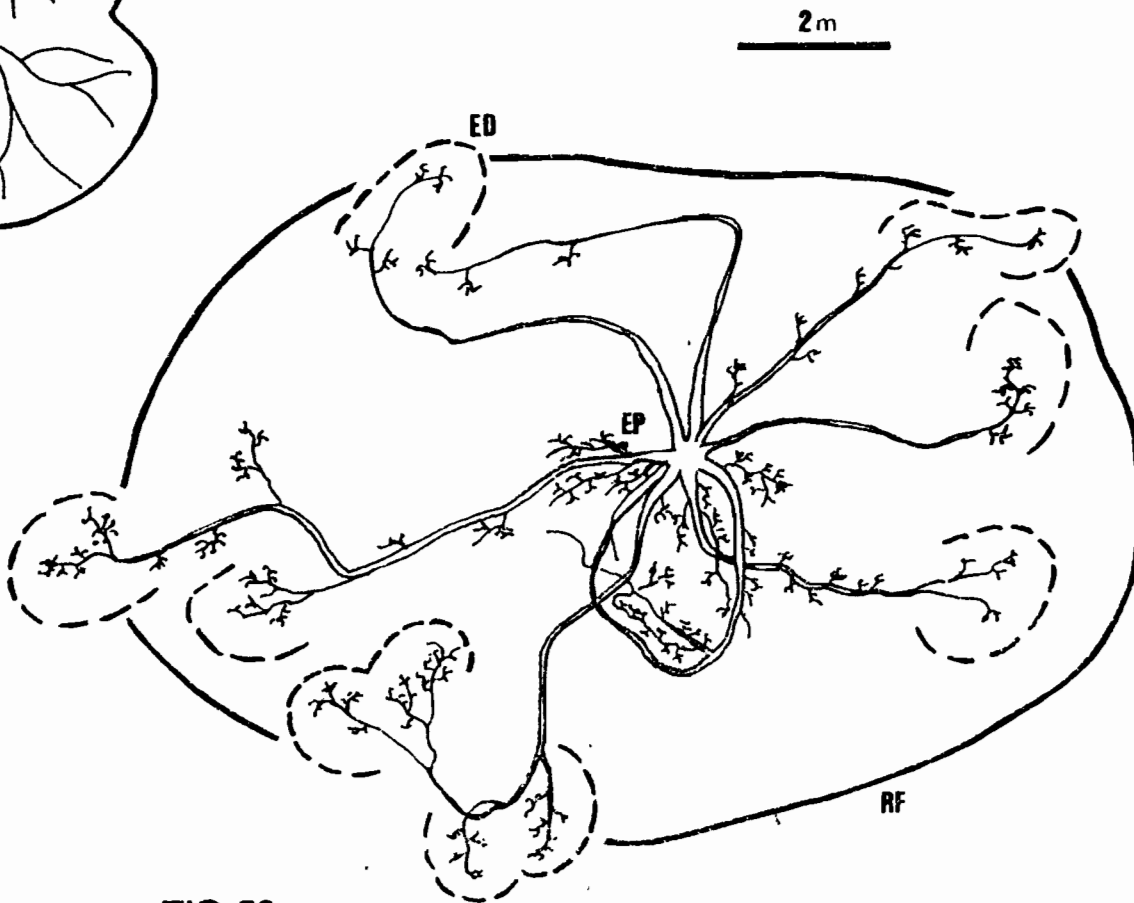
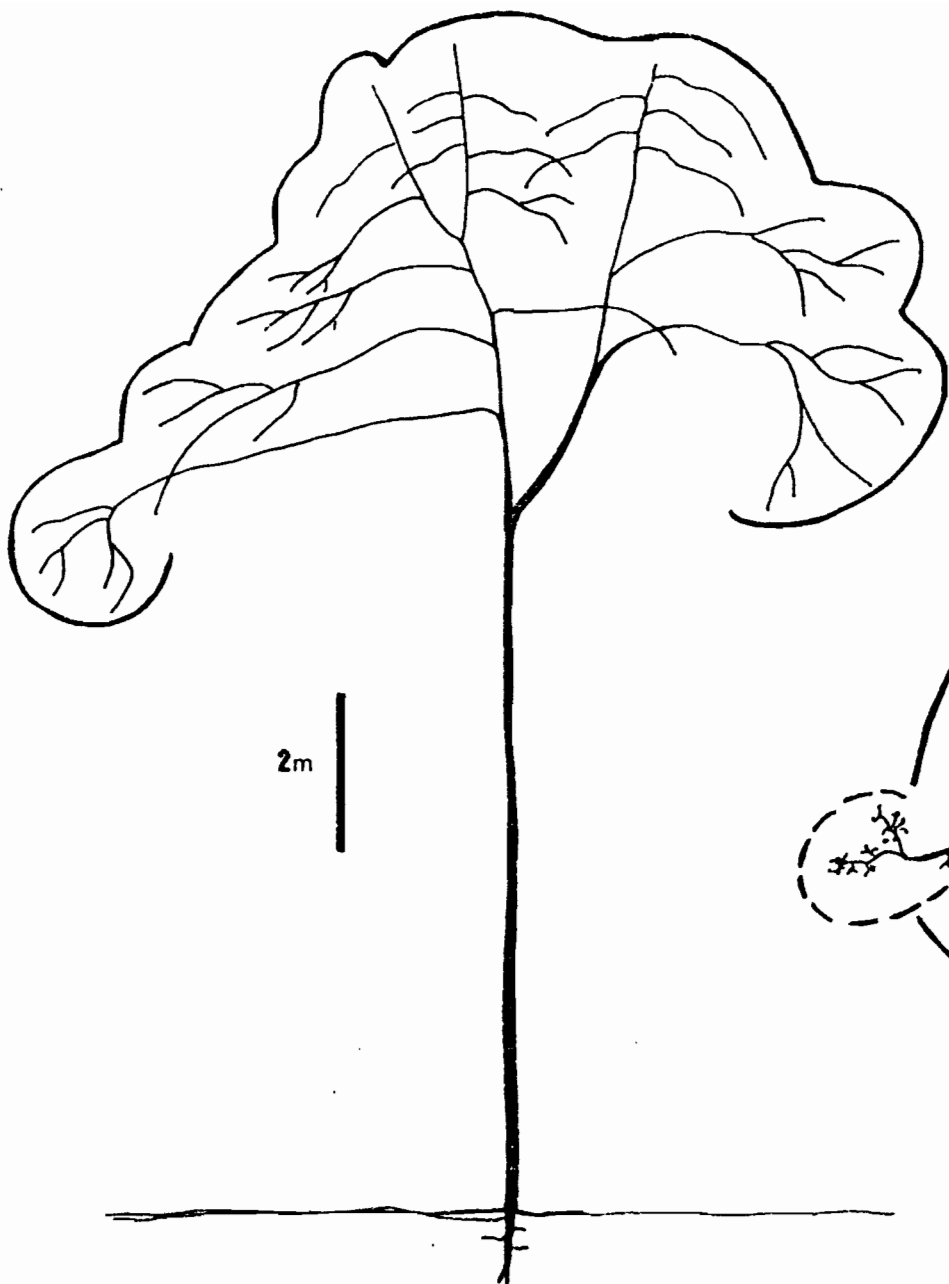


FIG. 53

FIGURE 54.-

Enracinement de Diospyros sanza-minika, Côte d'Ivoire (forêt de Tai)

Cet arbre ne dépasse pas la hauteur de 22-25m. Là encore, nous avons choisi un individu dont la couronne est très développée, par réitération à la suite de traumatismes. L'espèce ne pratique pas la réitération adaptative et reste conforme au modèle de MASSART.

Au niveau racinaire, l'arbre ne produit pas de deuxième vague plagiotrope pour renforcer l'espace proche du tronc délaissé par le développement des premiers macrorhizes latéraux.

(ED = espace distal ; RF = recouvrement foliaire)

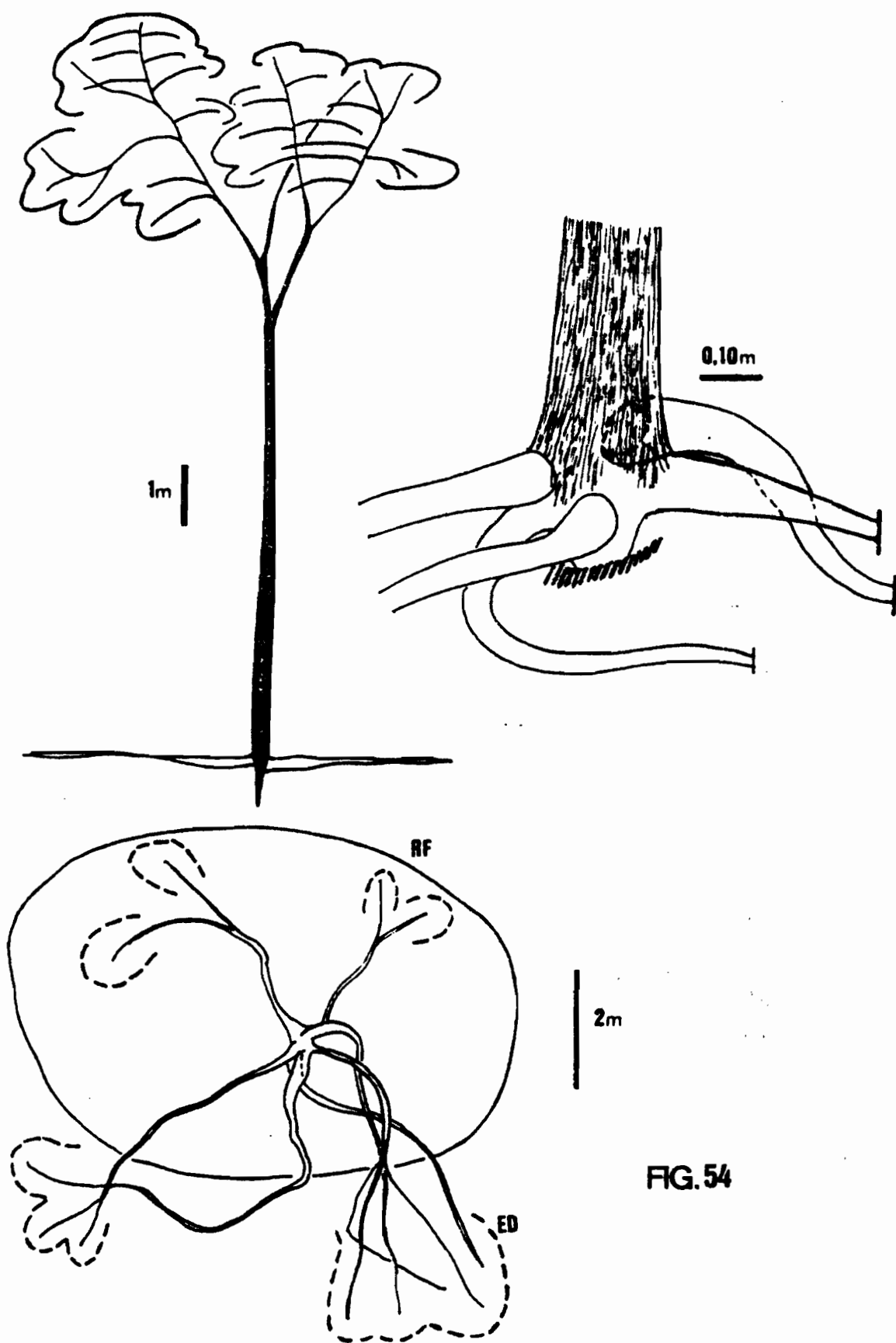


FIG. 54

## FIGURE 55.-

Enracinement de Corynanthe pachyceras, Côte d'Ivoire (forêt de Tai)

Cet arbre qui atteint 25-30m de haut pratique la réitération adaptative profuse.

L'espace proche du tronc est secondairement envahi par une nouvelle production de macrorhizes plagiotropes.

(EP = espace proximal ; ED = espace distal ;  
RF = recouvrement foliaire).

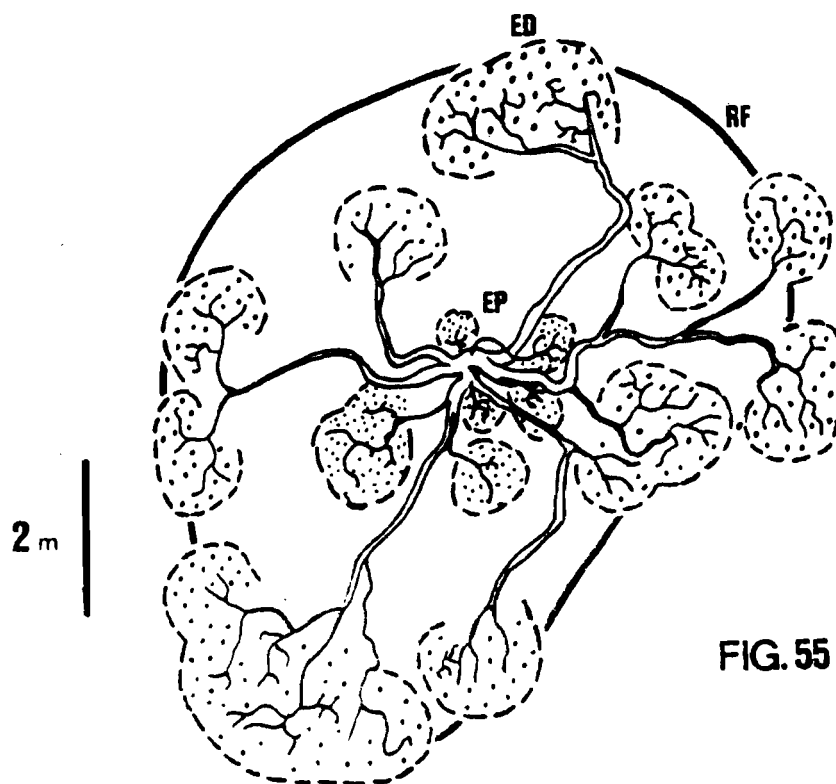
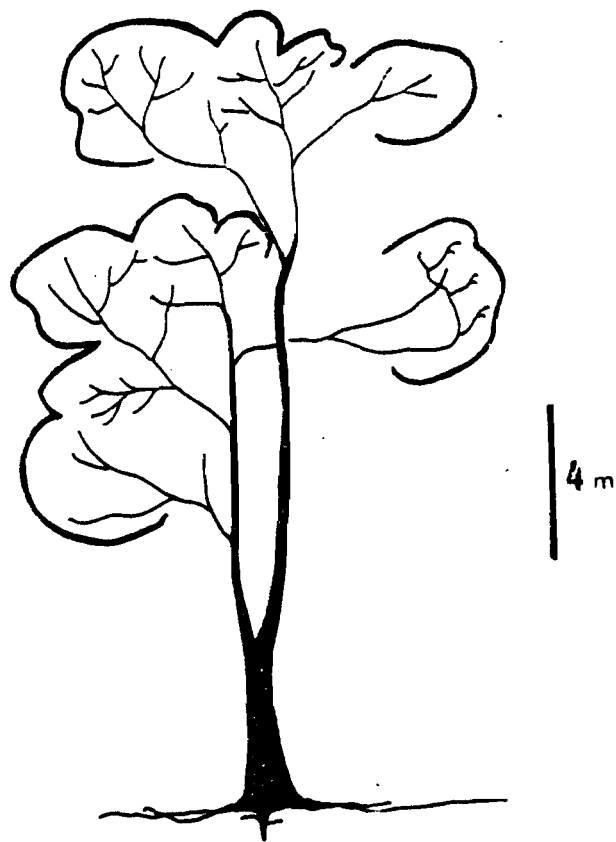


FIG. 55

FIGURE 56.-

## Enracinement des grands arbres

1. Un axe pivotant de fin diamètre se développe tout d'abord, d'où sont issus quelques chevelus racinaires.
2. Puis sont produits les premiers macrorhizes plagiotropes qui restent fins alors que l'axe pivotant s'épaissit. Lors de la phase d'accroissement en profondeur du pivot, l'apex de la racine est traumatisé et de nouveaux pivots sont alors initiés.
3. Les axes plagiotropes vont accuser un développement considérable et éloigner progressivement les zones d'exploitation du tronc. Le système pivotant s'enfonce par le développement des pivots de remplacement.
4. Production d'une nouvelle vague de macrorhizes plagiotropes pour recoloniser secondairement l'espace proximal délaissé.

(EP = espace proximal ; ED = espace distal).

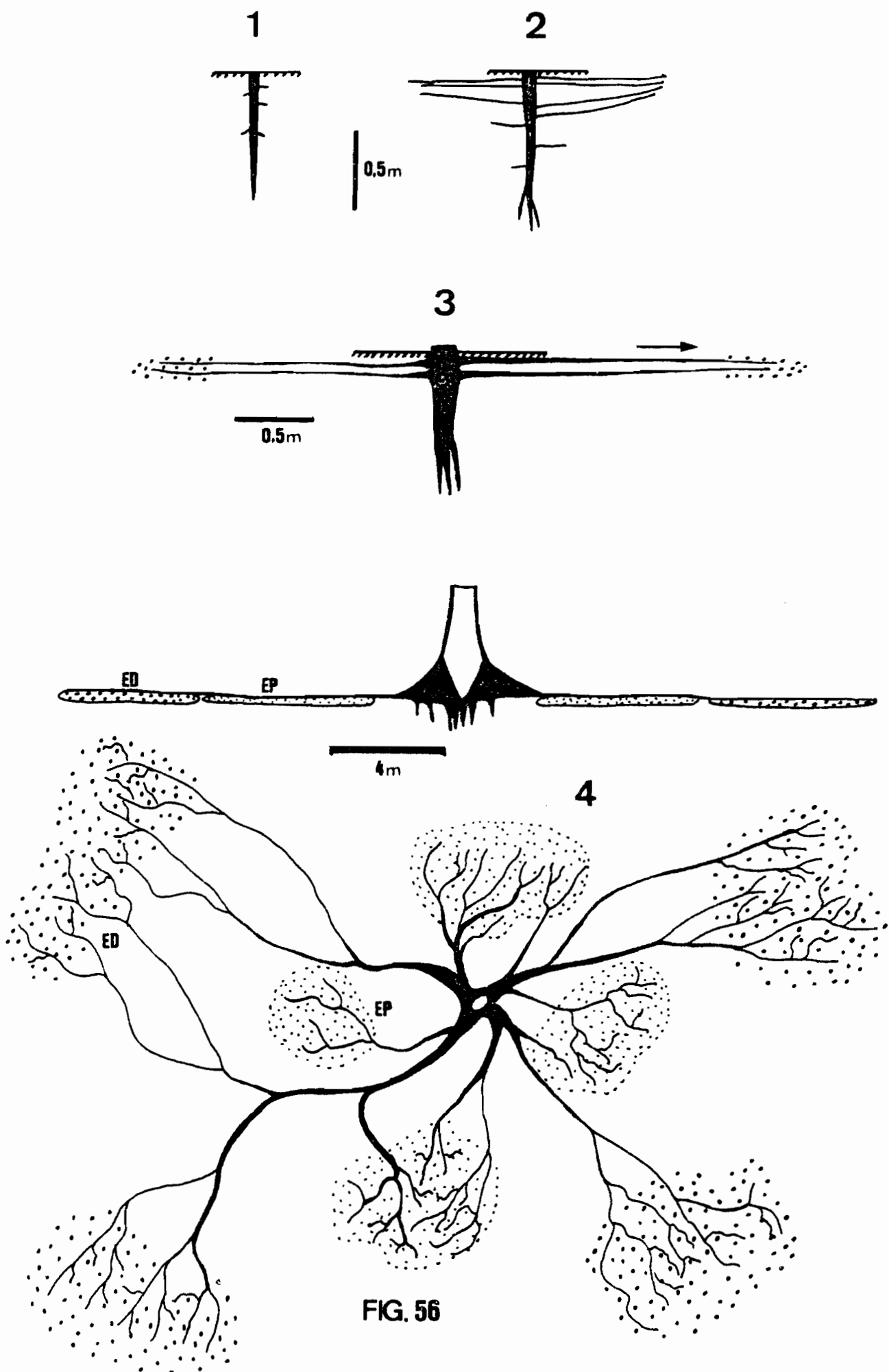


FIG. 56

FIGURE 57.-

Comparaison de l'enracinement des arbustes du sous-bois avec celui des grands arbres.

Au cours de son développement, le système racinaire des grands arbres passe par les différents stades observés chez les plantes arbustives du sous-bois :

1. Plante monocaule ; plantule de l'arbre.

Un axe pivotant est développé qui produit de fines racines, limitées à des chevelus racinaires chez la plantule de l'arbre.

2. Arbustes ramifiés conformes au modèle ; réalisation du modèle de croissance du jeune arbre.

Les macrorhizes plagiotropes sont encore peu développés et conservent un fin diamètre.

3. Arbustes qui pratiquent la réitération adaptative ; amorce des premières réitérations chez le jeune arbre.

Les macrorhizes plagiotropes croissent et éloignent progressivement les zones d'exploitation du tronc. L'arbuste produit secondairement plusieurs racines pour recoloniser cet espace délaissé ; le jeune arbre initie une seconde vague de production plagiotrope.

4. Construction de l'édifice arborescent par réitération adaptative profuse au niveau aérien. Au niveau racinaire, déploiement des premiers macrorhizes produits, puis reconquête de l'espace proximal amorcée lors de la phase précédente.

(EP = espace proximal ; ED = espace distal).

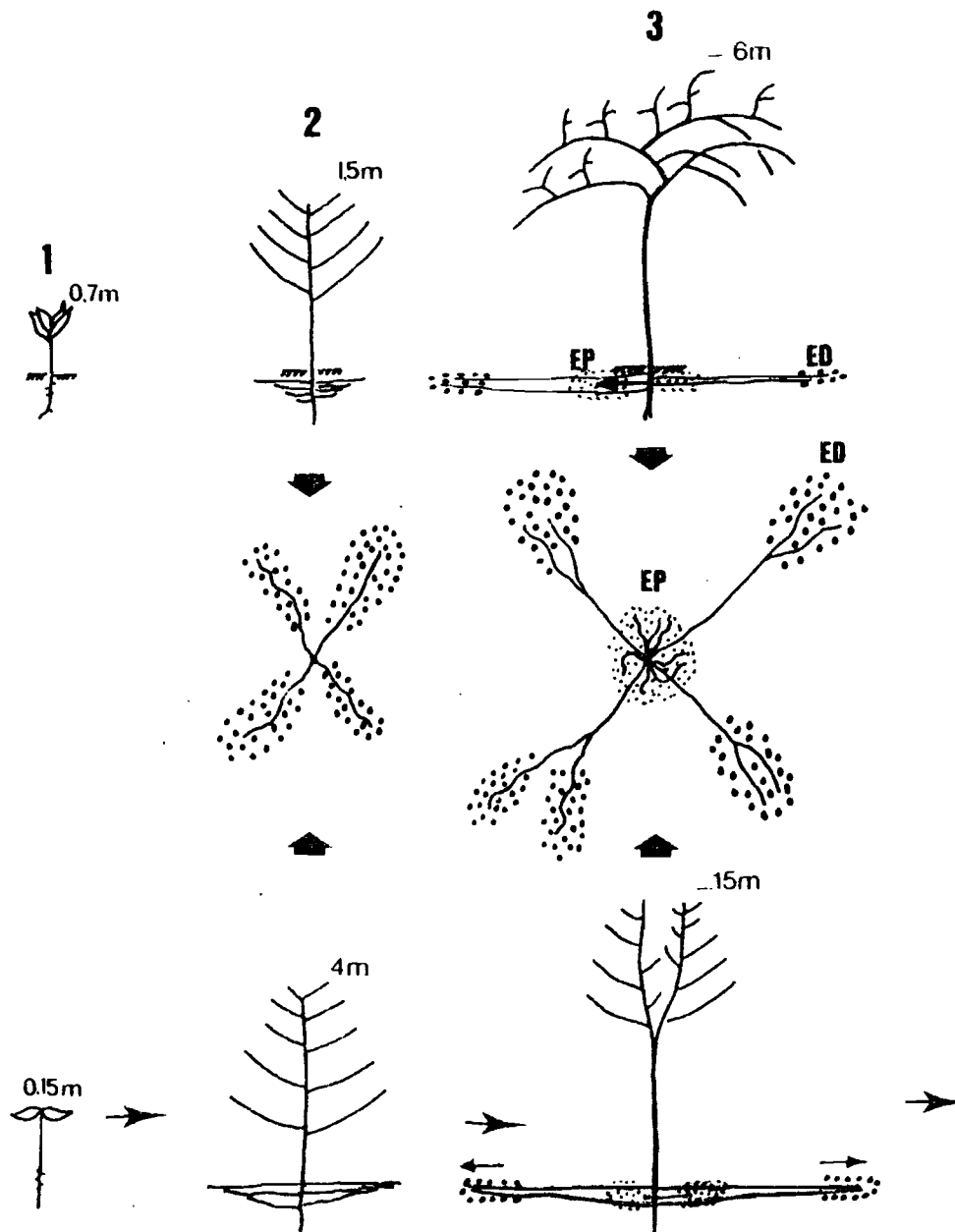


FIG. 57

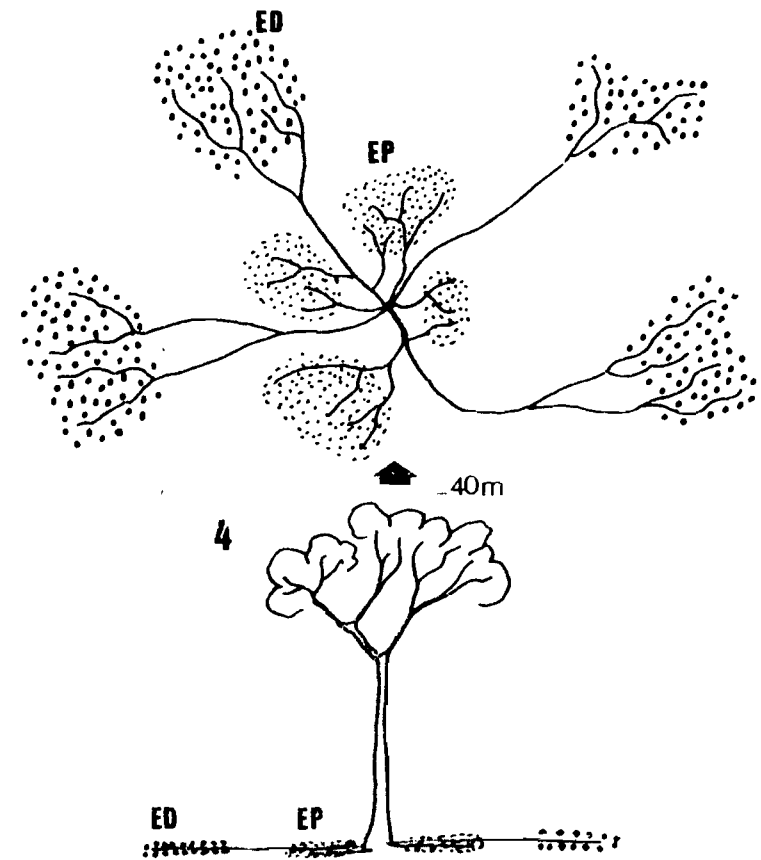


FIGURE 58.-

## Réitération racinaire plagiotrope adaptative (R. PL.)

- A - Réitération d'un macrorhize plagiotrope d'ordre II produit hors d'une séquence acropète.
- B - Les réitérations plagiotropes de grandes dimensions explorent le milieu, elles envahissent les troncs tombés au sol en cours de décomposition, les souches, les accumulations de litière ; les réitérations de plus faibles dimensions, celles limitées à quelques chevelus racinaires marqueront la progression de proche en proche du système plagiotrope en fonction du dépôt de la matière organique.
- C - Des réitérations plagiotropes assureront également l'exploitation secondaire de l'espace proche du tronc délaissé (EP : espace proximal ; ED : espace distal).

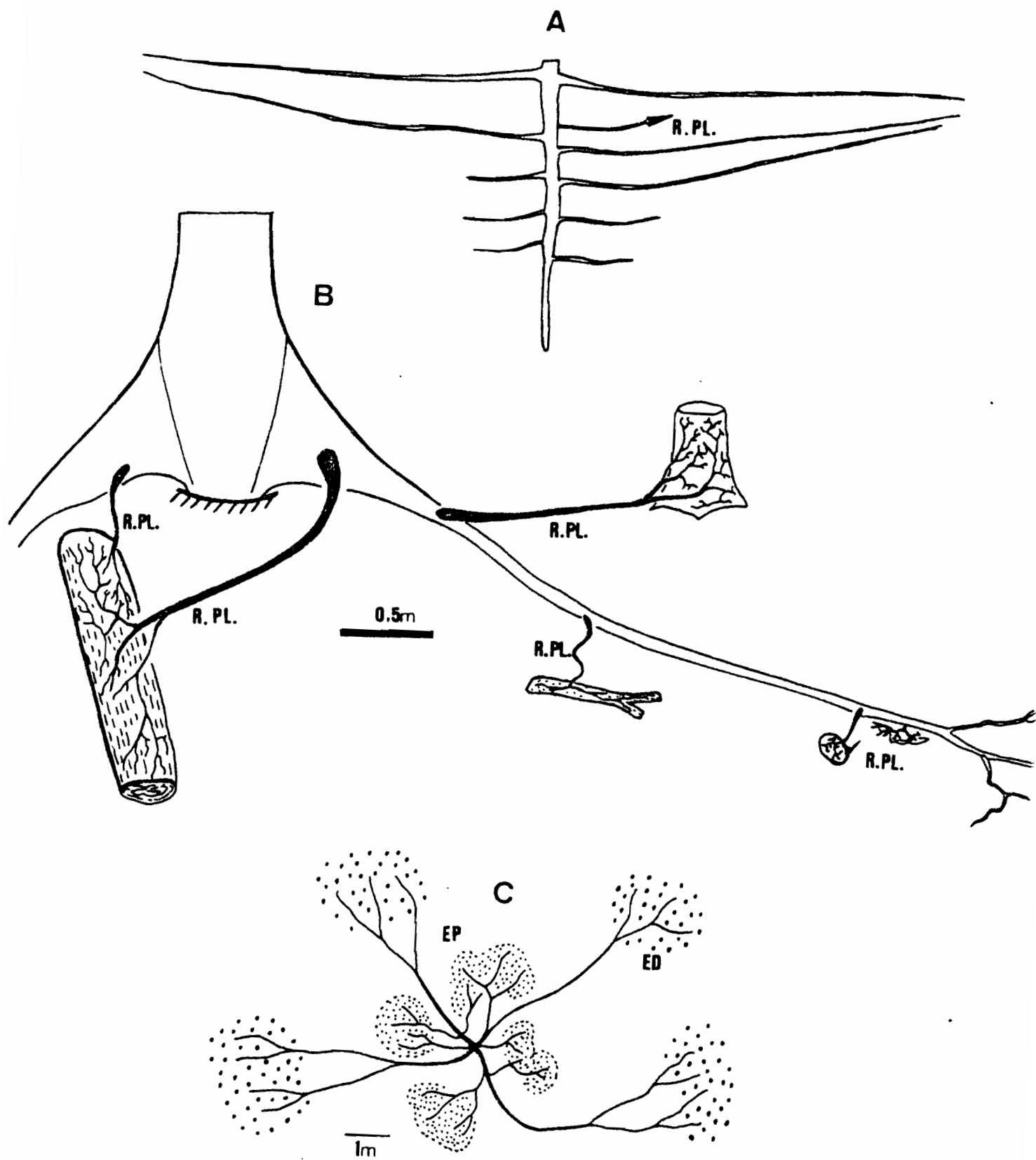


FIG. 58

FIGURE 59.-

Développement de l'appareil végétatif chez les grands arbres (A) et chez les espèces cicatricielles (B).

L'espèce pionnière cicatricielle reproduit avec les seuls axes séquentiels du modèle de croissance la même dynamique d'occupation de l'espace que le grand arbre qui procède par réitération adaptative.

Ainsi, au niveau racinaire, la reconquête de l'espace proche du tronc est assurée par une nouvelle production de macrorhizes plagiotropes (réitérations racinaires) chez le grand arbre ; elle est assurée par la production de racines échasses émises en ordre acropète (axes séquentiels) chez l'arbre pionnier représenté ici avec un système racinaire de type mixte.

Au niveau aérien, la disposition du feuillage en hémisphère plus ou moins plate, réalisée soit par des axes séquentiels chez les arbres cicatriciels ou par des vagues réitératives chez les grands arbres caractérise les espèces héliophiles.

Avec les seuls axes du modèle de croissance, l'arbre pionnier reproduit et miniaturise le comportement spatial des grands arbres.

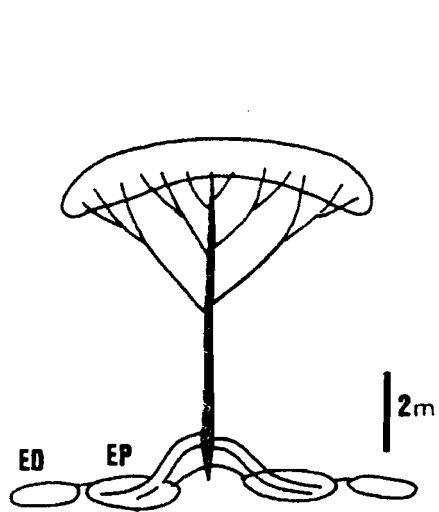
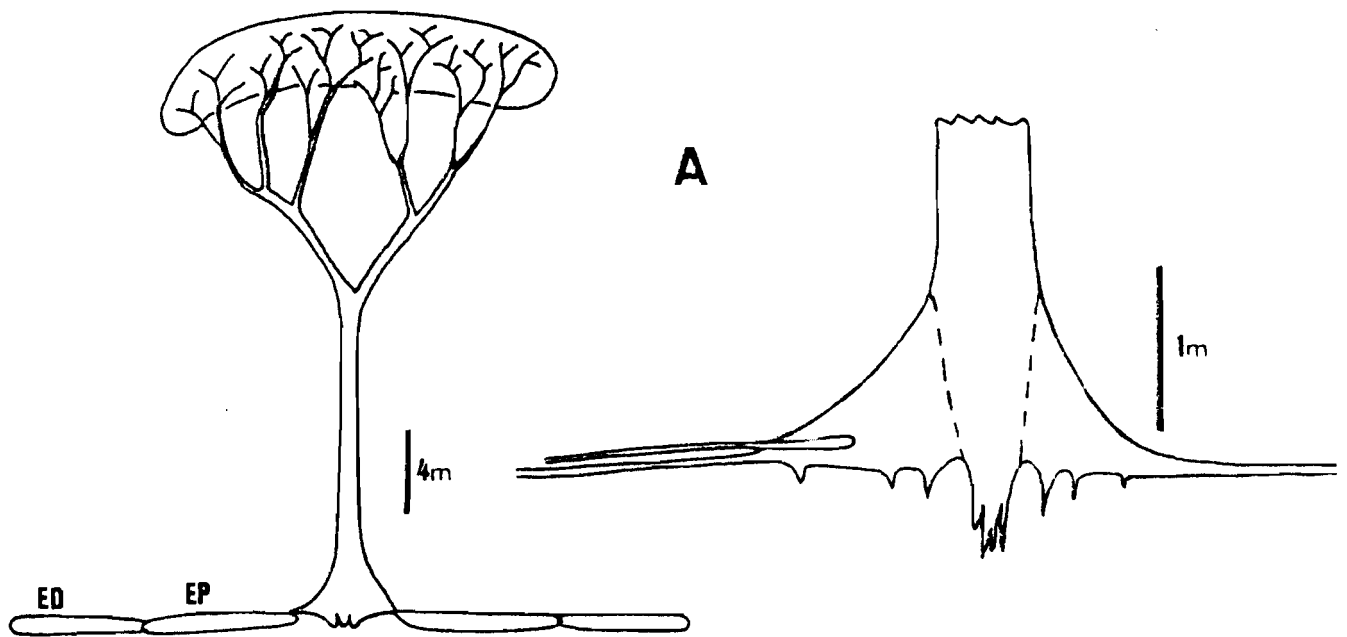
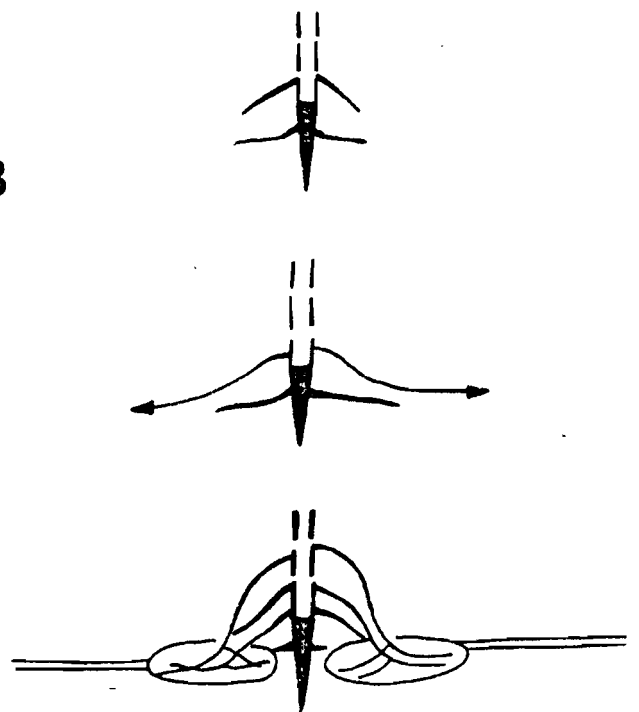


FIG. 59



La plantule élabore un pivot de fin diamètre d'où sont issus des brachyrhizes. Ce pivot s'accroît et produit les premiers macrorhizes plagiotropes qui restent grêles. A cette première phase succède une phase d'accroissement en profondeur due, le plus souvent, à la production de pivot de remplacement, après traumatisme du méristème apical de l'axe initial, qui s'accompagne d'un épaississement de la base du pivot. L'accroissement diamétral des macrorhizes plagiotropes est, à ce stade, peu sensible.

Les processus d'accroissement du pivot s'accroissent alors que, progressivement, les axes latéraux se développent, s'épaississent et éloignent les zones d'exploitation du tronc. Leur développement, s'il est lent, est considérable et le système latéral devient spatialement prépondérant comme l'ont illustré MENSAH et JENIK (1968) chez l'Iroko (Chlorophora excelsa). Une deuxième vague de production de macrorhizes plagiotropes à partir des axes existants assurera l'exploitation secondaire de l'espace proche du tronc.

Ce sont là les grandes lignes du processus d'enracinement des arbres dominant la forêt. La première étape est marquée par le développement de l'axe orthotrope racinaire qui initie les premiers axes latéraux plagiotropes et constitue un pivot de forte taille ; la deuxième étape correspond au développement très lent mais considérable du système plagiotrope : il recherche la matière végétale morte et l'exploite très efficacement.

## LA DYNAMIQUE SPATIALE RACINAIRE

### 1. LES PHASES DU DEVELOPPEMENT RACINAIRE

Des observations précédentes ressortent les quatre phases de développement racinaire des arbres forestiers :

- 1) Etablissement de l'axe orthotrope racinaire qui, dans un premier temps, produit quelques chevelus racinaires.
- 2) Production des macrorhizes plagiotropes à partir de l'axe initial.
- 3) Développement considérable de ces axes qui éloignent les zones d'exploitation du tronc et délimitent ainsi une couronne d'exploitation distale.

- 4) Production de nouveaux macrorhizes plagiotropes issus de la base du pivot, voire de la base du tronc, des contreforts ou de la base des principaux axes latéraux, qui ont pour rôle d'exploiter l'espace proximal délaissé, certains de ces axes rejoignant la couronne d'exploitation distale.

Parallèlement à ces deux dernières phases, le système pivotant s'accroît par la production de pivots de remplacement à partir de l'axe initial et celle de macrorhizes à géotropisme positif à la face inférieure des principaux axes latéraux.

Ces quatre phases regroupent l'ensemble des processus d'enracinement des plantes forestières (figure 57).

Les plantes monocaules du sous-bois réalisent les phases 1 et 2 et amorcent la phase 3 dont résultent des macrorhizes plagiotropes peu nombreux à développement réduit. Puis, au fur et à mesure que l'on progresse vers la voûte forestière, la phase 3 est pleinement réalisée ; la phase 4 apparaît déjà chez certains arbustes comme Drypetes gilgiana... Les quatre phases sont totalement développées par les formes arborescentes.

Les quatre phases décrites pour l'enracinement ont leur équivalent dans la partie aérienne de l'arbre : la première phase correspond à la production des premières feuilles ; la deuxième, à celle des premiers axes séquentiels ; la troisième, au développement de ces axes ; la quatrième aux processus de réitération adaptative.

Certains arbres comme Diospyros sanza-minika ne réalisent pas la quatrième phase : nous avons vu (Chapitre 7) que ces espèces ignorent les processus de réitération adaptative et construisent l'édifice arborescent par les seules réalisations du modèle de croissance.

## 2. EXPLORATION ET EXPLOITATION DU MILIEU

Nous tenterons maintenant de resituer dans l'espace et le temps ces ensembles plagiotropes qui comprennent des axes d'exploration, les macrorhizes, et des axes d'exploitation, les brachyrhizes.

Les macrorhizes sont émis, dans un premier temps, selon une séquence acropète, à partir de l'axe primaire, puis ultérieurement, ils apparaissent de façon anarchique en dehors de toute séquence ordonnée ; il s'agit alors de réitérations racinaires plagiotropes.

La progression des axes plagiotropes est centrifuge à partir du tronc, mais la répartition des zones exploitables ne suit pas une telle direction : la matière végétale morte s'accumule sur toute la surface du sol, tant au voisinage du tronc qu'en des zones plus éloignées. Un système de ramifications séquentielles et d'orientation centrifuge s'avère peu adapté à ce mode de distribution de la litière. La réitération, c'est-à-dire la réalisation spatiale d'un axe hors d'une séquence ordonnée, apparaît comme une modalité essentielle de l'exploration et de l'exploitation du milieu.

Les axes racinaires plagiotropes correspondent en fait aux tentacules des hydraires fixés, mais n'ayant ni leur mobilité, ni leurs organes de capture, disséminés tout au long du tentacule, ils se multiplient et progressent dans l'espace en fonction des substrats à exploiter. Singulièrement, c'est au niveau racinaire que la convergence entre les végétaux et les animaux fixés (HALLE 1979) trouve sa véritable expression. Ainsi, les nouveaux axes issus des macrorhizes existants sont produits en fonction des sites exploitables et leur émergence apparaît bien comme une réponse à de tels sites.

Selon le volume du dépôt organique, du fruit ligneux de Lecythidaceae jusqu'au tronc tombé en décomposition, des réitérations plagiotropes de différentes dimensions seront produites (figure 58). Les plus grandes explorent le milieu et envahissent les bois tombés, les souches, etc... les plus petites, réduites à la production des petits macrorhizes et de brachyrhizes, marquent la progression, de proche en proche, de l'exploitation racinaire.

Ces réitérations racinaires plagiotropes assurent la reconquête de l'espace proche du tronc délaissé au cours du développement des premiers macrorhizes produits.

Dans le cas particulier des espèces pionnières qui, comme de nombreux Cecropia ou le Macaranga hurifolia (photo 80), présentent un système racinaire de type mixte, des macrorhizes plagiotropes, issus du tronc, assurent cette exploitation secondaire de l'espace proximal. Ces racines échassées sont le plus souvent émises selon une séquence acropète et, au plan morphogénétique, ne peuvent être considérées comme des réitérations, mais bien comme des axes séquentiels du "modèle de croissance racinaire". Elles réalisent cependant la même fonction spatiale que les réitérations précédemment décrites. Dans ce cas, l'espèce pionnière reproduit avec son modèle de croissance la même dynamique spatiale que le grand arbre avec les processus réitératifs (figure 59A), ce qui traduit une miniaturisation dans l'espace, une condensation dans le temps, des processus d'enracinement. Il en est de même au niveau aérien (KAHN 1982) : l'espèce pionnière déploie dans l'espace les axes séquentiels du modèle qui disposent leur feuillage selon une surface de réception maximale de l'énergie lumineuse, tout comme les grands arbres avec leurs réitérations par vagues successives (figure 59B). Une telle disposition des feuillages est caractéristique des espèces héliophiles.

### 3. A LA RECHERCHE DE L'EAU

Jusqu'à présent, nous avons analysé l'extension surtout horizontale du système racinaire, en fonction du milieu organique. Nous considérerons maintenant les axes racinaires qui s'enfoncent verticalement à la recherche de l'eau.

L'axe racinaire initial, outre son rôle fondamental d'élaboration du système plagiotrope, constitue une pièce du squelette racinaire. Son accroissement en épaisseur est fonction de l'accroissement des axes latéraux ; sa longueur semble liée à la profondeur de l'horizon pédologique de transit préférentiel de l'eau. Sa croissance en profondeur est rarement continue ; le méristème apical, malgré sa coiffe, subit des traumatismes qui entraînent sa mort et la production de pivots de remplacement. Ces derniers ne produisent que très rarement des macrorhizes plagiotropes.

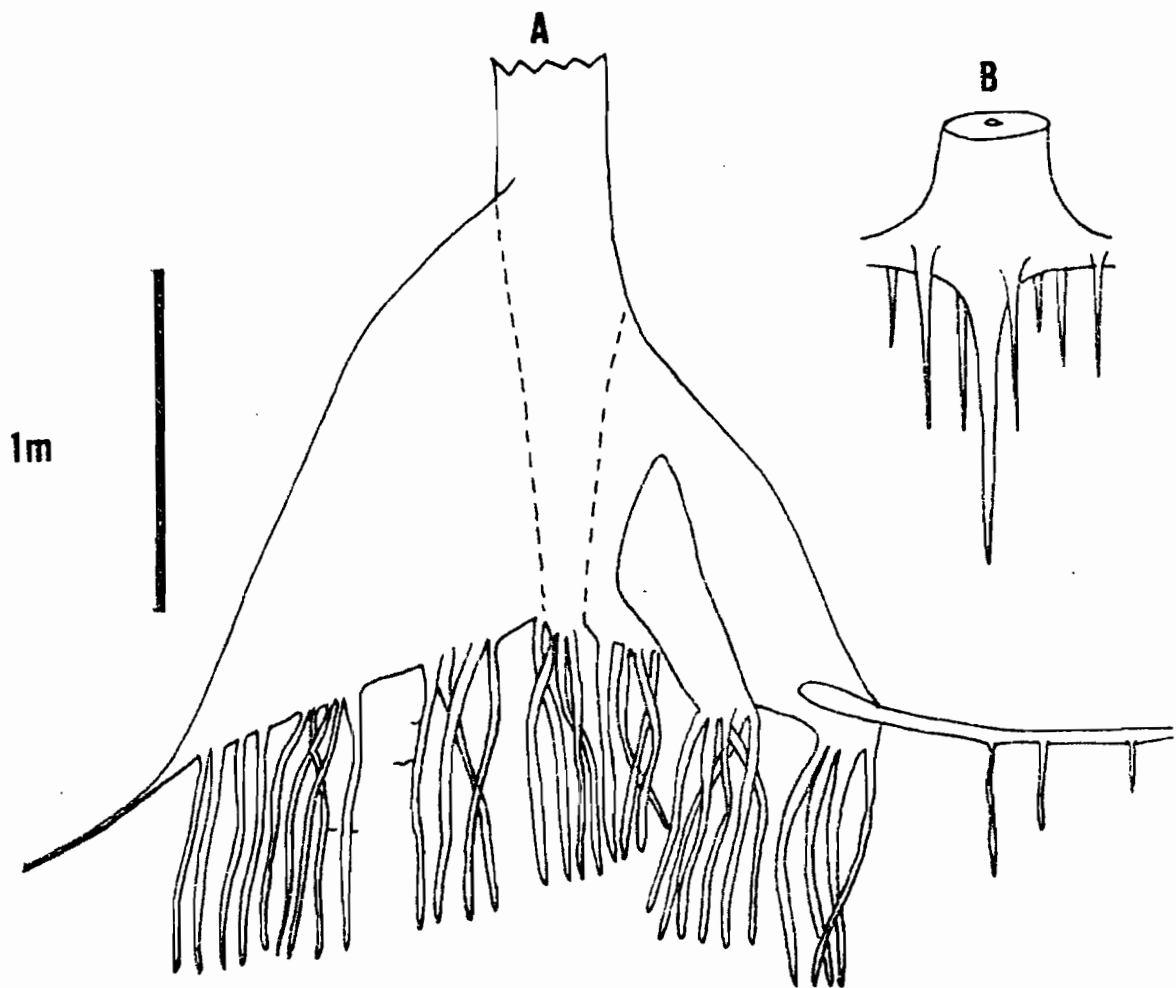


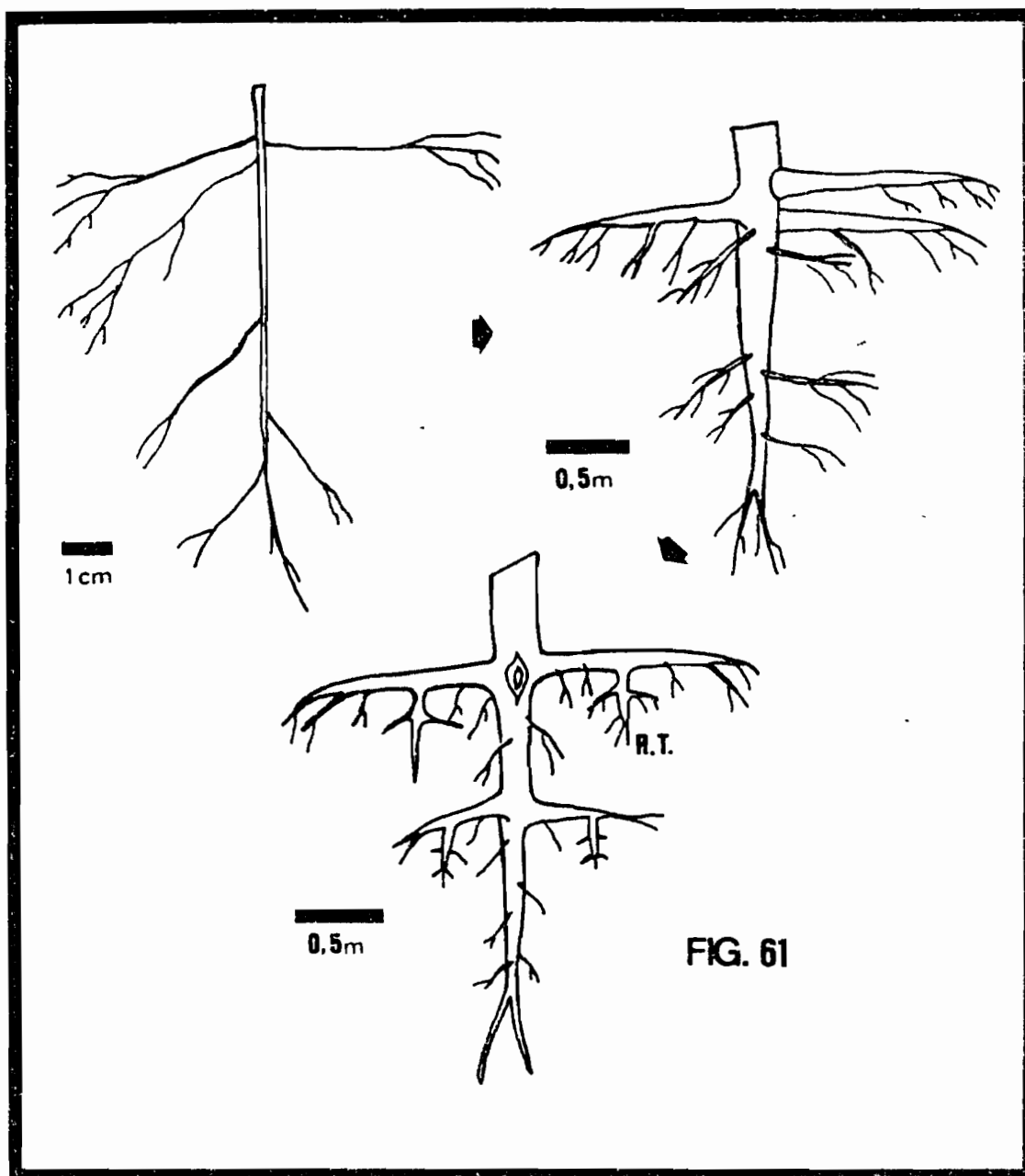
FIG. 60

Production tardive de pivots à la face inférieure des contreforts ou des principaux axes latéraux.

Ces racines à géotropisme positif sont liées à l'absorption de l'eau ; elles sont produites en fonction de l'accroissement des surfaces de transpiration qui résulte du développement de la couronne de l'arbre par réitération adaptative.

A - Cas du Niangon, Tarrietia utilis, Côte d'Ivoire

B - Cas de la Dipterocarpaceae, Dryobalanops aromatica d'Asie,  
selon HALLE et NG, 1981.



Réitération totale du système racinaire chez *Araucaria rulei* de Nouvelle Calédonie, selon VEILLON (1980).

KLINGE (1973b), en forêt d'Amazonie centrale, dénombre 67 % des plantes entre 1.5 et 5 mètres de hauteur pourvues de pivots, 75 % entre 5 et 10 mètres et 50 % entre 10 et 15 mètres. L'auteur note que ces pivots sont simples ou multiples. Il ne précise pas l'état de développement des plantes, jeunes ou adultes.

Il est fréquent d'observer, à la base des contreforts ou des principaux axes latéraux, la production tardive mais parfois abondante (figure 60A) de pivots que HALLE et NG (1981) relie à la réitération aérienne chez la Dipterocarpaceae Dryobalanops aromatica (figure 60B). Les réitérations de l'appareil aérien augmentent la surface de transpiration de la plante qui réagit en produisant de nouvelles "pompes à eau" (photo 83).

Ces macrorhizes à géotropisme positif dont la production plagiotrope est toujours réduite et souvent nulle, ne présentent pas le caractère essentiel de "l'état orthotrope" - état défini par la faculté d'établir un système plagiotrope d'exploration et d'exploitation du milieu. Nous les interpréterons comme des axes plagiotropes à géotropisme positif spécialisés pour rechercher l'eau et l'assimiler, de même qu'il existe des macrorhizes à géotropisme négatif qui constituent les axes aérifères des pneumatophores.

Il ne s'agit pas ici d'entamer une querelle de termes, mais de souligner la signification de l'orientation de croissance d'un axe : les axes voués à l'exploration et à l'exploitation du milieu se dirigeront en fonction du substrat exploitable : ils courront dans l'horizon superficiel du sol, à même la litière, monteront à l'intérieur des troncs ou sur les écorces et s'enfonceront à la recherche de l'eau ; l'axe élaborateur du système plagiotrope sera vertical, direction de croissance qui convient le mieux à la production, selon 360°, d'axes secondaires d'expansion centrifuge.

La réitération d'un axe présentant "l'état orthotrope" débouche sur l'élaboration d'un système plagiotrope et réalise alors une réitération totale du système racinaire. De telles réitérations ont été décrites chez Araucaria rulei par VEILLON (1980) (figure 61).

#### 4. ECOTOPES RACINAIRES ET AERIENS

---

Chez les Dicotylédones monocaules, le volume occupé par le système racinaire au cours de la vie de la plante peut être représenté par un cône renversé de section étroite. Cette section s'élargit chez les plantes ramifiées du sous-bois ; puis, au fur et à mesure que l'on s'élève vers la voûte forestière, le cône dont la profondeur s'accroît relativement peu, s'évase fortement vers le haut. Chez les grandes espèces arborescentes, la composante latérale du volume devient largement dominante, plusieurs pointes de cône apparaissent dans la partie centrale correspondant aux pivots secondairement produits, de même que des digitations dans la partie supérieure représentent l'exploitation des souches, écorces, troncs pourris encore en place. La reconquête de l'espace proche du tronc ne modifie pas le volume de l'écotope, cet espace ayant déjà été exploité. La figure 62 illustre ces écotopes et leurs correspondants aériens. L'écotope racinaire des palmiers ne diffèrera guère de celui des Dicotylédones. Les pivots seront remplacés par une multitude de racines verticales constituant une demi-sphère, de 1 à 2m de rayon, sous le tronc (WRIGHT 1951 ; FREMOND et ORGIAS 1952) ; les "canopy-roots" seront absentes.

Le rapport du recouvrement aérien au recouvrement racinaire, selon nos observations en Côte d'Ivoire, peut être évalué diamétralement à 1/2 pour les grands arbres aux couronnes bien développées, soit en surface à une extension trois fois plus grande des systèmes racinaires. Remarquons cependant que la surface couverte par les racines ne recouvre pas complètement un cercle, encore qu'il faille y ajouter toutes celles qui exploitent les parties aériennes de végétaux. Pour les forêts tempérées, STOUT (1956) l'évalue en surface à 4.5.

Ce rapport souligne une différence fondamentale entre les systèmes racinaires et les parties aériennes des végétaux. Les premiers peuvent exploiter un même substrat et leur écotope se recouvrir partiellement : les racines d'un arbre vont exploiter l'espace proche du tronc de l'arbre voisin et souvent d'arbres beaucoup plus éloignés ; alors que les secondes sont polarisées en fonction d'un gradient vertical d'énergie lumineuse qui exclut le recouvrement entre deux plantes d'un même ensemble structural. Une "stratification racinaire" a été montrée par STOUT (1956) entre différentes espèces tempérées des forêts d'Amérique du Nord où la litière est

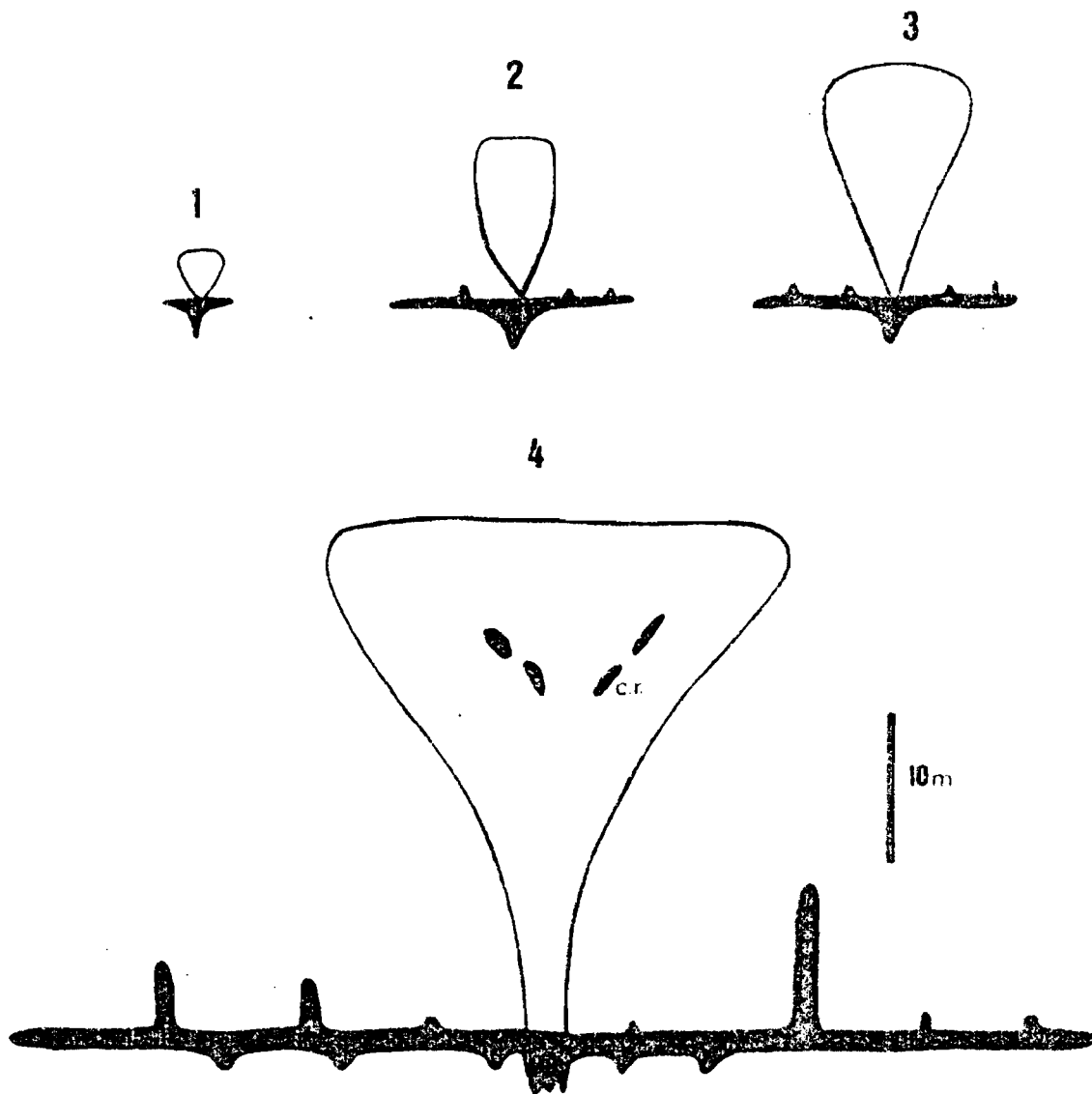


FIG. 62

Schématisation des écotopes racinaires et aériens

- 1 - plantes monocauls du sous-bois
- 2 - plantes arbustives du sous-bois, conformes à leur modèle, qui ne pratiquent pas la réitération adaptative.
- 3 - plantes arbustives du sous-bois pratiquant la réitération adaptative
- 4 - arbres de la voûte forestière (c.r. : "canopy roots", NADKARNI, 1981).

surtout composée de feuilles mortes. Il est peu probable qu'une telle stratification puisse se rencontrer, sinon ponctuellement en forêt tropicale, compte tenu du grand nombre d'espèces cohabitant, de la faible épaisseur du tapis racinaire et de la répartition bien différente de la matière végétale morte.

o o o



## CONCLUSION

### SUR L'ESPACE FORESTIER RACINAIRE

Dans un premier temps, nous avons décrit le milieu exploité par les racines, sa répartition au sein du milieu forestier et sa dynamique. Nous avons alors confronté le comportement racinaire face au substrat exploitable.

L'eau et la matière organique conditionnent la dynamique spatiale racinaire.

L'eau est dans le sol et les racines doivent atteindre les niveaux où elle se trouve disponible pour les plantes. Le pivot initial suffit dans les jeunes stades de croissance du végétal, mais l'appareil végétatif aérien se développant et, corrélativement, les surfaces de transpiration augmentant, la plante produit d'autres axes racinaires qui s'enfoncent dans le sol à la recherche de l'eau.

La matière organique se concentre dans les dix premiers centimètres du sol ; la matière végétale en décomposition s'accumule au niveau du sol ou dans la végétation : les troncs des arbres morts en place, les terreaux d'écorces, les palmiers collecteurs de litière, etc... Ce milieu est bouleversé au rythme du cycle sylvigénétique. Dans la forêt bien développée, l'exploitation racinaire se localisera non seulement dans et sur le sol, mais aussi dans la végétation, alors que dans un chablis récent et durant les premières phases de cicatrisation, elle se situera au niveau de la litière et des bois tombés.

Deux types d'axes racinaires ont été retenus : les macrorhizes et les brachyrhizes, définis selon des critères morphologiques et anatomiques. Ils présentent respectivement les fonctions de conduction et d'assimilation ; ils apparaissent comme le symétrique fonctionnel de l'appareil aérien. Le rapprochement entre les brachyrhizes et les feuilles, s'il ne

dépasse pas le cadre de la simple analogie, met en relief une hiérarchie dans la spécialisation de la racine, de l'axe conducteur à l'axe assimilateur. Nous avons ainsi été conduits à définir deux états : "l'état orthotrope" qui s'applique à l'axe primaire, racinaire ou caulinaire, dont la fonction, qui le définit, est d'établir un système racinaire latéral ; ce dernier présente "l'état plagiotrope" qui regroupe les macrorhizes explorant le milieu et les brachyrhizes l'exploitant.

Le système racinaire plagiotrope est produit à partir d'un axe vertical enfoncé dans le sol. Il rayonne autour de cet axe selon une progression centrifuge. Mais le dépôt de litière se poursuit dans les zones proches du tronc délaissées hors de portée des méristèmes racinaires existants. De nouveaux axes sont alors produits. La réitération est la stratégie opportuniste qui permet au système racinaire de s'adapter au mode de distribution de la matière végétale morte.

La production racinaire apparaît bien être une fonction de la matière organique utilisable par la plante.

Le Cecropia sciadophylla est un exemple aisément observable : lorsqu'il pousse au bord des pistes sur les remblais gravillonnaires, il ne produit que quelques racines échasses ; par contre, en peuplement dense, fournissant lui-même une abondante litière, le nombre de racines est nettement plus élevé.

Ce dernier point soulève une question fondamentale pour la compréhension de la dynamique racinaire : dans quelle mesure le substrat organique exploitable détermine-t-il la production racinaire et comment ?

De nombreux faits, parfois spectaculaires, laissent penser à un phénomène d'attraction : tel Cecropia obtusa de la forêt guyanaise qui envoie directement une racine échasse dans la base d'un palmier collecteur de litière situé à 1.5 m de son tronc (photo 84) ; tel arbre qui développe deux racines à partir du tronc pour exploiter du bois mort tombé à son pied (photo 85), alors que, normalement, l'espèce ne produit pas de racine échasse. La production racinaire à partir du tronc est, dans ce cas, directement liée à la source de matière organique.

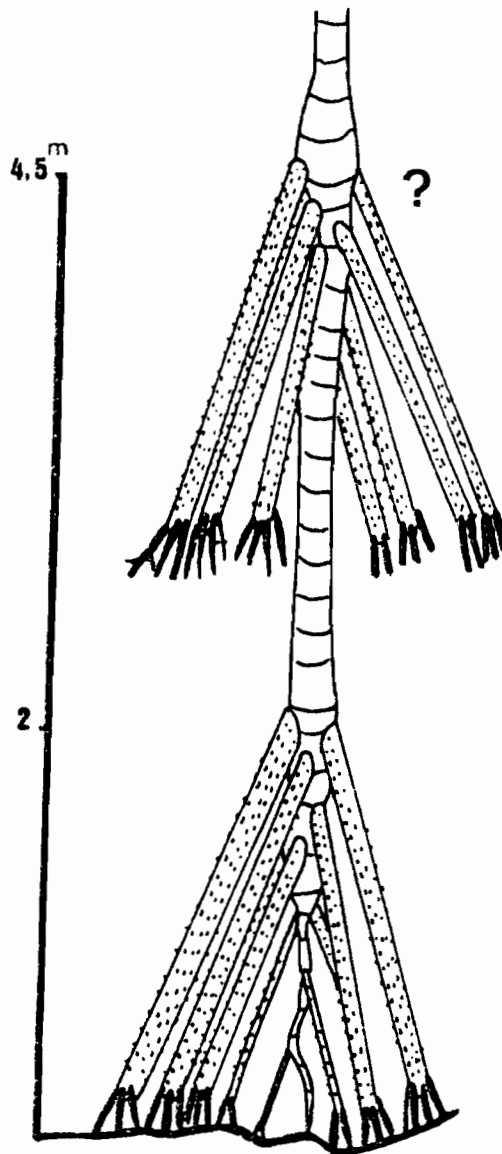


FIG. 63

Production racinaire aberrante chez le palmier Iriartea exorrhiza  
 Environ de Saül, "circuit Galbao" Guyane française (février 1975).

Mais il y a aussi, à l'opposé, les productions racinaires indépendantes de tout substrat exploitable, non moins spectaculaires, qui, dans la plupart des cas observés, paraissent avoir une origine traumatique. Nous illustrerons le cas d'un palmier, Iriartea exorrhiza, de la forêt guyanaise (Saül), situé sur une crête, qui produit un nouveau cône de racines échasses à 4.5 m au-dessus du sol ; chacune de ces échasses "suspensives" à la même morphologie que celles du cône inférieur, et, ce qui est frappant, elles sont ramifiées à l'apex et couvertes des racines épineuses qui ne se développent, normalement, que lorsque l'échasse atteint le sol et y pénètre (figure 63).

Des productions racinaires indépendantes de tout substrat exploitable sont fréquemment observées à la base des branches réitérées (photo 86) ; lorsqu'elles sont produites près du sol, ou dans la voûte de la végétation sous les manchons d'épiphytes, ces racines se ramifient et jouent pleinement leur rôle (TORQUEBIAU 1979).

Ces cas de production racinaire indépendante du substrat organique, liées à des traumatismes ou à des réitérations caulinaires montrent bien qu'un facteur endogène, de nombreux travaux physiologiques l'ont démontré, déclenche la rhizogénèse.

L'opportunisme racinaire qui se traduit par une stratégie essentiellement réitérative témoigne que le milieu organique conditionne l'enracinement, comme la lumière, dans la voûte forestière, commande le développement des cimes. La compréhension de la dynamique ne pourra réellement progresser que si les relations intimes entre le milieu organique et la production racinaire sont éclaircies.

Des arbres de la voûte forestière aux arbustes du sous-bois, on assiste à une simplification des processus d'enracinement qui s'accompagne de la simplification de la ramification de l'appareil aérien : les processus de réitération disparaissent, l'appareil végétatif se réduit aux axes séquentiels, puis au seul tronc chez les plantes monocaules. Un fait est remarquable : les arbres qui ignorent la réitération adaptative ne produisent pas ou peu de nouveaux axes racinaires plagiotropes pour recoloniser l'espace proche du tronc. Les processus réitératifs, absents au niveau aérien, s'avèrent être réduits, voire inexistantes au niveau racinaire.

L'espace forestier racinaire dépend principalement de la distribution de la matière végétale morte en décomposition, qui est liée au cycle sylvigénétique, mais aussi au rythme de défoliation des espèces dont l'interférence est globalement peu sensible en forêt tropicale humide contrairement aux forêts tempérées.

La profondeur d'enracinement dépend de la nature du sol qui, physiquement, peut s'opposer à la pénétration racinaire et qui conditionne l'eau disponible pour les végétaux.

Au terme de cette étude, la rhizosphère et ses niveaux d'exploitation n'apparaissent plus être essentiellement distribuées dans le sol, mais aussi sur le sol et dans la végétation. Nous ne disposons pas de données quantifiées, il nous semble, cependant, que la masse des chevelus racinaires exploitant l'espace aérien ne doit pas être négligeable et qu'une évaluation quantitative devrait significativement traduire son importance fonctionnelle.

Pour conclure, nous développerons l'image classique d'un tapis forestier couvrant les sols plus qu'il ne les pénètre et trouvant en lui-même la majeure partie de ses ressources.



## CONCLUSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES

---

Les espaces aériens et racinaires de la forêt tropicale humide ont été traités en deux parties distinctes. En effet, au schéma de symétrie fonctionnelle de l'arbre - deux systèmes assimilateurs (feuillages et chevelus racinaires) reliés par un système conducteur (branches, troncs et macrorhizes) - ne correspond pas une symétrie d'organisation des 2 espaces.

L'architecture forestière est conditionnée par une source d'énergie lumineuse unilatérale ; le développement d'un arbre constitue un écran qui module cette énergie ; la sylvigénèse établira et détruira de tels écrans qui interféreront sur le développement des plantes.

Au niveau souterrain, l'exploration est possible dans toutes les directions, elle est limitée en profondeur selon la nature des sols et se concentre en surface où s'accumule la matière végétale morte.

Par ailleurs, ce traitement en deux parties distinctes traduit également deux degrés d'intégration. L'analyse architecturale de l'espace aérien s'appuie sur des notions déjà bien acquises (architecture des arbres, architecture forestière, cycle sylvigénétique, etc...). Sous un angle comparatif, elle traite d'exemples originaux et contribue à mieux définir ces notions. La seconde partie "trace un layon" dans une forêt quasi-vierge et pose les premières bases pour une compréhension de l'espace racinaire.

L'analyse de l'espace aérien apporte des éléments de réponse à trois grands thèmes de la biologie forestière tropicale : la variabilité architecturale au sein d'une même forêt ; la variation architecturale entre forêts ; la diversité en types biologiques et en espèces.

Face au massif forestier, le relevé, toujours ponctuel, représente une bien faible surface. Evaluer la variabilité de l'architecture forestière et de ses paramètres quantitatifs est l'unique voie permettant l'extrapolation des données ponctuelles à des espaces plus vastes. Encore faut-il connaître l'importance relative des facteurs qui conditionnent cette variabilité : le cycle sylvigénétique et le modelé (topographie et sols).

Confrontant les forêts du monde, WHITMORE (1982) souligne leur dynamique commune, "there is a basic similarity of patterns in space and time because the same processus are at work", l'auteur remarque également "the great differences in structural complexity and floristic richness."

La comparaison de forêts tropicales géographiquement distinctes a souligné les différences architecturales et, pour l'Amazonie brésilienne, a montré que la variation intracontinentale peut être considérable conduisant à des types forestiers bien caractéristiques.

La comparaison de ces forêts avec celles du Sud-Ouest ivoirien dégage un plus grand développement des arbres africains dont les fortes branches-maîtresses dominent l'espace entre 15 et 30 m de hauteur. Cette caractéristique architecturale se retrouve en forêt asiatique et ressort bien des profils dessinés par F. HALLE et son équipe. Elle paraît bien être l'une des différences majeures entre les forêts de l'Ancien et du Nouveau Monde.

Les forêts si différentes d'Amazonie brésilienne ont permis d'établir des relations entre l'architecture forestière et l'absence, la présence ou l'abondance de certains types biologiques. L'analyse de ces relations conduit à mieux définir les tendances adaptatives des plantes forestières.

Notre tentative, à ce propos, reste modeste. Suite aux approches de FEDOROV (1966), ASHTON (1969, 1977), OLDEMAN (1974a et b), de GRANVILLE (1978), à celle de MOORE (1973a) resituant les palmiers dans les écosystèmes forestiers tropicaux, nous nous sommes efforcés de comprendre comment la végétation peut interférer sur l'évolution de ses propres constituants.

L'étude des Monocotylédones forestières et celle de la flore des inselbergs de Guyane française conduisent de GRANVILLE (1978) à établir un rapprochement entre :

- "les événements dont la durée se mesure en millénaire qui ont un rôle prépondérant dans la dynamique de la flore par le jeu de la spéciation... ce sont les pulsions climatiques et les déplacements des zones climatiques ;
- les événements dont la durée se mesure en années qui assurent la dynamique de la végétation, par exemple les chablis en forêt, les feux dans les savanes, l'assèchement annuel de certains marais."

C'est à ce deuxième groupe d'événements que nous nous sommes rapportés.

La stratification forestière, dans sa compréhension dynamique, implique un gradient d'adaptation à des niveaux d'énergie lumineuse plus faible, tandis que le cycle sylvigénétique procédant par chute d'arbre et cicatrisation des trouées a entraîné la spécialisation des plantes cicatricielles héliophiles dont l'installation et le plein développement dépendent des dimensions du chablis. Trop petite, la trouée est colmatée par les feuillages des arbres périphériques, les espèces pionnières qui ont germé ne peuvent alors plus se développer.

Ainsi, au travers du cycle sylvigénétique, l'architecture forestière est conditionnée par les dimensions des arbres. L'absence, la présence ou l'abondance de très grands arbres ont pour conséquence la formation de niches végétales différentes qui induisent de nouveaux comportements et, dans une certaine mesure, déclenchent les processus de spéciation.

L'exemple des palmiers acaules d'Amazonie est certes limité, mais ces espèces sont les plantes les plus abondantes d'un sous-bois qu'ils envahissent littéralement.

L'architecture forestière intervient également dans la répartition géographique des espèces. Nous avons développé l'exemple du Babaçu (Attalea speciosa) : dans la région du Tocantins étudiée, il remonte vers le Nord à la faveur des défrichements le long de la transamazonienne et pénètre les forêts à Bertholletia excelsa en s'installant dans les chablis de grandes dimensions qu'il envahit (photo 33). L'abondance de ce palmier est telle que les jeunes arbres héliophiles seront étouffés et deviendront plus rares. En forêt d'Amazonie centrale, la surface réduite des chablis s'oppose à la pénétration des grands palmiers arborescents (Attalea regia, Astrocaryum aculeatum) pourtant abondants dans les végétations secondaires voisines. De GRANVILLE (1978) et MARTINEZ (1980) considèrent fort justement le peuplement de palmiers comme marqueurs d'un état sylvigénétique. Ces palmiers caractérisent également les différents types architecturaux forestiers et interviennent dans leur transformation. En fait, les plantes pionnières cicatricielles, selon leur nature, surtout leur aptitude à réaliser des peuplements denses, s'opposent à l'installation de nombreuses espèces arborescentes héliophiles et dans cette optique, conditionnent la floristique et l'architecture de la forêt.

L'architecture forestière favorise ou limite le développement de certains types biologiques et en retour, ces formes interfèrent sur l'écosystème forestier. Ces considérations, encore embryonnaires, nous semblent essentielles pour comprendre l'évolution des forêts tropicales, au sein d'un même massif forestier. L'Amazonie est, en ce sens, un terrain de recherches privilégié.

Cette analyse architecturale comparée devrait donner suite à une étude écologique comparée dont deux aspects justifieront tout l'intérêt :

- les palmiers acaules, si abondants en Amazonie centrale, mais absents des forêts du Tocantins étudiées, collectent une fraction de la litière foliaire qui n'est pas négligeable : la distribution de l'exploitation racinaire, mais aussi la répartition de la faune de la litière s'en trouvent influencées (F. LUIZÃO, INPA, Manaus, obtient des résultats en ce sens).
- l'architecture de la forêt d'Amazonie centrale, où les diamètres entre 0,15 et 0,6 m sont très représentés, où les feuillages occupent densément l'espace, où enfin les palmiers acaules envahissent le sous-bois jusqu'à 4m de hauteur, intercepte 22 % des précipitations (FRANKEN et al. 1982). DUCREY et FINKELSTEIN (1983) obtiennent une interception de 6,6 % en forêt guyanaise de la piste de Ste Elie. Dans cette dernière, nous avons estimé entre 400 et 500 le nombre de palmiers à l'hectare de plus de 1 mètre de haut, alors que dans la forêt d'Amazonie centrale où les pluviomètres étaient installés, c'est plus de 2100 palmiers par hectare qui monopolisent l'espace, concentrés dans le sous-bois entre 1 et 10 m de haut.

Ce travail a développé l'utilisation de la méthode morpho-structurale. Pour poursuivre l'analyse des forêts tropicales humides, nous préconisons une méthode descriptive et analytique intégrée qui articulera le profil dessiné pour l'illustration, la méthode de la mosaïque pour qualifier l'état sylvigénétique de la forêt, la méthode morpho-structurale pour décrire et analyser le contenu architectural de chaque phase sylvigénétique.

Il faudra informatiser cette méthode morpho-structurale. Sa structure s'y prête tout à fait. J.F. RICHARD oeuvre en ce sens sous la forme d'une banque de données utilisables pour le géographe. Le botaniste demandera un système analytique permettant, par exemple, de "sortir" une espèce avec les principales diagnoses dont elle fait l'objet, aux différents niveaux, et en fonction de l'architecture forestière : il obtiendra ainsi le tempérament de l'espèce par la simple combinaison du relevé floristique et de cette description morpho-structurale. C'est en ce sens que nous avons présenté de volumineuses annexes (KAHN 1982), correspondant aux parcelles de reconstitution de la forêt qui permettent de suivre l'espèce et son degré de développement aux différents niveaux de la végétation où elle fut observée.

La méthode présentée de description morpho-structurale et d'analyse dynamique des forêts tropicales devrait trouver avenir dans cette voie ; elle constitue un canevas descriptif simple et d'une très grande souplesse d'utilisation qui peut aisément s'articuler aux données floristiques, ou, comme nous l'avons fait, aux données quantitatives, décrivant des volumes de végétation à l'échelle de la sylvigénèse.

Au plan racinaire, nous avons déjà souligné l'intérêt que présente une quantification des axes racinaires situés dans la végétation, au-dessus du sol, qui, évaluée en pourcentage de fines racines, donnerait une idée de l'importance de cette "autodigestion". Une telle évaluation quantitative devrait être effectuée aux différentes phases de la sylvigénèse.

Des mesures de productivités racinaires devraient être réalisées par espèces, selon leur stade de développement et en fonction de leur situation dans l'architecture forestière.

A cette fin, LYFORD et WILSON (1966) ont conçu, en forêt tempérée (HARVARD Forest), un véritable rhizotron : une tranchée est isolée dans une tente qui permet de conditionner l'atmosphère et de suivre la croissance des racines canalisées dans un système de gouttières. Cette technique est lourde et difficilement transposable en forêt tropicale humide.

Pour les jeunes plantes, plusieurs systèmes ont été mis au point : le mini-rhizotron de RIEDACKER (1974), les "perforated soil systems" (VAN DEN TWEEL, et SCHALK 1981 ; BOSCH 1981). Ces techniques plus légères permettent une étude de la croissance sous conditions totalement contrôlées, mais elles sont limitées aux jeunes stades de développement des arbres : de telles études "fines" débouchent sur une réelle compréhension des processus de mise en place des systèmes racinaires : déterminismes morphogénétiques, apparition et développement des mycorrhizes, rythmes endogènes, etc... ; les moyens nécessaires à leur réalisation ne peuvent être justifiés que par l'étude d'essences à haute valeur économique. La simple excavation des systèmes racinaires telle que nous l'avons pratiquée - qui peut être améliorée par un système de lavage nécessitant alors une pompe à eau, la proximité d'un ruisseau, le choix d'arbres situés sur pente à forte déclivité pour que l'eau du lavage puisse s'écouler - apportera encore de précieuses informations sur le comportement racinaire de la forêt tropicale humide.

Le déterminisme écologique de la production racinaire reste l'une des grandes énigmes. La production de feuillage est incontestablement liée à l'énergie lumineuse ce que traduit le processus de réitération adaptative. De nombreuses observations indiquent que la production racinaire est une fonction de la matière végétale morte. Elle est également dépendante du développement de l'appareil aérien, un système de freinage et d'amplification gérant la production des deux systèmes (OLDEMAN 1974a, RIEDACKER 1975).

Dans cette optique, l'étude des systèmes racinaires devrait conduire à une meilleure compréhension des phénomènes de compétition en forêt.

Le système racinaire couvre une surface plus grande que la projection de la couronne. La formation d'un chablis et le dépôt de matière organique qui résulte de la chute de l'arbre, mettront en compétition, au niveau racinaire, des émergents voisins du chablis et les arbres cicatriciels qui y poussent ; par ailleurs, une fois la compétition pour la lumière terminée, l'arbre dominant subira encore la compétition racinaire mettant en jeu toutes les plantes environnantes.

Une forêt est un ensemble de végétaux intimement liés en une véritable symbiose. Au niveau aérien, le développement des uns, héliophiles, conditionne l'installation et la croissance des autres, sciaphiles, dont "l'usine photosynthétique" ne rend bien qu'à faible intensité lumineuse. Cette liaison est encore plus frappante au niveau racinaire : les jeunes générations digèrent sur pied les plus anciennes.

La matière végétale morte est recyclée en matière végétale vivante. Cette transformation ne se juxtapose pas à la vie et à la mort des individus, mais à celles des feuilles et du bois. L'arbre du passé, encore en place dans l'architecture, revit déjà dans les ensembles d'avenir.

La forêt s'hétérogénéise pour se maintenir. Une plantation monospécifique d'arbres n'a pas d'avenir en tant que groupement végétal. Une forêt secondaire où les arbres ont le même âge tient son futur dans les longévités différentes des espèces dont les morts s'étageront au cours du temps et engendreront la dynamique forestière : le peuplement arborescent initial homogène au plan architectural s'hétérogénéisera en une mosaïque d'architectures différentes.

Ainsi, sous un macroclimat des plus homogènes, la forêt tropicale humide crée sa propre hétérogénéité, dans l'espace et le temps, en engendrant une dynamique successionnelle où les plantes pionnières ont pour rôle de rétablir le microclimat, véritable "milieu interne", nécessaire aux plantes du sous-bois.

C'est au travers de cette dynamique successionnelle, conditionnée par les dimensions des chablis et donc par celle des arbres, que le système se transformera, en conservant un même schéma dynamique, mais variant dans ses modalités et la nature de ses constituants. La moindre incidence des facteurs climatiques ou anthropiques pourra être amplifiée par le seul jeu du système.

La caractérisation des forêts tropicales par les dimensions des grands arbres, leur fréquence, les dimensions des chablis, les types biologiques remarquables, etc... devrait, dans cette optique, être standardisée. Les différentes études architecturales ne seront guère utilisables, si elles n'établissent un bilan du massif forestier étudié ; ceci est encore plus crucial pour celles traitant des lianes, des palmiers, des épiphytes, etc...

Pour conclure, au-delà de toute méthode, de toute orientation, nous appelons à une réflexion commune qui fixera les renseignements que toute recherche forestière doit impérativement donner pour que soient enfin intégrées, dans une compréhension biologique actualisée, les informations de plus en plus nombreuses recueillies sur la forêt tropicale humide.

o O o

## NOTES

*À remettre à leur page*

### Note 1. p. 30

TANSLEY (1935) distingue des successions autogènes, "autogenic succession, when the dominating factors of change depend directly on the activities of plants themselves, et allogène, "allogenic succession, when the dominating factors are external to the plants." Toutes les ambiguïtés ne sont cependant pas levées, car comment considérer la succession après essartage et brûlis où le facteur dominant de changement est l'homme, mais où les facteurs d'évolution de la végétation ne dépendent que des végétaux, tel stade de la succession conditionnant tel autre ?

Il en est de même, dans une certaine mesure, de l'autorégénération forestière par chute d'arbre et cicatrisation de la trouée dont le déroulement constitue bien une succession autogène mais dont le point de départ peut être un facteur allogène comme le vent qui déracine les arbres. L'auteur revient d'ailleurs sur ses définitions : "I think, that autogenic and allogenic factors are present in all successions."

### Note 2. p. 31

Cette spécialisation est analysée par BOARDMAN (1977) au plan de l'activité photosynthétique : "plants which occupy shaded habitats are incapable of high photosynthetic rates, but they perform efficiently at low light intensities. Plants that grow under high light intensities in their native habitats have a high capacity for photosynthesis at a saturating light intensities, but they show lower rates of net photosynthesis than shade plants at low light intensities." Et l'auteur de conclure : "the ability within a genotype can be considerable." Ainsi, sous le terme sciaphile, nous engloberons les espèces strictement d'ombre et celles, arbustives et herbacées, qui y sont tolérantes, et qui, dans les niveaux inférieurs de la forêt, tout comme les premières, sont effectivement spécialisées pour fonctionner à un niveau de plus faible énergie. Ces espèces, lorsqu'elles disposent d'une énergie plus élevée, ne réalisent un développement plus fort que dans certaines limites, c'est plus au niveau de la démographie de l'espèce que le surcroît énergétique se ressent. Ceci est

particulièrement net chez les palmiers du sous-bois (de GRANVILLE 1978 ; MARTINEZ 1980 ; cf. Chapitre 3 et 5) et chez de nombreuses herbacées forestières (Zingiberaceae, Marantaceae, Gramineae, etc...).

Note 3. p. 32

GODRON (1971) critique la définition de PIAGET en insistant, à juste titre, sur le fait que, sans support méthodologique, elle reste "non opératoire":

"Au contraire, quand la définition de la structure s'accompagne d'une méthode qui permet d'analyser les rapports entre les parties du système, BOUDON (1968) dit que la définition devient effective - même si elle n'est qu'indirecte - en particulier quand elle résulte de l'analyse du milieu étudié. Dans ce cas, l'objet que l'on se propose d'analyser doit être conçu comme système, c'est-à-dire comme une totalité composée d'éléments interdépendants. La végétation peut être ainsi conçue comme système, et sa structure sera alors définie "effectivement" par la méthode d'analyse mise en oeuvre."

Les deux attitudes ne sont pas contradictoires, PIAGET (1968) formule sa définition à partir de la confrontation des structuralismes de diverses sciences, bien différentes par leurs méthodes, ce qui entraîne d'ailleurs la pluralité des structuralismes, et la tentative de l'épistémologue d'en dégager les bases communes.

La structure forestière sera effectivement définie par la méthode morpho-structurale proposée.

Note 4. p. 38

(du grec phuton : plante, et plektos : souder).

Note 5. p. 41

(du grec horizein : borner, et plektos : souder).

On doit ce terme, hoplexol, à J.F. RICHARD, (cf. RICHARD et al. 1977). Il présente l'intérêt, pour le géographe, et cette méthode a été conçue dans le cadre d'une réflexion interdisciplinaire, 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) du géologue, lorsqu'ils décrivent le milieu naturel, ils procèdent tous, en fait, par la description de "couches".

Note 6. p. 44

Les néologismes sont construits de la manière suivante :

- éléments assimilateurs : préfixe + physe (du grec phusis : expansion)
- éléments conducteurs : préfixe + agé (du grec agogos : qui conduit)

Note 7, p. 45

(du grec palin : de nouveau).

NOTE 8. p. 49

Nous tirons les définitions de HALLE<sup>1</sup> et OLDEMAN (1970).

Modèle de HOLTUM : Cas des espèces "à la fois monocaules et monocarpiques."

Modèle de CORNER : Cas "des espèces monocaules à inflorescences latérales ; plus généralement : aux espèces monocaules dont la sexualité n'arrête pas la croissance."

Modèle de CHAMBERLAIN : "se définit par sa structure articulée linéaire : chaque axe ne donne naissance qu'à un article fils ; en outre, chacun des articles successifs est issu, non plus de la base de l'article précédent, mais de son sommet, sous l'inflorescence terminale. Les articles sont monocarpiques."

Modèle de LEEUWENBERG : "ce modèle diffère du précédent en ce que chacun des articles successifs donne naissance, non plus à un, mais à plusieurs articles fils qui se partagent l'espace disponible ; la structure articulée linéaire cède la place à une structure articulée tridimensionnelle."

Modèle de ROUX : "le tronc est un monopode orthotrope, sur lequel les branches sont insérées de façon continue ou diffuse ; la phyllotaxie du tronc est spiralée. Les branches sont plagiotropes... à phyllotaxie distique ou tendant vers la phyllotaxie distique."

Modèle de MASSART : il se distingue du précédent par la croissance rythmique du tronc qui confère aux branches une disposition verticillée ou sub-verticillée.

Note 9. p. 52

(du grec pro : avant).

Note 10. p.54

Modèle de TROLL : "Tous les axes aériens présentent les caractères habituellement conférés par la différenciation plagiotrope : croissance horizontale, dorsiventralité, phyllotaxie distique ou tendant vers la disposition distique, propriété de former des fleurs lorsque l'arbre est adulte."  
(HALLE et OLDEMAN 1970).

NOTE 11. p.54

Chez de nombreux arbres, ces premières réitérations tomberont et ne seront pas à l'origine des fourches majeures (HALLE et al. 1978).

Note 12. p.54

ROSKOSKI (1981) montre que le couvert d'épiphylls est inversement lié au nombre de jeunes feuilles chez des caféiers, Coffea arabica, poussant sous un ombrage végétal, et que le nombre de feuilles couvertes d'épiphylls chute quand la plante est exposée à la pleine lumière.

Note 13. p.58

L'écotope, notion définie par OLDEMAN (1974b), s'applique au volume occupé par la plante durant sa vie.

Note 14. p.58

(du grec monos : seul).

Note 15. p.61

(du grec pleios : abondant).

Note 16. p.62

(du grec stulos : colonne).

Note 17. p. 63

(du grec dendrite : branche).

Note 18. p. 63

(du latin stipes : tige).

Note 19. p. 63

(du grec Ophis : serpent).

Note 20. p. 64

(du grec neos : nouveau et phuton : plante). Nous avons construit le néologisme avec un autre radical pour marquer le fait que nous ne considérons plus des systèmes assimilateur et conducteur, mais l'ensemble de la partie aérienne du végétal.

Note 21. p. 64

(du latin gramen : gazon).

NOTE 22. p. 64

(du grec : phorein : porter, phuton : plante) cf. note 20.

Note 23. p. 64

(du grec : koros : foin, herbe + suffixe).

Note 24. p. 65

(du grec : nekros : mort, phuton : plante).

Note 25. p. 68

(du grec : stigmata : marque, piqure).

Note 26. p. 70

"On pourra se demander quel crédit peut être accordé à des mesures subjectives... Les psychologues en particulier, ont beaucoup étudié ce type de variables. Leurs travaux ont montré que les mesures effectuées

sont au moins aussi fiables et reproductibles que celles qui sont données par bien des appareils, et même d'appareils de laboratoire dont la précision est souvent illusoire." C'est en ces termes que DAGET (1978) commente les mesures effectuées "à l'oeil".

Note 27. p. 82

Il s'agit du volume total de l'arbre au-dessus du sol comprenant le tronc et les branches jusqu'à 4 cm de diamètre inclus. Ce volume comprend l'écorce de l'arbre.

Note 28. p. 116

Nous y avons joint le relevé S1 (cf. tableau 5) qui ne présente qu'un seul ensemble structural au-dessus de 15m dont les feuillages sont surcimés par de jeunes arbres constituant un deuxième ensemble arborescent.

Note 29. p. 131

Entre parenthèses, nous reprenons l'information codée pour faciliter la lecture des tableaux. Il ne s'agit pas d'utiliser un "double vocabulaire". Remarquons d'ailleurs que le "paliphyse" ne signifie pas ensemble structural, mais ne se rapporte qu'aux feuillages de cet ensemble.

Note 30. p. 142-220

Les données quantitatives sur le peuplement de palmiers et ses relations avec la topographie et les sols en forêt d'Amazonie centrale, sont tirées d'un travail conduit avec la collaboration de A.C. SANTOS.

Note 31. p. 142

Nous avons identifié cette espèce comme Astrocaryum javarense Trail ex Drude. Elle correspond également aux descriptions de A. farinosum Barbosa Rodr. dont les feuilles et le pédoncule inflorescentiel sont cependant plus grands, et à celles de A. sociale Barbosa Rodr., les trois espèces étant signalées acaules. WESSELS BOER (1965) met ces deux dernières en synonymie avec A. sciophilum (Miq.) Pulle qui élabore un tronc de 3 à 4m de haut. BURRET (1934) rapproche A. farinosum de A. sciophilum et A. sociale de A. javarense.

## Note 32. p.201

Terme utilisé dans le langage botanique brésilien pour qualifier ces forêts envahies de lianes : "cipoal" ou "mata" (forêts) de cipó" (cf. Projeto RADAM BRASIL).

## Note 33. p.213

VOOREN (1979) distingue en forêt ivoirienne quatre types de tempéraments selon les exigences en lumière (ou la tolérance à l'ombre, cf. note 2) pour la germination, la croissance et le développement.

|                       | germination | croissance | développement |
|-----------------------|-------------|------------|---------------|
| totalement héliophile | +           | +          | +             |
|                       | -           | +          | +             |
| à                     | -           | -          | +             |
| totalement sciaphile  | -           | -          | -             |

(+ : exigence d'une forte énergie lumineuse).

## Note 34. p.259

Chez le grand arbre Pycnanthus angolensis, les axes latéraux (ordre II) sont ceux de la séquence architecturale, de même que la plupart des axes d'ordre III, qui, sur la branche âgée, deviennent réitératifs.

## Note 35. p.275

MOORE (1973b) signale 837 espèces en 64 genres pour l'Amérique du Sud ; 132 espèces en 29 genres pour Madagascar, Les Mascareignes et les Seychelles. WHITMORE (1973) donne 220 espèces en 34 genres pour la Malaisie, 21 espèces en 10 genres pour Ceylan, qu'il oppose à la pauvreté africaine : 50 espèces en 15 genres.

## Note 36. p.277-278

Entre parenthèses figurent les espèces reconnues ou maintenues par BURRET (1934) et mises en synonymie depuis (cf. WESSELS BOER 1965).

Note 37. p. 278

Nous pourrions y joindre Astrocaryum mexicanum, espèce monocaule du sous-bois de la forêt tropicale humide mexicaine (cf. PINERO et al. 1977 ; MARTINEZ 1980).

Note 38. p. 278

Astrocaryum sp1 est en collection à Manaus (INPA Ecologia) sous le n° FK 751, voir la photo 51.

Astrocaryum sp2 a été récolté en Guyane française (Saül) et déposé à l'herbier de Cayenne- ORSTOM sous le n° J.J. de GRANVILLE 5406.

Note 39. p. 279

Ces considérations valent pour les seules espèces amazoniennes du genre. Notre objectif est ici de cerner les différentes adaptations au sein du milieu forestier tropical humide.

A partir des indications des flores (DRUDE 1881 ; BARBOSA RODRIGUES 1903 ; BURRET 1934 ; MACBRIDE 1960 ; WESSELS BOER 1965, 1971), il est délicat de généraliser ces considérations. Toutes les espèces n'ont pas fait l'objet d'observations écologiques qui, lorsqu'elles sont données, restent souvent fort imprécises. Nous pouvons néanmoins constater que les espèces du sous-genre Pleiogynanthus sont arborescentes avec un tronc fortement développé ou pouvant être acaules, mais se rencontrent alors dans les végétations ouvertes comme les bas-fonds forestiers, forêts basses sur sable ou dans des régions plus sèches que le secteur tropical humide. Les espèces du sous-genre Monogynanthus sont fréquentes dans le sous-bois des forêts denses sur sol drainé, certaines se rencontrent dans les zones périodiquement inondées, d'autres en sous-bois de forêt d'altitude, voire en région plus sèche ; très peu d'espèces toutefois sont signalées arborescentes, la majorité des espèces sont acaules ou avec un court tronc.

Note 40. p. 280

Bactris simplicifrons témoigne d'une grande variabilité morphologique. En Guyane française, ce petit palmier présente des feuilles dont le limbe est divisé, composé de trois paires de folioles ; en Amazonie centrale et en Amazonie du Pará, nous l'avons toujours rencontré avec le limbe des feuilles bifide mais entier (Photo 57).

Note 41. p. 300

En région plus sèche, l'eau conditionne la rhizosphère (DONSELLAR- ten BOKKEL HUININK 1966).

Au niveau de la différenciation des axes racinaires, l'eau est à l'origine de la remarquable adaptation aux sols hydromorphes que sont les pneumatophores.

Note 42. p. 300

De même "qu'en forêt tempérée vierge", comme le souligne GALOUX (1963) : "en hêtraie non touchée par l'homme, on peut se rendre compte de l'imposante masse ligneuse morte toujours présente."

Note 43. p. 308

Une révision bibliographique du rôle des animaux sur la litière et les sols est présentée in UNESCO (1979).

Note 44. p. 315

Les contreforts ont passionné les botanistes tropicalistes. En particulier, la valeur adaptative de ces formations ligneuses a donné lieu à de nombreuses hypothèses (SMITH 1972) parfois singulières comme celles de BLACK et HARPER (1979) qui suggèrent que la densité des arbres et la richesse spécifique sont plus faibles autour d'un arbre à contreforts que d'un arbre de mêmes dimensions qui en est dépourvu ; ils relient également l'absence de liane à la présence de contreforts ; cette dernière hypothèse est rejetée par PUTZ (1980) et BOOM et MORI (1982).

Note 45. p. 323

Dans un travail plus récent, JENIK (1978) propose 25 modèles qui correspondent en fait chacun à la description du système racinaire d'une espèce. L'illustration photographique proposée par CORNER (1978) pour les arbres à racines échasses des forêts marécageuses d'Asie montre bien qu'à chaque espèce correspond une physionomie différente et que l'établissement d'une typologie ne peut procéder par le critère physionomique.



# **BIBLIOGRAPHIE**

- ADDICOTT (F.T.) - 1978 - Abscission strategies in the behaviour of tropical trees. In : Tropical trees as living systems. TOMLINSON (P.B.), ZIMMERMANN (M.H.) eds., Cambridge Univ. Press : 381-398.
- ALENCAR (J. da Cruz), ALMEIDA (R.A. de) et FERNANDES (N.P.) - 1979 - Fenologia de espécies florestais em floresta tropical úmida de terra firme na Amazônia central. Acta Amazonica, 9 (1) : 163-198.
- ASHTON (P.S.) - 1969 - Speciation among tropical forest trees : some deductions in the light of recent evidence. Biol. J. Linn. Soc., 1° : 155-196.
- ASHTON (P.S.) - 1977 - A contribution of rain forest research to evolutionary theory. Ann. Missouri Bot. Gard. 64 : 649-705.
- ASHTON (P.S.) - 1978 - The crown characteristics of tropical trees. In : Tropical trees as living systems. TOMLINSON (P.B.), ZIMMERMANN (M.H.) eds. Cambridge Univ. Press : 591-615.
- ATTIMS (Y.), CREMERS (G.) - 1967 - Les radicelles capillaires des palétuviers dans une mangrove de Côte d'Ivoire. Adansonia, sér. 2, 7 : 547-551.
- AUBREVILLE (A.) - 1938 - La forêt coloniale ; les forêts de l'Afrique occidentale française. Ann. Acad. Sc. Colon., Paris 9 : 1-245.
- AUBREVILLE (A.) - 1947 - Les brousses secondaires en Afrique équatoriale. Bois et Forêts des Tropiques, n° 2 : 24-49.
- AUBREVILLE (A.) - 1961 - Etude écologique des principales formations végétales du Brésil. C.T.F.T. Nogent sur Marne 268 p.

- AVENARD (J.M.), ELDIN (M.), GUILLAUMET (J.L.), ADJANOHOOUN (E.),  
 PERRAUD (A.) - 1971 - Le milieu naturel de la Côte d'Ivoire. Mém.  
 ORSTOM n° 50, Paris. Tome 1 : 391 p. ; Tome 2 : 11 cartes.
- BACHELIER (G.) - 1973 - Faune de sols et termites. In : Les sols ferralli-  
 tiques, T. IV. Initiations et Documents Techniques, n° 21, ORSTOM  
 Paris : 107-142.
- BAKER (1973) - Appendix in HENWOOD (1973).
- BARBOSA RODRIGUES (J.) - 1903 - Sertum Palmarum Brasiliensium, ou, relations  
 des palmiers nouveaux du Brésil décrits et dessinés par J. Bar-  
 bosa Rodrigues. Imp. Typ. Veuve Monnon, Bruxelles. Tome 1 :  
 140, Tome 2 : 114 p.
- BEEKMAN (F.) - 1981 - Structural and dynamic aspects of the occurrence and  
 development of lianes in the tropical rain forest. Wageningen  
 Dept. for Forestry, Agric. University. Multigr. 45 p.
- BEISSALAH (Y.) - 1982 - Etude expérimentale sur le développement de l'appa-  
 reil radical du jeune plant de chêne vert (*Quercus ilex* L.)  
 Thèse Univ. Aix Marseille, 63 p.
- BELL (A.D.) - 1976 - Computerized vegetative mobility in rhizomatous plants.  
In : Automata, Languages, Development, at the roads of Biology,  
 Mathematics and Computer Science. LINDENMAYER (A.),  
 ROZENBERG (G.) eds. North Holland Publ. Comp. Amsterdam ; 3-14.
- BELL (A.D.), TOMLINSON (P.B.) - 1980 - Adaptive architecture in rhizomatous  
 plants. Bot. J. Linn. Soc. Vol. 80, n° 2 : 125-160.
- BERNHARD (F.) - 1970 - Etude de la litière et de sa contribution au cycle  
 des éléments minéraux en forêt ombrophile de Côte d'Ivoire .  
Oecol. Plant. 5 : 247-266.
- BERNHARD-REVERSAT (F.) - 1972 - Décomposition de la litière de feuilles  
 en forêt ombrophile de basse Côte d'Ivoire. Oecol. Plant.  
 7 : 279-300.

- BLACK (H.L.), HARPER (K.T.) - 1979 - The adaptive value of buttresses to tropical trees. Additional hypothese. Biotropica, 11 : 240.
- BOARDMAN (N.K.) - 1977 - Comparative photosynthesis of sun and shade plant. Ann. Rev. Plant. Physiol. 28 : 355-377.
- BODLEY (J.H.), BENSON (F.C.) - 1980 - Stilt-root walking by an Iriartoid palm in the peruvian Amazon. Biotropica, 12, 1 : 67-71.
- BONNIS (G.) - 1980 - Etude des chablis en forêt dense humide sempervirente naturelle de Tai (Côte d'Ivoire). ORSTOM Abidjan, Multigr. 29p.
- BOOM (B.M.), MORI (S.A.) - 1982 - Falsification of two hypotheses on liana exclusion from tropical trees possessing buttresses and smooth bark. Bull. Torrey Bot. Club, Vol. 109, 4 : 447-450.
- BOSCH (A.L.) - 1981 - The perforated soil system. Agricultural Univ. Wageningen, Multigr. 22 p.
- BOUDON (R.) - 1968 - A quoi sert la notion de "structure". Gallimard, 244 p. Cité par GODRON (1971).
- BOUILLENNE (R.) - 1924 - Les racines échasses de Iriartea exorrhiza \* (Palmiers) et de Pandanus div. sp. (Pandanaçées). Mém. Cl. Sci. Acad. R. Belg. 2ème sér. T. VIII, 45p.
- BOULET (R.) - 1978 - Existence de systèmes à forte différenciation latérale en milieu ferrallitique guyanais : un nouvel exemple de couverture pédologique en déséquilibre. Sciences du sol. Bull. AFES n° 2 : 75-82.
- BOURGERON (P.S.) - 1983 - Spatial aspect of the rain forest. In : Tropical Rain Forest Ecosystem. GOLLEY (F.B.), LIETH (H.), WERGER (M.J.A.) eds. Elsevier Sc. Publ. Cy. 382 p.
- BOURGERON (P.S.), GUILLAUMET (J.L.) - 1982 - Vertical structure of trees in the Tai forest (Ivory Coast). A morphological and structural approach. Candollea, 37 : 566-577.

- BRAGA (P.I.S.) - 1979 - Subdivisão fitogeografica, tipos de vegetação, conservação e inventario floristico da floresta amazônica. Acta Amazonica, supl. 9 (4) : 53-80.
- BUDOWSKI (G.) - 1970 - The distinction between old secondary and climax species in tropical central american forest. Trop. Ecol. 11 : 44-48.
- BURRET (M.) - 1934 - Die Palmengattung *Astrocaryum* Meyer. Fedde Rep. Nov. Spec. 35 : 114-158.
- CABALLE (G.) - 1980a - Caractéristique de croissance et multiplication végétative en forêt dense du Gabon de la "liane à eau" *Tetracera alnifolia* Willd (Dilleniaceae). Adansonia sér. 2, 19 (4) : 467-475.
- CABALLE (G.) - 1980b - Caractères de croissance et déterminisme chorologique de la liane *Entada gigas* (L.) Fawcett & Rendle (Leguminosae, Mimosoideae) en forêt dense du Gabon. Adansonia sér. 2, 20 (3) 309-320.
- CACHAN (P.) et DUVAL (J.) - 1963 - Variations microclimatiques verticales et saisonnières dans la forêt sempervirente de basse Côte d'Ivoire. Ann. Fac. Sc. Dakar, 8 : 5-87.
- CAIN (S.) - 1944 - Foundations of plant geography. Harper, New-York, 556 p.
- CANNON (W.A.) - 1949 - A tentative classification of root systems. Ecology, 30 : 542-548.
- CARDON (D.) - 1979 - 15 mois de mesures météorologiques en forêt de Tai. Projet TAI. ORSTOM, Abidjan. Multigr. 28 p.
- CAVALCANTE (P.B.) - 1972 - Frutas comestíveis da Amazonia. 3ème ed. 1976, INPA, Belém, 166 p.

- CAVALCANTE (P.B.) - 1977 - Edible Palm Fruit of the Brazilian Amazon.  
Principes, 21 : 91-102.
- CHALK (L.) et AKPALU (J.P.) - 1963 - Possible relation between the anatomy of the wood and buttressing.  
Commonw. Forest Rev. 42 : 53-58.
- CHAPMAN (V.J.) - 1944 - 1939 Cambridge University Expedition to Jamaica. Part. 3. The morphology of Avicennia nitida Jacq. and the function of its pneumatophores. J. Linn. Soc. 52 : 487-553.
- CHAUVEL (A.) - 1981 - Contribuição para o estudo da evolução dos latosolos amarelos distroficados, argilosos na borda do platô, na região de Manaus : mecanismo de gibbsitização. Acta amazonica 11 (2) : 227-245.
- CHEVALIER (A.) - 1933 - Sur les épiceas à tronc munis de contreforts des forêts du Jura. Rev. Int. Bot. Appl. Agric. Trop. 13 : 97-115.
- CHIPP (T.F.) - 1922 - Buttresses as an assistance to identification.  
Kew Bull. (1922) : 265-268.
- CLEMENTS (F.) - 1949 - Dynamics of vegetation. Wilson Comp. New-York, 296 p.
- CORNER (E.J.H.) - 1978 - The freshwater swamp-forest of South Johore and Singapore, Garden Bulletin. Supplément n° 1, 266 p., 40 pl.
- CREMERS (G.) - 1973 - Architecture de quelques lianes d'Afrique tropicale. Candollea, 28 : 249-280.
- CREMERS (G.) - 1974 - Architecture de quelques lianes d'Afrique tropicale. Candollea, 29 : 57-110.
- DAGET (P.) - 1978 - Ecologie générale et prairie permanente. Thèse U.S.T.L. Montpellier, 212p.

- DAGET (P.), GODRON (M.), DAVID (P.), RISO (J.) - 1974 - Vocabulaire d'écologie. Hachette, Paris, 273 p.
- DAVIS (T.A.W.) et RICHARDS (P.W.) - 1933 - The vegetation of Morabilli Creek, British Guyana ; an ecological study of limited area of tropical rain forest. II. J. Ecol. 22 : 106-155.
- DAWKINS (H.C.) - 1961 - Estimating total volume of some caribbean trees. Caribbean For. 22 (3-4) : 62-63.
- DENSLOW (J.S.) - 1980 - Gap partitioning among tropical rain forest trees. Biotropica, 12 (2) : 47-55.
- DIAS (V.C.) - 1959 - Aspectos geograficos do comercio da castanha no medio Tocantins. Rev. Bras. Geogr. 21, (4) : 517-531.
- DICKINSON (T.A.) et TANNER (E.V.J.) - 1978 - Exploitation of hollow trunks by tropical trees. Biotropica, 10 (3) : 231-233.
- DOYLE (J.A.) - 1978 - Fossil evidence on the evolutionary origin of tropical trees and forests. In : Tropical trees as living systems. TOMLINSON (P.B.), ZIMMERMANN (M.H.) eds. Cambridge Univ. Press 3-30.
- DRANSFIELD (J.) - 1978 - Growth forms of rain forest palms. In : Tropical trees as living systems. TOMLINSON (P.B.), ZIMMERMANN (M.H.) eds. Cambridge Univ. Press : 247-268.
- DRUDE (O.) - 1881 - Palmae, in Martius Flora brasiliensis, 3 (Reprinted by Steckert-Hafner, New-York : 253-460.
- DUCKE (A.) - 1954 - cité in CAVALCANTE (1972).
- DUCREY (M.), FINKELSTEIN (D.) - 1983 - Contribution à l'étude de l'interception des précipitations en forêt tropicale humide de Guyane. Journées ECEREX, Cayenne, du 4 au 8 mars 1983, Multigr. 10p. 9 fig.

- DYANAT-NEJAD (H.) - 1968 - Etude expérimentale du polymorphisme des racines de la jeune plante du cacaoyer. Thèse Univ. ORSAY. 80 p, 40 fig.
- DYANAT-NEJAD (H.) - 1970 - Contrôle de la plagiotropie des racines latérales chez Theobroma cacao L. Bull. Soc. Bot. France, Mém. 1970 : 183-192.
- DYANAT-NEJAD (H.) - 1971 - Nombre et tropisme des racines néoformées expérimentalement dans l'appareil souterrain du cacaoyer (Theobroma cacao L.). Bull. Soc. Bot. France, Mém. 1971 : 109-123.
- DYANAT-NEJAD (H.), NEVILLE (P.) - 1972a - Etude sur le mode d'action du méristème radical orthotrope dans le contrôle de la plagiotropie des racines latérales chez Theobroma cacao. Rev. Gén. Bot. 79 : 319-340.
- DYANAT-NEJAD (H.), NEVILLE (P.) - 1972b - Etude expérimentale de l'initiation et de la croissance des racines latérales précoces du cacaoyer (Theobroma cacao L.). Ann. Sci. Nat. Bot. 13 : 211-246.
- DYANAT-NEJAD (H.), NEVILLE (P.) - 1973 - Variation du nombre de faisceaux dans la racine principale du cacaoyer (Theobroma cacao L.) Rev. Gén. Bot. 80 : 41-74.
- EDELIN (C.) - 1977 - Image de l'architecture des conifères. Thèse USTL, Montpellier, 256 p.
- EDELIN (C.) - 1981 - Quelques aspects de l'architecture végétative des Conifères. Bull. Soc. Bot. Fr. 128, Lettres bot. (3) : 177-188.
- ENGELBERG (J.) et BOYARSKI (L.L.) - 1979 - The noncybernetic nature of ecosystems. Am. Nat. Vol. 114 : 317-324.
- FAYLE (D.C.F.) - 1968 - Radial Growth in Tree Root. Distribution-Timing - Anatomy. Technical Report n° 9, Faculty of Forestry, Univ. of Toronto, 183 p.

- FEDOROV (A.A.) - 1966 - The structure of the tropical rain forest and speciation in the humid tropics. J. Ecol. 54 : 1-11.
- FISHER (J.B.) - 1982 - A survey of buttresses and aerial roots of tropical trees for presence of reaction wood. Biotropica 14 (1) : 56-61
- FITTKAU (E.J.), IRMLER (U.), JUNK (W.J.), REIS (F.), SCHMIDT (G.W.) - 1974 - Productivity, biomass and population dynamics in Amazonian water bodies. In : Tropical ecological systems. Trends in terrestrial and aquatic research. GOLLEY (F.B.), MEDINA (E.) eds. Springer Verlag, New-York, Berlin : 289-311.
- FITTKAU (E.J.), JUNK (W.), KLINGE (H.), SIOLI (H.) - 1975 - Substrate and vegetation in the amazon region. In : Vegetation und substrate DIERSCHKE (H.) ed. Vaduz , Cramer J. : 73-90.
- FITTKAU (E.J.), KLINGE (H.) - 1973 - On biomass and trophic structure of the central amazonian rain forest ecosystem. Biotropica : 5 (1) : 2-14.
- FLORENCE (J.) - 1981 - Chablis et sylvigénèse dans une forêt dense humide sempervirente du Gabon. Thèse Univ. L. Pasteur, Strasbourg, 261 p.
- FRANCIS (W.D.) - 1924 - The développement of buttresses in Queensland trees. Proc. Roy. Soc. Queensland 36 : 21-37.
- FRANKEN (W.), IRMLER (U.) et KLINGE (H.) - 1979 - Litterfall in inundation, riverine and terra firme forests of central amazonia. Trop. Ecol. Vol. 20, n° 2 : 225-235.
- FRANKEN (W.), LEOPOLDO (P.R.), MATSUI (E.), RIBEIRO (M. de N.G.) - 1982 - Interceptação das precipitações em floresta amazônica de terra firme. Acta Amazonica, supl. 12 (3) : 15-22.
- FREMOND (Y.), ORGIAS (A.) - 1952 - Contribution à l'étude du système radiculaire du palmier à huile. Oléagineux 6 : 345-350.

- GALLIEN (L.) - 1958 - Problèmes et concepts de l'embryologie expérimentale.  
Gallimard. Paris 585 p.
- GALCOUX (A.) - 1963 - Approche cybernétique et énergétique de la hêtraie.  
Lejeunia n° 23, 17p.
- GEOLEGGUE (R.) - 1980 - Notes on sylvigenesis in the tropical lowland  
primary and logged-over area in Semangus, South Sumatra.  
Biotrop, Bogor, Indonésie. 29p.
- GILL (A.M.) - 1969 - The ecology of an Elfin forest in Puerto Rico, 6.  
aerial roots. Journ. Arn. Arb. Vol. 5, : 197-209.
- GILL (A.M.), TOMLINSON (P.B.) - 1969 - Studies on the growth of red mangle  
(*Rhizophora mangle* L.). Habit and general morphology.  
Biotropica 1 : 1-9.
- GILL (A.M.), TOMLINSON (P.B.) - 1971 - Studies on the growth of red mangle  
(*Rhizophora mangle* L.). Phenology of the shoot. Biotropica 2 :  
109-124.
- GODRON (M.) - 1971 - Essai sur une approche probabiliste de l'écologie  
des végétaux. Thèse Montpellier, CNRS AO 2820, 247 p.
- GOLLEY (F.B.), Mc GINNIS (J.T.), CLEMENTS (R.G.), CHILD (G.I.), DUEVER  
(M.J.) - 1975 - Mineral cycling in a tropical moist forest eco-  
system. Athens, Univ. of Georgia Press 248p.
- GOMEZ-POMPA (A.), YANES-VASQUEZ (C.) - 1974 - Studies on the secondary  
succession of tropical lowlands : the life cycle of secondary  
species. Proc. Intern. Congr. Ecology La Haye : 336-342.
- GORSKI (T.) - 1975 - Germination of seeds in the shadow of plants.  
Phys. Plant. 34 : 342-346

- GRANVILLE (J.J. de), - 1974 - Aperçu sur la structure des pneumatophores de deux espèces de sols hydromorphes en Guyane : Mauritia flexuosa L. et Euterpe oleracea Mart. (Palmae). Généralisation au système respiratoire racinaire d'autres palmiers. Cah. ORSTOM, Sér. Biol. 23 : 3-22.
- GRANVILLE (J.J. de) - 1976 - Notes guyanaises : quelques forêts sur le grand Inini. Cah. ORSTOM, sér. Biol. Vol. XI, (1) : 23-34.
- GRANVILLE (J.J. de) - 1977 - Notes biologiques sur quelques palmiers guyanais. Cah. ORSTOM, sér. Biol. Vol. XII, (4) : 347-353.
- GRANVILLE (J.J. de) - 1978 - Recherches sur la flore et la végétation guyanaises. Thèse U.S.T.L. Montpellier, 272p.
- GUILLAUMET (J.L.) - 1967 - Recherche sur la végétation et la flore de la région du Bas-Cavally. Mém. ORSTOM n° 20, Paris, 247 p.
- GUILLAUMET (J.L.), KAHN (F.) - 1978 - Les diagnoses de la végétation. In : Recherche d'un langage transdisciplinaire pour l'étude du milieu naturel (tropiques humides). Travaux et Documents n° 91, ORSTOM Paris : 43-53.
- GUILLAUMET (J.L.), KAHN (F.) - 1979 - Description des végétations forestières tropicales, Approche morphologique et structurale. Candollea, 34, (1) : 109-131.
- GUILLAUMET (J.L.), KAHN (F.) - 1982 - Structure et dynamisme de la forêt. Acta Amazonica, suppl. 12 (3) : 61-77.
- HALLE (F.) - 1978 - Arbres et forêts des îles Marquises. Cahiers du Pacifique n° 21 : 315-357.
- HALLE (F.) - 1979 - Les modèles architecturaux chez les arbres tropicaux ; une approche graphique. Actes du Colloque Elaboration et Justification des modèles, Application en Biologie. Malouine ed. Paris : 537-550.

- HALLE (F.), DELMOTTE (A.) - 1973 - Croissance et floraison de la Gesneriacée africaine Epithema tenue CB. Clarke. Adansonia, sér. 2, 13 (3) : 273-287.
- HALLE (F.), NG (F.S.P.) - 1981 - Crown construction in mature dipterocarp. trees. Malay. For. Vol. 44, n° 2 & 3 : 222-233.
- HALLE (F.) et OLDEMAN (R.A.A.) - 1970 - Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Masson, Paris. 178 p.
- HALLE (F.), OLDEMAN (R.A.A.) et TOMLINSON (P.B.) - 1978 - Tropical trees and forests. An architectural analysis. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New-York, 441 p.
- HARTSHORN (G.S.) - 1978 - Tree falls and tropical forest dynamics. In : Tropical trees as living systems. TOMLINSON (P.B.), ZIMMERMANN (M.H.) eds. Cambridge Univ. Press : 617-638.
- HARTSHORN (G.S.) - 1980 - Neotropical forest dynamics. Biotropica 12, (2) : 23-30.
- HEINSDIJK (D.) - 1958 - Report to the government of Brasil on a forest inventory in the amazon valley (region between rio Xingu and rio Tocantins). Rome, FAO Report 949, 93 p.
- HEINSDIJK (D.) - 1965 - O diâmetro dos troncos e o estrato superior das florestais tropicais (capítulo II e III do relatório FAO, n° 601 "Inventários florestais na Amazonia - A região entre os rios Tapajós e Xingu" 1957, 135 p.
- HEINSDIJK (D.), BASTOS (A. de M.) - 1963 - Inventários florestais na Amazônia. B. Serv. florestais, Rio de Janeiro, 6 : 99 p.
- HENWOOD (K.) - 1973 - A structural model of forces in buttressed tropical rain forest trees. Biotropica 5 : 83-89.

- HERRERA (R.), JORDAN (C.F.), KLINGE (H.), MEDINA (E.) - 1978 - Amazon ecosystems. Their structure and functioning with particular emphasis on nutrients. Interciencia, Vol. 3, n° 4 : 223-232.
- HLADIK (A.) - 1974 - Importance des lianes dans la production foliaire de la forêt équatoriale du Nord-Est du Gabon. C.R. Acad. Sc. Sér. D, Paris, 278 : 2527-2530.
- HLADIK (A.) - 1982 - Dynamique d'une forêt équatoriale africaine : mesure en temps réel et comparaison du potentiel de croissance des différentes espèces. Acta Oecologia/Acta Generalis, Vol. 3, n° 3 : 373-392.
- HOLTHUIJZEN (A.M.A.), BOERBOOM (J.H.A.) - 1982 - The Cecropia seedbank in the Surinam lowland rain forest. Biotropica, 14, (1) : 62-68.
- HUMBEL (F.X.) - 1978 - Caractérisation, par des mesures physiques, hydriques et d'enracinements, des sols de Guyane française à dynamique de l'eau superficielle. Sciences du sol, Bull. de l'AFES, n° 2, 83-93.
- HUTTEL (C.) - 1972 - Estimation du bilan hydrique dans une forêt sempervirente de basse Côte d'Ivoire. Radioisotopes in soil-plant nutrition studies. Symp. AIEA, Vienne 1971 : 439-452.
- HUTTEL (C.) - 1975 - Root distribution and biomass in three Ivory Coast rain forest plots. In : Tropical ecological systems : trends in terrestrial and aquatic research. GOLLEY (F.B.), MEDINA (E.) Springer Verlag Berlin, New-York : 123-130.
- HUTTEL (C.) - 1977 - Etude de quelques caractéristiques structurales de la végétation du bassin versant de l'Audrenisrou (Côte d'Ivoire). ORSTOM Abidjan, Multigr. 24 p.

- HUTTEL (C.), BERNHARD-REVERSAT (F.) - 1975 - Recherches sur l'écosystème de la forêt subéquatoriale de basse Côte d'Ivoire. V. Biomasse végétale et productivité primaire, cycle de la matière organique. La Terre et la Vie, Revue d'écologie appliquée, Vol. 29 : 203-228.
- JANZEN (D.H.) - 1975 - Ecology of plants in the tropics. Ed. Arnold, London, 66p.
- JEANNODA-ROBINSON (V.) - 1977 - Contribution à l'étude de l'architecture des herbes. Thèse Univ. Montpellier, 76 p. 36 pl.
- JENÍK (J.) - 1965 - Root pneumatophore in *Anthocleista nobilis*. J. West African Sci. Assoc. 10: 63
- JENÍK (J.) - 1967 - Root adaptations in West African trees. J. Linn. Soc. Bot. 60 : 25-29.
- JENÍK (J.) - 1970a - Root system of tropical trees 5. The peg-roots and the pneumathodes of *Laguncularia racemosa* Gaertn. Preslia, 42 : 105-113.
- JENÍK (J.) - 1970b - Root system of tropical trees 4. The stilted-peg roots of *Xylopia staudtii* Engl. & Diels. Preslia 42 : 25-32.
- JENÍK (J.) - 1971a - Root structure and biomass in equatorial forests. In : Productivity of forest ecosystems. UNESCO:323-331.
- JENÍK (J.) - 1971b - Root system of tropical trees 7. The facultative peg-roots of *Anthocleista nobilis* G. Don. Preslia 43 : 97-104.
- JENÍK (J.) - 1971c - Root system of tropical trees 6. The aerial roots of *Entandrophragma angolense* (Welw.) C. DC. Preslia 43 : 1-4.
- JENÍK (J.) - 1973 - Root system of tropical trees 8. Stilt-roots and allied adaptations. Preslia 45 : 250-264.

- JENÍK (J.) - 1978 - Roots and root systems in tropical trees : morphologic and ecologic aspects. In : tropical trees as living systems. TOMLINSON (P.B.), ZIMMERMANN (M.H.) eds. Cambridge Univ. Press : 323-349.
- JENÍK (J.), KUBÍKOVÁ (J.) - 1969 - Root system of tropical trees 3. The heterorhizis of Aeschynomene elaphroxylon (Guill. et Perr.) Taub. Preslia 41 : 220-226.
- JENÍK (J.), MENSAH (K.O.A.) - 1967 - Root system of tropical trees I. Ectotrophic mycorrhizae of Afzelia africana Sm. Preslia, 39 : 59-65.
- JENÍK (J.), SEN (D.N.) - 1964 - Morphology of root system in trees : a proposal for terminology. Tenth International Botanical Congress. Abstracts, Edinburgh : 393-394
- KAHN (F.) - 1975 - Le chevelu racinaire et la feuille. C.R. des séminaires du Groupe d'Etudes des Racines. Nancy 24-25 octobre 1974, Grenoble 21-23 octobre 1975. Tome 2, Méthodologie, Morphogénèse. GAGNAIRE-MICHARD (J.) RIEDECKER (A.) eds:73-83.
- KAHN (F.) - 1977 - Analyse structurale des systèmes racinaires des plantes ligneuses de la forêt tropicale dense humide. Candollea, 32, (2) : 321-358.
- KAHN (F.) - 1978a - Etude dynamique des végétations forestières tropicales. Application aux friches du Sud-Ouest ivoirien. In : Recherche d'un langage transdisciplinaire pour l'étude du milieu naturel. Travaux et Documents n° 91, ORSTOM, Paris:117-126.
- KAHN (F.) - 1978b - Evolution structurale d'un peuplement de Macaranga hurifolia. Cah. ORSTOM. Sér. Biol., Vol. XIII (3) : 223-238.

- KAHN (F.) - 1978c - Occupation spatiale du sol par les peuplements de *Macaranga hurifolia*. Cah. ORSTOM. Sér. Biol. Vol. XIII (3) : 239-254.
- KAHN (F.) - 1978d - Architecture et dynamique spatiale racinaire chez les plantes ligneuses des forêts tropicales humides. Projet Tai, n° 7 ORSTOM, Abidjan, multigr. 17 p. 21 fig.
- KAHN (F.) - 1980 - Comportements racinaires et aériens chez les plantes ligneuses de la forêt tropicale humide (Sud-ouest de la Côte d'Ivoire). Adansonia, sér. 2, 19 (4) : 413-427.
- KAHN (F.) - 1982 - La reconstitution de la forêt tropicale humide, Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire. Mémoire ORSTOM n° 97, Paris, 150 p.
- KAHN (F.), NAMUR (C. de) - 1978 - Le stade à *Macaranga hurifolia* : Installation, développement et disparition. Cah. ORSTOM, sér. Biol. Vol. XIII, (3) : 255-260.
- KEAY (R.W.J.) - 1960 - Seeds in forest soil. Niger. For. Inf. Bull. N.S. 4 : 1-12.
- 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 : Tropical trees as living systems, TOMLINSON (P.B.), ZIMMERMANN (M.H.) eds. Cambridge University Press : 561-590.
- KLINGE (H.) - 1973a - Rootmass estimation in lowland tropical rain forest of central amazonia I. Trop. Ecol. 14 : 29-38.
- KLINGE (H.) - 1973b - Root mass estimation in lowland tropical rain forests of central amazonia, Brasil. II. "Coarse Root Mass" of trees and palms in different height classes. An. Acad. Brasil. Ciênc. 45, (3/4) : 595-609.

- KLINGE (H.), RODRIGUES (W.A.) - 1968 - Litter production in an area of amazonian terra firme forest. Part. I. Litter fall, organic carbone and total nitrogen contents of litter. Amazoniana, 1 (4) : 287-302.
- KLINGE (H.), RODRIGUES (W.A.) - 1971 - Matéria organica e nutrientes na mata de terra firme perto de Manaus. Acta amazonica, 1 : 69-72.
- KLINGE (H.), RODRIGUES (W.A.) - 1973 - Biomass estimation in a central amazonian rain forest. Acta cient. Venezolana, 24 : 225-237.
- KLINGE (H.), RODRIGUES (W.A.) - 1974 - Phytomass estimation in a central amazonian rain forest. IUFRO Biomass Studies, Young (H.E.) ed. Univ. Press, Orono, Maine : 337-350.
- KLINGE (H.), RODRIGUES (W.A.), BRUNIG (E.F.), FITTKAU (E.J.) - 1975 - Biomass and structure in a central amazonian rain forest. In : Tropical ecological systems : trends in terrestrial and aquatic research. GOLLEY (F.B.), MEDINA (E.) eds., Springer Verlag, Berlin, New-York : 115-122.
- KRAMER (F.) - 1933 - De natuurlijke verjonging in het Goenoeng - Gedehcomplex. Tectona, 26 : 156-185.
- KRAMER (P.J.) - 1956 - Roots as absorbing organs. Handbuch der Pflanzenphysiologie, 3 : 188-214.
- KUBIKOVA (J.) - 1967 - Contribution to the classification of root systems of woody plants. Preslia, 39 : 236-243.
- LAUMONIER (Y.) - 1980 - Contribution à l'étude écologique et structurale des forêts de Sumatra. Thèse, Univ. P. Sabatier, Toulouse, 137 p.
- LAURI (P.E.) - 1982 - Corrélations entre paramètres structuraux chez les plantes vasculaires. Essai de vérification quantitative de la théorie du Durian. D.E.A. USTL Montpellier, 39 p.

- LEBRUN (J.), GILBERT (G.) - 1954 - Une classification écologique des forêts du Congo. Publ. I.N.E.A.C. n° 63, 89 p.
- LEMEE (G.) - 1975 - Recherches sur l'écosystème de la forêt subéquatoriale de basse Côte d'Ivoire VII. Conclusions générales. La Terre et la Vie, Revue d'écologie Appliquée, Vol. 29 : 255-264.
- LEOPOLDO (P.R.), FRANKEN (W.), MATSUI (E.), SALATI (E.) - 1982 - Estimativa da evapotranspiração de floresta amazônica de terra firme. Acta Amazonica, supl. 12 (3) : 23-28.
- LEROY-DEVAL (J.) - 1974 - Structure dynamique de la rhizosphère de l'okoumé dans ses rapports avec la sylviculture. C.T.F.T., Nogent sur Marne, 113 p.
- LESCURE (J.P.) - 1978 - An architectural study of vegetation's regeneration in french Guyana. Vegetatio, Vol. 31 n° 1 : 53-60.
- LESCURE (J.P.) - 1983 - La forêt primaire près de la piste de Ste Elie ; données botaniques. Journées ECEREX, Cayenne du 4 au 8 mars 1983, multigr. 27 p.
- LETOUZEY (R.) - 1969 - Manuel de Botanique forestière. Afrique tropicale C.T.F.T., Nogent sur Marne, Tome 1 : 189 p.
- LEVEQUE (A.) - 1967 - Les sols ferrallitiques de Guyane française. Mémoire ORSTOM n° 34, Paris, 165 p.
- LIEW (T.C.) - 1973 - Occurrence of seeds in virgin forest top soil with particular reference to secondary species in Sabah. Malay. For 36 (3) : 185-193.
- LONGMAN (K.A.), JENÍK (J.) - 1974 - Tropical forest and its environment. Longmans, London, 196 p.
- LUPASCO (S.) - 1960 - Les trois matières. Julliard, Paris, 200 p.

- LUPASCO (S.) - 1962 - L'énergie et la matière vivante. Antagonisme constructeur de l'hétérogène. Julliard, Paris, 353 p.
- LOVEJOY (T.E.), BIERREGAARD (R.O.), RANKIN (J.M.), SCHUBART (H.O.R.) - 1983 - Ecological dynamics of forest fragments. In : Tropical Rain Forest : Ecology and Management. SUTTON (S.L.), WHITMORE (T.C.), CHADWICK (A.C.) eds. Blackwell Scientific Publ. Oxford (U.K.). Sous-Presses.
- LYFORD (W.H.), WILSON (B.F.) - 1964 - Development of the root system of *Acer rubrum* L. Harvard Forest Paper n° 10, 17 p.
- LYFORD (W.H.), WILSON (B.F.) - 1966 - Controlled growth of forest tree roots : technique and application. Harvard Forest Paper n° 16, 12 p.
- MAC BRIDE (J.F.) - 1960 - Flora of Peru. Field Mus. Nat. Hist. Bot. series XIII, part I, n° 2 : 321-418.
- MAC CARTHY (J.) - 1962 - The form and the development of knee roots in *Mitragyna stipulosa* o. Ktze. Phytomorphology, 12 : 20-30.
- MACEDO (M.) - 1977 - Dispersão de plantas lenhosas de uma campina amazônica. Acta amazonica, supl. 7 (1) : 1-69.
- MAGDE (D.S.) - 1965 - Leaf fall and litter disappearance in a tropical forest. Pedobiologia, 5 : 272-288.
- MALDAGUE (M.E.) - 1970 - Rôle des animaux édaphiques dans la fertilité des sols forestiers. Publ. INEAC, Sér. Sci. n° 112, 245 p.
- MANGENOT (G.) - 1956a - Les recherches sur la végétation dans les régions tropicales humides de l'Afrique occidentale. In : L'étude de la végétation tropicale, Actes du Colloque de Kandy, UNESCO : 115-126.

- MANGENOT (G.) - 1956b - Les facteurs écologiques. In : L'étude de la végétation tropicale. Actes du Colloque de Kandy, UNESCO : 223-232.
- MANGENOT (G.) - 1969 - Réflexions sur les types biologiques des plantes vasculaires. Candollea, 24 (2) : 279-294.
- MANGENOT (G.) - 1973 - Données élémentaires sur l'angiospermie. Ann. Univ. Abidjan, Sér. E, 6 (1) : 1-233, plus additions, biblio et index.
- MARTINEZ (M.) - 1980 - Aspectos sinecologicos del proceso de renovacion natural de una selva alta perennifolia. Tesis profesional. UNAM, Mexico. 181 p.
- MATSUMOTO (T.) - 1974 - The role of termites in the decomposition of leaf litter on the forest floor of Pasoh study area : In : IBP synthesis meeting (Kuala Lumpur, August 1974), 7 p. multigr. cité in UNESCO (1979).
- MENSAH (K.O.A.), JENÍK (J.) - 1968 - Root system of tropical trees. 2. Features of the root system of Iroko (Chlorophora excelsa Benth. & Hook.). Preslia 40 : 21-27.
- MONTENY (B.) - 1983 - Observations climatologiques à la station écologique de Tɔɔ dans le Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire 1978-1983. ORSTOM Abidjan; MRS Côte d'Ivoire multigr., non paginé.
- MOORE (H.E. Jr.) - 1973a - Palms in the tropical forest ecosystems of Africa and South America. In : Tropical Forest Ecosystems in Africa and South America : a comparative review. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. : 63-88.
- MOORE (H.E. Jr.) - 1973b - The major groups of palms and their distribution. Gentes herbarum, Vol. 11, 2 : 27-141.

- MOORE (H.E. Jr.), UHL (N.W.) - 1973 - The Monocotyledons : their evolution and comparative biology. VI Palms and the origin and evolution of Monocotyledons. The Quaterly Review of Biology, Vol. 48, n° 3 : 414-436.
- MULLER (J.) - 1970 - Palynological evidence on early differentiation of angiosperms. Biol. Rev. 45 : 417-450.
- MUNSCH (V.), BUJADOUX (S.) - 1981 - Réitération et construction des cimes chez quelques arbres de Malaisie. D.E.A. Univ. Montpellier, 39 p.
- MUTOJI-A-KAZADI - 1977 - Notes de sylvigénèse pour la Guyane. D.E.A. Univ. Montpellier, 35 p.
- NADKARNI (N.M.) - 1981 - Canopy roots : convergent evolution in rain forest nutrients cycles. Sciences, Vol. 214 : 1023-1024.
- NAIR (P.K.R.) - 1981 - Plant associations and agroforestry land use practices with coconuts and other plantation crops. ICRAF, Nairobi, Kenya. Consultative meeting on plant research and Agroforestry. Nairobi, 8-15 April 1981.
- NAMUR (C. de), GUILLAUMET (J.L.) - 1978 - Les grands traits de la reconstitution dans le sud-ouest ivoirien. Cah. ORSTOM Sér. Biol. Vol. XIII (3) : 197-202.
- NAVEZ (A.E.) - 1930 - On the distribution of tabular roots in Ceiba (Bombacaceae). Proc. Nat. Acad. Sci. Washington, 16 : 339-344..
- NEWMAN (I.V.) - 1954 - Locating strata in tropical rain forests. J. Ecol. 42, (1) : 218-219.
- 1975  
NIERSTRASZ (E.) - Clairières et chablis en forêt naturelle. ORSTOM Abidjan. Multigr. 21 p. 12 fig. 2 Annexes.
- ODUM (E.P.) - 1959 - Fundamentals of ecology. W.B. Saunders Cy, Philadelphia-London 546 p.

- OGAWA (H.), YODA (K.), OGINO (K.), KIRA (T.) - 1965 - Comparative ecological study on three main types of forest vegetation in Thailand II. Plant biomass. Nat. and life in Southeast Asia, 4 : 49-80.
- OGURA (Y.) - 1940a - New examples of aerial roots in tropical swamp plants. Bot. Mag. Tokyo, 54 : 327-337.
- OGURA (Y.) - 1940b - On the types of abnormal roots in mangrove and swamp plants. Bot. Mag. Tokyo : 54 : 389-404.
- OLDEMAN (R.A.A.) - 1971 - Un Eschweilera (Lecythidaceae) à pneumatophores en Guyane française. Cah. ORSTOM Sér. Biol. 15 (2) : 21-27.
- OLDEMAN (R.A.A.) - 1972 - L'architecture de la végétation ripicole forestière des fleuves et criques guyanais. Adansonia, N.S. 12 (2) : 253-265.
- OLDEMAN (R.A.A.) - 1974a - L'architecture de la forêt guyanaise. Mémoire ORSTOM n° 73, Paris, 204 p.
- OLDEMAN (R.A.A.) - 1974b - Ecotopes des arbres et gradients écologiques verticaux en forêt guyanaise. La Terre et la Vie, Revue d'Ecologie appliquée, 28 : 487-520.
- OLDEMAN (R.A.A.) - 1978 - Architecture and energy exchange of dicotyledonous trees in the forest. In : Tropical trees as living systems. TOMLINSON (P.B.), ZIMMERMANN (M.H.) eds. Cambridge Univ. Press 535-560.
- OLDEMAN (R.A.A.) - 1979 - Quelques aspects quantifiables de l'arborigénèse et de la Sylvigénèse. Oecol. Plant. 14 (3) : 289-312.
- OLDEMAN (R.A.A.) - 1981 - Some comments on LEARY's prospectus on philosophy and methodology of forestry science. Forests, Humans and Computers, IUFRO, Kyoto. Multigr. 14 p.

- OLDEMAN (R.A.A.) - 1983 - Tropical rain forest, architecture, silvigenesis and diversity. In : Tropical Rain Forest : Ecology and Management. SUTTON (S.L.), WHITMORE (T.C.), CHADWICK (A.C.) eds. Blackwell Scientific Publ. Oxford (U.K.) : 139-150.
- OLDEMAN (R.A.A.) , HALLE (F.) - 1980 - Sobre los ejes mixto plagio-ortotropos en algunos árboles tropicales. In : Liber Gratulatorius in honorem H.C.D. De Wit. Miscallaneous paper 19, Landbouwhogeschool, Wageningen : 281-287.
- PERRAUD (A.), SOUCHERE (P. de la) - 1963 - Etude pédologique des régions de Tabou et Bereby (Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire). ORSTOM, Abidjan, multigr. Cité in GUILLAUMET (1967).
- PETCH (T.) - 1930 - Buttress roots. Ann. Roy. Bot. Gard. Peradeniya 11 : 277-285.
- PHILLIPS (J.) - 1934 - Succession, development, the climax and the complex organism : an analysis of concepts. I. J. Ecol. 22 : 554-571.
- PHILLIPS (J.) - 1935 - Idem II. III. J. Ecol. 23., 210-246 ; 488-508.
- PIAGET (J.) - 1968 - Le structuralisme. PUF, Paris, 3ème ed. 125 p.
- PIÑERO (D.), SARUKHAN (J.) et GONZALEZ (E.) - 1977 - Estudios demográficos en plantas. *Astrocaryum mexicanum* Liebm. 1. Estructura de las poblaciones. Bol. Soc. Bot. Mexico 37 : 69-118.
- PIRES (J.M.) - 1974 - Tipos de vegetação da Amazônia. Br. Flor. 5 (17) : 48-58.
- PIRES (J.M.) - 1979 - Les écosystèmes forestiers de l'Amazonie brésilienne : description, fonctionnement et recherches nécessaires. In : Les écosystèmes forestiers tropicaux, UNESCO, Paris : 660-680.

- PITOT (A.) - 1958 - Rhizophores et racines de *Rhizophora* sp.  
Bull. I.F.A.N. 20 : 1103-1138.
- POORE (M.E.D.) - 1968 - Studies in malaysian rain forest. I - the forest of triassic sediments in Jengka Forest Reserve. J. Ecol., 56 : 143-196.
- PONCY (O.) - 1981 - Le genre Inga (Légumineuses-Mimosoidées) en Guyane française. Floristique, Morphologie, principalement des formes juvéniles ; Ecologie. Thèse Univ. Paris VI : 244 p.
- POUPON (H.) - 1972 - Description des appareils aériens et souterrains d'*Eucalyptus camaldulensis* Dehn introduit en Tunisie du Nord. Cah. ORSTOM, sér. Biol. 17 : 47-59.
- PRANCE (G.T.) - 1978 - The origin and evolution of amazon flora. Inter-ciencia, 3 (4) : 202-222.
- PRANCE (G.T.) - 1980 - A terminologia dos tipos de florestas amazonicas sujeitas a inundaçao. Acta Amazonica , 10 (3) : 499-504.
- PRANCE (G.T.) - RODRIGUES (W.A.), SILVA (M.F.) - 1976 - Inventario florestal de um hectare de mata de terra firme km 30 da estrada Manaus-Itacoatiara. Acta Amazonica, 6, (1) : 9-35.
- PREVOST (M.F.) - 1981 - Mise en évidence de graines d'espèces pionnières dans le sol de forêt primaire en Guyane. Turrialba, 31 (2) : 121-127.
- PREVOST (M.F.) - PUIG (H.) - 1981 - Accroissement diamétral des arbres en Guyane : observations sur quelques arbres de forêt primaire et de forêt secondaire. Bull. Mus. Natn. Hist. Nat. Paris, 4ème série, 3, section B, Adansonia, n° 2 : 147-171.
- Projeto RADAM BRASIL - 1976 - Programa de Integração national - levantamento de recursos naturais. Vol. 10 (Santarém), 510 p. DNPM, Ministerio das Minas e Energia. Rio de Janeiro.

Projet RADAM BRASIL - 1978 - Vol. 18 (Manaus) 623 p. DNPH.

Ministerio das Minas e Energia. Rio de Janeiro.

PUIG (H.) - 1979 - Production de litière en forêt guyanaise. Résultats préliminaires. Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse, 115 (3-4) : 338-346.

PUTZ (F.E.) - 1980 - Liana vs trees. Biotropica 12 : 224-255.

RANZANI (G.) - 1978 - Alguns solos da transamazonica na região de Marabá. Acta Amazonica, 8 (3) : 333-336.

RANZANI (G.) - 1980 - Identificação e caracterização de alguns solos da Estação Experimental de Silvicultura Tropical do INPA. Acta Amazonica, 10, (1) : 7-42.

REIS (N.R. dos) - 1981 - Estudo ecológico dos Quirópteros de matas primárias e capoeiras da região de Manaus, Amazonas. Tese, FUA-INPA, Manaus, 242 p.

RIBEIRO (M. de N.G.) - 1976 - Aspectos climatológicos de Manaus. Acta Amazonica, 6 (2) : 229-233.

RIBEIRO (M. de N.G.) - 1977 - Contribuição hidrometeorológica para a região de Manaus. Multigr. INPA. Cité par RANZANI (1980).

RICHARD (J.F.), KAHN (F.), CHATELIN (Y.) - 1977 - Vocabulaire pour l'étude du milieu naturel (tropiques humides). Cah. ORSTOM Sér. Pédol. 15, 43-62.

RICHARDS (P.W.) - 1952 - The tropical rain forest. Cambridge Univ. Press. 450 p.

RICHARDS (P.W.) - 1969 - Speciation in the tropical rain forest and the concept of the niche. Biol. J. Linn. Soc. 1 : 149-153.

RICHARDS (P.W.), TANSLEY (A.G.), WATT (AS) - 1940 - The recording of structure, life form and flora of tropical forest communities as a basis for their classification. J. Ecol. 28 : 224-239.

- RIEDACKER (A.) - 1973 - Influence du traitement en taillis sur la croissance et la morphogénèse aérienne et souterraine d'*Eucalyptus camadulensis* Dehn au Maroc. Thèse Univ. Clermont-Ferrand. 122 p. 7 pl.
- RIEDACKER (A.) - 1974 - Un nouvel outil pour l'étude des racines et de la rhizosphère : le minirhizotron. Ann. Sc. For. 31 (2) : 129-134.
- RIEDACKER (A.) - 1975 - Rythmes de croissance et régénération des racines. C.R. du Groupe d'Etude des Racines, Nancy 24-25 octobre 1974, Grenoble 21-23 octobre. Tome 2. Méthodologie, Morphogénèse, GAGNAIRE-MICHARD (J.), RIEDACKER (A.) eds. 84-131.
- RIEDACKER (A.) - 1977 - Les systèmes racinaires de jeunes plantes de hêtre et de chêne I. Modification de leur morphogénèse par décapitation d'extrémité de racines et conséquences pratiques. Ann. Sci. For. 34 (2) : 111-135.
- RIERA (B.) - 1982 - Observations sur les chablis, Piste de Ste Elie en Guyane. Bulletin de liaison ECEREX n° 6, C.T.F.T. INRA, MUSEUM, ORSTOM : 165-184.
- RIOPEL (L.L.) - 1969 - Regulations of lateral roots positions. The Botanical Gazette, 130, 2 : 80-83.
- ROLLET (B.) - 1974 - L'architecture des forêts denses humides sempervirentes de plaines. CTFT, Nogent sur Marne, 298 p.
- ROSKOSKI (J.P.) - 1981 - Epiphyll dynamics of a tropical understory. Oikos, 37 : 252-256.
- SANTOS (A.C.) - 1980 - Tentative de classification des arbres selon leur capacité de réitération. Biotropica, 12 (3) : 187-194.
- SANTOS (A.C.) - 1981 - L'appareil végétatif des Monocotylédones. Un essai de synthèse. Thèse Univ. Montpellier , 249 p.

- SCHNELL (R.) - 1964 - Les groupements végétaux et le problème de "l'unité phytocoenotique". Cahiers d'Etudes Biologiques n° 13-14-15, 171-183.
- SCHNELL (R.) - 1971 - Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. Les milieux, les groupements végétaux. Vol. 2. Gauthier-Villars, Paris 503-951.
- SCHOUTE (J.C.) - 1910 - Die Pneumatophoren von Pandanus. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, suppl. 3/1 : 216-220.
- SCHOLANDER (P.F.L.), VAN DAM (L.), SCHOLANDER (S.I.) - 1955 - Gas exchange in the roots of mangrove. Amer. J. Bot. 42 : 92-98.
- SCHULZ (J.P.) - 1960 - Ecological studies on rain forest in Northern Suriname. Verh. Kon. Ned. Akad. Wetensch. afd. Natuurk. zeeks 2, 53 (1) : 1-267. Ed. Noord Holl. Uitg. Mij. Amsterdam.
- SENN (G.) - 1923 - Über die Ursachen der Brettwurzelbildung bei der Pyramidenpappel. Verh. Naturf. Ges. Basel 35 : 405-435.
- SILVA (M.F.F. da), LOBO (M. da G.A.) - 1982 - Nota sobre deposição de matéria organica en floresta de terra firme, varzea e igapó. Bol. Mus. Paraense, E. Goeldi, N.S. Bot. n° 56 : 1-13.
- SMITH (A.P.) - 1972 - Buttressing of tropical trees : a descriptive model and new hypotheses. Amer. Naturalist 106 : 32-46.
- STOUT (B.) - 1956 - Studies of the root growth of deciduous trees. Black Rock Forest Bull. 15 : 45 p.
- SYMINGTON (C.F.) - 1933 - The study of the secondary growth of rain forests sites in Malaya (Kepong). Malay. For., 2 : 107-117.
- TAKEUCHI (M.) - 1960 - A estrutura da vegetação na Amazonia. 1 - a mata pluvial tropical. Bol. Mus. Paraense E. Goeldi N.S. Bot. n° 6 : 17 p, 13 tabl., 5 graph., 7 fig.

- TANSLEY (A.G.) - 1935 - The use and abuse of vegetational concepts and terms. Ecology, Vol. 16, n° 3 : 284-307.
- THORNWAITE (C.W.) - 1948 - An approach toward a rational classification of climate. Geogr. Rev. 38 (1) : 55-94.
- TOKIN (B.P.) - 1963 - Regeneration and somatic embryogenesis. Symp. Biol. Hung., 3 : 11-45.
- TOMLINSON (P.B.) - 1964 - Stem structure in arborescent monocotyledons. In : The formation of wood in forest trees, ZIMMERMANN (M.H.) ed. Academic Press, New-York : 65-68.
- TOMLINSON (P.B.) - 1973 - Establishment growth in woody Monocotyledons native to New Zealand. New Zealand J. Bot. 11 : 627-644.
- TOMLINSON (P.B.) - 1979 - Systematics and Ecology of the Palmae. Ann. Rev. Ecol. Syst. 10 : 80-107.
- TORQUEBIAU (E.) - 1979 - The reiteration of the architectural model. A demographic approach to the tree. DEA, Univ. Montpellier, 51 p.
- TORQUEBIAU (E.) - 1981 - Analyse architecturale de la forêt de Los Tuxtlas (Veracruz), Mexique. Thèse, Univ. Montpellier, 185 p.
- TREJO PEREZ (L.) - 1976 - Disseminación de semillas por aves en "Los Tuxtlas", Veracruz. In : Regeneración de selvas, GOMEZ-POMPA (A.) et al. eds. Compañía editorial continental S.A. Mexico : 457-470.
- TROCHAIN (J.) - 1980 - Ecologie végétale de la zone intertropicale non désertique. Univ. Paul Sabatier, Toulouse, 468 p.
- TROLL (W.) - 1941-1943 - Vergleichende Morphologie der Hoheren Pflanzen, 3/4/, Koeltz, Königstein : 2007-2736.
- TROLL (W.), DRAGENDORFF (O.) - 1931 - Über die Luftwurzeln von Sonneratia Linn.F. und ihre biologische Bedeutung. Planta, 13 : 311-473.

U.N.E.S.C.O. - 1979 - Ecosystèmes forestiers tropicaux. UNESCO, 740 p.

VAN DER PILJ (L.) <sup>1969</sup> - Principles of dispersal in higher plants. Springer Verlag, Berlin, 153 p.

VAN DER TWEEL (P.A.), SCHALK (B.) - 1981 - The horizontally perforated soil system : a new root observation method. Plant and soil. 59 : 163-165.

VAN DONSELAAR-ten BOKKEL HUININK (W.A.E.) - 1966 - Structure, root system and periodicity of savanna plants and vegetations in Northern Surinam. North. Holland Publ. Comp. Amsterdam, 162 p.

VAN STEENIS (C.G.C.J.) - 1956 - Rejuvenation as a factor for judging the status of vegetation types : the biological nomad theory. Actes du Colloque de Kandy : 212-218.

VASQUEZ-YANEZ (C.), OROZCO (A.), FRANCOIS (G.), TREJO (L.) - 1975 - Observations on seed dispersal by bats in a tropical humid region in Veracruz, Mexico. Biotropica, 7 (2) : 73-76.

VAUGHAN (R.E.), WIEHE (P.O.) - 1941 - Studies on the vegetation of Mauritius. III. The structure and the development of the upland climax forest. J. Ecol. 29 : 127-160. Cité in RICHARDS (1952) .

VEILLON (J.M.) - 1978 - Architecture of the new caledonian species of Araucaria. In : Tropical trees as living systems. TOMLINSON (P.B.), ZIMMERMANN (M.H.) eds., Cambridge Univ. Press : 233-245.

VEILLON (J.M.) - 1980 - Architecture des espèces néo-calédoniennes du genre Araucaria. Candollea 35 : 609-640.

VILLA NOVA (W.), SALATI (E.), MATSUI (E.) - 1976 - Evapotranspiração potencial da bacia amazônica. Acta amazonica 6 (2) : 215-228.

VILLEGAS (C.) - 1978 - Bibliografia sobre plantas de interes economico de la region amazonica. Documentación e información agrícola n° 26 (2 nd rev.) CIDIA, Turrialba, Costa Rica, 167p.

- VOOREN (A.P.) - 1979 - Essai sur la voûte forestière et sa régénération. Analyse structurale et numérique d'une toposéquence en forêt de Tai, Côte d'Ivoire. ORSTOM Abidjan, multigr. 93 p.
- WATT (A.S.) - 1947 - Pattern and process in plant community. J. Ecol. 35 (1) : 1-22.
- WEBB (L.J.), TRACEY (J.G.), WILLIAMS (W.T.) - 1976 - The value of structural features in tropical forest typology. Australian J. Ecol. 1 : 3-28.
- WESSELS BOER (J.G.) - 1965 - The indigenous palms of Surinam. E.J. BRILL, Leiden, 172 p.
- WESSELS BOER (J.C.) - 1971 - Clave descriptiva de las palmas de Venezuela. Acta Bot. Venezuelica 6 (1, 2, 3 y 4) : 299-362.
- WILDEMAN (E. de) - 1930 - Empattements, contreforts, racines échasses. Bull. de la classe des Sciences. Acad. Roy. Belgique, 5ème série, Tome XVI : 989-995, 5 pl.
- WESTLAKE (D.F.) - 1963 - Comparisons of plant productivity. Biological Review 38 : 385-425. cité in UNESCO (1979).
- WHITMORE (T.C.) - 1973 - Palms of Malaya. Oxford Univ. Press. 132 p.
- WHITMORE (T.C.) - 1975 - Tropical rain forest of the Far East. Clarendon Press, Oxford, 278p.
- WHITMORE (T.C.) - 1978 - Gaps in the canopy. In : Tropical trees as living systems. TOMLINSON (P.B.), ZIMMERMANN (M.H.) eds. Cambridge Univ. Press : 639-655.
- WHITMORE (T.C.) - 1982 - On pattern and process in forest. In : The Plant Community as a Working Mechanism. NEWMAN (E.I.) ed. Blackwell Sci. Publ. Oxford, London, Edinburg, Boston, Melbourn : 45-59.

- WHITMORE (T.C.), WONG (Y.K.) - 1969 - The distribution of light reaching the ground vegetation in a tropical rain forest. J. Ecol. 48 : 193-204.
- WOOD (T.G.), JOHNSON (R.A.), BACCHUS (S.), SHITTU (M.O.), ANDERSON (J.M.) - 1982 - Abundance and distribution of termites (Isoptera) in a riparian forest in the Southern Guinea savanna vegetation zone of Nigeria. Biotropica, 14 (1) : 25-39.
- WRIGHT (J.O.) - 1951 - Unusual features of the root system of the Oil Palm in West Africa. Nature, 168 : 748.
- ZIMMERMANN (M.H.), BROWN (C.L.) - 1971 - Trees. Structure and function. Springer, Berlin. 336 p.
- ZIMMERMANN (M.H.), WARDROP (A.B.), TOMLINSON (P.B.) - 1971 - Tension wood in aerial roots of Ficus benjamina L. Wood Sci. Technol. 2 : 95-104.



# **Index des Taxons**

- Acer rubrum L. ACERACEAE. 311
- Aeschynomene elaphroxylon (Guill. & Perr.) Taub. LEGUMINOSAE, PAPILIONACEAE. 311
- Aframomum MARANTACEAE. 233
- Afrosersalisia ("modèle Afrosersalisia"). 323.
- Afzelia africana Sm. LEGUMINOSAE, CAESALPINIACEAE. 311
- Albizzia zygia (DC) JF Mac Brid. LEGUMINOSAE MIMOSACEAE. 242, 244
- Alexa grandiflora Ducke. LEGUMINOSAE, PAPILIONACEAE. 180, 183, 212.
- Anacardiaceae 80, 81, 116, 120, 176, 177, 183, 184.
- Anacardium giganteum Hancock ex Engl. ANACARDIACEAE 98, 108, 180, 183, 211.
- Anacardium spruceanum Benth. ANACARDIACEAE. 204, 205.
- Andira unifoliolata Ducke LEGUMINOSAE, PAPILIONACEAE. 204, 205.
- Angylocalyx oligophyllus (Bak.) Bak.f. LEGUMINOSAE, PAPILIONACEAE. 268, 270.
- Annonaceae 79, 80, 120, 125, 176, 177, 179, 183, 188, 155, 270.
- Anopyxis klaineana (Pierre) Engl. RHIZOPHORACEAE 228.
- Anthocleista nobilis G. Don LOGANIACEAE. 250, 311, 313.
- Apeiba TILIACEAE 99.
- Anthonotha fragrans (Bak.) Exell. & Hillcoat LEGUMINOSAE, CAESALPINIACEAE. 228
- Apocynaceae 80, 120, 122, 125, 126, 176, 177, 191, 208, 270.
- Araceae 234, 303.
- Araliaceae 125, 176, 177.
- Araucaria ARAUCARIACEAE 52, 62.
- Araucaria rulei Müll. ARAUCARIACEAE 310, 356.
- Areca vestiaria Griseke ARECACEAE 323.
- Aspidosperma APOCYNACEAE 204, 208.
- Astrocaryum ARECACEAE 277, 279, 280, 281.
- Astrocaryum acaule Mart. ARECACEAE 145, 146, 171, 212, 297, 278, 283.
- Astrocaryum aculeatum G.F.W. Meyer ARECACEAE 283, 277, 369.
- Astrocaryum farinosum Barbosa Rodr. ARECACEAE 278, 380.
- Astrocaryum jauari Mart. ARECACEAE 277, 283.
- Astrocaryum javarense Trail ex Drude ARECACEAE 15, 144, 146, 160, 220, 262, 278, 283, 380
- Astrocaryum mexicanum Liebn ARECACEAE. 117, 382.
- Astrocaryum munbaca Mart. ARECACEAE 116, 117, 118, 130, 143, 144, 146, 169, 189, 190, 191, 232, 262, 277, 278.
- Astrocaryum paramaca Mart. ARECACEAE. 278, 283, 319.

- Astrocaryum rodriguesii Trail ARECACEAE. 278.
- Astrocaryum sociale Barbosa Rodr. ARECACEAE. 278, 380.
- Astrocaryum vulgare Mart. ARECACEAE. 277, 283.
- Astrocaryum sciophilum (Miq.) Pulle. ARECACEAE. 278, 283, 317.
- Astronium lecointei Ducke ANACARDIACEAE. 98, 180, 183, 212.
- Atroxima liberica Stapf. POLYGALACEAE 310.
- Attalea ARECACEAE. 279, 280, 281.
- Attalea attaleoides (Barbosa Rodr.) W. Boer ARECACEAE. 142, 144, 145, 169, 220, 317.
- Attalea regia (Mart.) W.Boer ARECACEAE. 126, 128, 129, 130, 184, 188, 221, 223, 276, 279, 283.
- Attalea speciosa Mart. ARECACEAE. 179, 184, 188, 190, 221, 222, 225, 276, 279, 280, 303, 369.
- Attalea spectabilis Mart. ARECACEAE. 145, 146, 171, 220.
- Avicennia nitida Jacq. AVICENNIACEAE. 313, 323.
- Bactris ARECACEAE. 142, 145, 146, 171, 191, 232, 233, 266, 268, 279, 280, 283.
- Bactris aubletiana Trail. ARECACEAE 233, 280.
- Bactris elegans Barbosa Rodr. & Trail. ARECACEAE. 116, 117, 118, 130, 266, 268, 280
- Bactris humilis (Wallace) Burret ARECACEAE. 116, 117, 118, 130.
- Bactris raphidacantha W. Boer. ARECACEAE. 317.
- Bactris simplicifrons Mart. ARECACEAE. 145, 233, 280, 381.
- Baphia bancoensis Aubrev. LEGUMINOSAE, PAPILIONACEAE. 231, 260.
- Baphia nitida Lodd. LEGUMINOSAE, PAPILIONACEAE 231, 260, 270.
- Beilschmiedia mannii (Meisn.) Benth. & Hook f. LAURACEAE 228.
- Bertholletia excelsa Humb. & Bonpl. LECYTHIDACEAE. 14, 19, 98, 127, 178, 179, 180, 181, 183, 184, 188, 191, 192, 193, 194, 195, 196, 198, 200, 201, 202, 210, 212, 213, 214, 221, 223, 224, 225, 230, 270, 369.
- Bignoniaceae 80, 81, 125, 176.
- Bocageopsis ANNONACEAE 188, 209
- Bombacaceae 80, 81, 120, 122, 125, 176, 177, 208.
- Boraginaceae 80, 120, 125, 176, 177.
- Bromeliaceae 303
- Brosimum MORACEAE 98, 183, 205, 272.
- Brosimum parinarioides Ducke MORACEAE 205
- Brosimum utile (H.B.K.) Pittier MORACEAE. 204, 205, 208.
- Bruguiera RHIZOPHORACEAE. 323.
- Bufoerestia mannii C.B.Cl. COMMELINACEAE 233.
- Burseraceae 79, 80, 81, 120, 125, 126, 176, 177, 179, 183, 184, 208.
- Bussea occidentalis Hutch. LEGUMINOSAE, CAESALPINIACEAE 228.

- Byrsonima MALPIGHIACEAE. 250, 326.
- Caesalpinaceae 270.
- Calpocalyx brevibracteatus Harms LEGUMINOSAE, MIMOSACEAE 228.
- Canarium schweinfurthii Engl. 228, 246.
- Capparidaceae, 80, 177.
- Cariniana LECYTHIDACEAE. 204, 208.
- Cariniana micrantha Ducke 204
- Carpolabia lutea G.Don. POLYGALACEAE. 330.
- Caryocaraceae 126, 208.
- Caryocar pallidum A.C. Smith CARYOCARACEAE. 205
- Caryocar villosum (Aubl.) Pers. CARYOCARACEAE. 204, 208, 229.
- Casearia FLACOURTIACEAE 184.
- Cecropia MORACEAE. 98, 99, 108, 130, 183, 184, 214, 250, 254, 268, 269, 272, 323, 353.
- Cecropia concolor Willd. MORACEAE 326.
- Cecropia peltata L. MORACEAE 3
- Cecropia obtusa Trecul MORACEAE. 269, 326, 362.
- Cecropia sciadophylla Mart. MORACEAE. 326, 362.
- Cecropia ulei Snethlage MORACEAE. 272.
- Cedrelinga LEGUMINOSAE, MIMOSACEAE. 180, 183.
- Cedrelinga catanaeformis Ducke LEGUMINOSAE, MIMOSACEAE, 205.
- Ceiba pentandra (L.) Gaertn. BOMBACACEAE 214, 314, 319, 331
- Celastraceae 80, 177, 184, 208.
- Cephaelis yapoensis (Schnell) Schnell RUBIACEAE 233, 266, 268.
- Cephaelis tabouensis Schnell RUBIACEAE 233.
- Cercestis afzelii Schott ARACEAE 233
- Chimarrhis barbata (Ducke) Drem. RUBIACEAE 205.
- Chlorophora excelsa (Welw.) Benth. MORACEAE. 272, 310, 350.
- Chrysobalanaceae 79, 80, 81, 120, 122, 125, 126, 176, 177, 183, 191, 208.
- Chrysophyllum SAPOTACEAE. 208
- Chrysophyllum taiense Aubr. & Pellegr. SAPOTACEAE. 228, 229.
- Chytranthus longiracemosus Gilg. ex Radlk. SAPINDACEAE. 260.
- Clarisia racemosa R. & P. MORACEAE 204, 208.
- Claviija THEOPHRASTACEAE 268.
- Coffea humilis A. Chev. RUBIACEAE 233, 268, 272, 328, 329
- Coffea liberica Bull. ex Hiern RUBIACEAE 231, 272.
- Cola STERCULIACEAE, 270
- Cola buntingii Pak. f. STERCULIACEAE . 230, 275.

Combretaceae 125, 177.

Combretodendron africanum (Welw.ex Benth & Hook.f.) Exell. LECYTHIDACEAE  
228, 229, 270.

Connaraceae 176, 177.

Copaifera multijuga Hayne LEGUMINOSAE, CAESALPINIACEAE 204.

Cordia BORAGINACEAE 188

Cordia nodosa Lam. BORAGINACEAE. 330.

Corynanthe pachyceras K. Schum. RUBIACEAE 228, 272, 319, 331, 340.

Corytophora alta R.Knuth. LECYTHIDACEAE. 98, 184, 204, 208.

Corytophora rimosa W.Rodr. LECYTHIDACEAE. 215.

Couepia canomensis (Mart.) Benth.ex Hook CHRYSOBALANACEAE 205.

Coula edulis Baill. OLACACEAE 228.

Couma macrocarpa Barbosa Rodr. APOCYNACEAE 205.

Couratari LECYTHIDACEAE 204

Couratari guianensis Aubl. LECYTHIDACEAE 205.

Craterispermum caudatum Hutch. RUBIACEAE. 49, 231, 272.

Craterogyne kameruniana (Engl.) Lanjouw MORACEAE 272.

Culcasia liberica N.E.Br. ARACEAE. 233.

Cyathea CYATHEACEAE. 59.

Cyclanthaceae 303.

Cynometra ananta Hutch.& Dalz. LEGUMINOSAE, CAESALPINIACEAE. 228.

Dacryodes klaineana (Pierre) H.J.Lam. BURSERACEAE. 228.

Desmoncus ARECACEAE. 62, 221.

Dialium aubrevillei Pellegr. LEGUMINOSAE, CAESALPINIACEAE. 228.

Dialium guianense Aubl. LEGUMINOSAE, CAESALPINIACEAE. 98, 183, 184.

Dichapetalaceae 120, 208.

Dinizia excelsa Ducke LEGUMINOSAE, MIMOSACEAE. 204, 229.

Diospyros EBENACEAE. 49.

Diospyros chevalieri De Willd. EBENACEAE. 48, 54, 230, 231, 330.

Diospyros mannii Hiern. EBENACEAE. 49, 230, 260, 270, 319, 331, 336.

Diospyros sanza-minika A.Chev. EBENACEAE 298, 259, 270, 331, 338, 351.

Diospyros soubreana F. White. EBENACEAE. 48, 54, 230, 231, 330.

Dipteryx odorata (Aubl.) Willd. LEGUMINOSAE, PAPILIONACEAE 205.

Discoglyprena caloneura (Pax) Prain EUPHORBIACEAE 290.

Dracaena AGAVACEAE. 233.

Dryobalanops aromatica Gaertn. DIPTEROCARPACEAE 356.

- Drypetes aylmeri Hutch. & Dalz. EUPHORBIACEAE. 231.
- Drypetes gilgiana (Pax) Pax & K. Koffm. EUPHORBIACEAE 231, 260, 271, 272, 330, 334, 351.
- Duckeodendron cestroides Kuhl. DUCKEODENDRACEAE. 204, 205, 208.
- Duckesia verrucosa (Ducke) Cuatr. HUMIRIACEAE. 204.
- Duguetia ANNONACEAE. 49, 188, 209, 270.
- Ebenaceae 177, 270.
- Elaeis guineensis Jacq. ARECACEAE. 59, 242.
- Elaeocarpaceae 80, 98, 120, 125, 176.
- Emmotum glabrum Benth. & Miers ICACINACEAE 204.
- Entandrophragma MELIACEAE 270.
- Entandrophragma angolense (Welw.) DC MELIACEAE 246, 315.
- Entandrophragma utile (Dawe & Sprague) Sprague MELIACEAE 228.
- Enterolobium LEGUMINOSAE, MIMOSACEAE 180, 183.
- Enterolobium schomburgkii Benth. LEGUMINOSAE, MIMOSACEAE 204.
- Eperua bijuga Mart. ex Benth. LEGUMINOSAE, CAESALPINIACEAE 205.
- Eperua falcata Aubl. LEGUMINOSAE, CAESALPINIACEAE 303, 316.
- Epithema tenue C.B. Clarke GESNERIACEAE 271.
- Erisma bicolor Ducke VOCHYSIACEAE 205.
- Erisma fuscum Ducke VOCHYSIACEAE 205.
- Erythrophleum ivorense A. Chev. LEGUMINOSAE, CAESALPINIACEAE 228.
- Erythroxylaceae 176.
- Eschweilera LECYTHIDACEAE 98, 180, 183, 184, 204, 205, 208, 313.
- Eschweilera amara (Aubl.) Ndz. LECYTHIDACEAE 205.
- Eschweilera odora (Poepp.) Miers LECYTHIDACEAE 205.
- Eucalyptus camaldulensis Dehn MYRTACEAE 310.
- Eugieissona minor Beccari ARECACEAE 323.
- Eugenia MYRTACEAE 188.
- Eugenia cf. egensis DC. MYRTACEAE 205.
- Euphorbiaceae 80, 120, 122, 125, 176, 177, 179, 183, 191, 209, 270, 272, 323.
- Euterpe ARECACEAE 159, 280.
- Euterpe precatoria Mart. ARECACEAE 143, 145, 146, 171, 221.
- Euterpe oleracea Mart. ARECACEAE 188, 190, 231, 254, 276.
- Fagara macrophylla Engl. RUTACEAE 242, 246.
- Faramea RUBIACEAE 191.
- Flacourtiaceae 80, 81, 120, 125, 176, 177, 183.
- Ficus MORACEAE 303, 317.

- Ficus benamina L. MORACEAE 315.
- Ficus benghalensis ("modèle Ficus benghalensis") 324.
- Gaertnera cooperi Hutch.& M.B.Moss RUBIACEAE 231.
- Gaertnera paniculata Benth. RUBIACEAE 231.
- Garcinia afzelii Engl. GUTTIFERAE 230.
- Geissospermum argenteum R.E.Woodson APOCYNACEAE 205.
- Geissospermum sericeum (Sagot) Benth.& Hook APOCYNACEAE 204, 208, 270.
- Gentianaceae
- Geonoma ARECACEAE 142, 145, 191, 232, 233, 280.
- Geonoma deversa (Poiteau) Kunth. ARECACEAE 116, 118, 119, 130.
- Geonoma stricta (Poit.) Kunth. ARECACEAE 234, 266, 280.
- Geophila RUBIACEAE 235.
- Geophila afzelii Engl. RUBIACEAE 233.
- Geophila hirsuta Benth. RUBIACEAE 233.
- Gesneriaceae 234.
- Gilbertiodendron splendidum (A.Chev.ex Hutch.& Dalz.) J.Leonard LEGUMINOSAE,  
CAESALPINIACEAE 220.
- Glyphaea brevis (Spreng.) Monachino TILIACEAE 231.
- Goupia glabra Aubl. CELASTRACEAE 184, 204, 208.
- Gramineae 233, 234.
- Grias LECYTHIDACEAE 270.
- Guaduella oblonga Hutch.ex W.D.Chayton GRAMINEAE 233.
- Guarea MELIACEAE 79, 98, 184, 208.
- Guarea richardiana A.Juss. MELIACEAE 270.
- Guatteria ANNONACEAE 49, 188, 270.
- Guttiferae 80, 120, 126, 176, 177, 259, 270, 323.
- Gymnostemon zaizou Aubr.& Pellegr. SIMAROUBACEAE 228.
- Harungana HYPERICACEAE 326.
- Heinsia crinita (Afzel.) G.Taylor RUBIACEAE 231, 272.
- Heisteria parvifolia Sm. OLACACEAE 231.
- Heliconiaceae 65.
- Hevea brasiliensis Müll.Arg. EUPHORBIACEAE 272.
- Hevea guianensis Aubl. EUPHORBIACEAE 204, 205.
- Hippocrateaceae 80, 120, 125, 176.
- Hirtella CHRYSOBALANACEAE 191.
- Holopyxidium LECYTHIDACEAE 205.
- Humiriaceae 80, 81, 120, 208.
- Hura crepitans L. EUPHORBIACEAE 272, 319.

- Hymenaea LEGUMINOSAE, CAESALPINIACEAE 183.
- Hymenolobium LEGUMINOSAE, PAPILIONACEAE 98, 180, 229.
- Inga LEGUMINOSAE, MIMOSACEAE 98, 99, 180, 183, 184, 250.
- Inga bourgoni (Aubl.) DC. LEGUMINOSAE, MIMOSACEAE 199.
- Iriartea ARECACEAE 323.
- Iriartea exorrhiza Mart. ARECACEAE 98, 108, 130, 143, 145, 146, 221, 276, 363,
- Iriartella setigera (Mart.) Wendl. ARECACEAE 143, 145, 169.
- Irvingia gabonensis (Aubry-Lecomte ex O'Rorke) Baill. IRVINGIACEAE 228
- Iryanthera MYRISTICACEAE 270.
- Jacaranda cf. copaia (Aubl.) G. Don BIGNONIACEAE 205.
- Jessenia bataua (Mart.) Burret ARECACEAE 145, 146, 159, 171, 276, 280.
- Jessenia ARECACEAE 280.
- Klainedoxa gabonensis Pierre ex Engl. IRVINGIACEAE 228.
- Laetia FLACOURTIACEAE 183, 184.
- Laetia procera (P. de E.) Eichl. FLACOURTIACEAE 204, 205.
- Laguncularia racemosa Gaertn. COMBRETACEAE 313.
- Lauraceae 80, 81, 98, 120, 122, 125, 126, 176, 177, 184.
- Lecythidaceae 80, 81, 120, 122, 125, 126, 176, 177, 179, 183, 184, 208, 270.
- Leguminosae 79, 80, 81, 124, 127, 129, 130, 131, 186, 187, 189, 193, 194, 218, :
- Leptaspis cochleata Thwaites GRAMINEAE 233.
- Licania CHRYSOBALANACEAE 98, 183, 204, 208, 319.
- Licaria LAURACEAE 205.
- Licaria aurea (Hub.) Kost. LAURACEAE 205.
- Linaceae 176.
- Loganiaceae 120, 125, 176.
- Lophira alata Banks ex Gaertn. f. OCHNACEAE 228, 272.
- Macaranga EUPHORBIACEAE 272.
- Macaranga heterophylla Müll. Arg. EUPHORBIACEAE 250, 326.
- Macaranga hurifolia Beille EUPHORBIACEAE 252, 319, 323, 326, 353.
- Maesobotrya barteri (Baill.) Hutch. EUPHORBIACEAE 231, 272, 326, 330.
- Maesopsis eminii Engl. RHAMNACEAE 49.
- Manicaria martiana Burret ARECACEAE 145, 146, 159, 171.
- Manicaria saccifera Gaertn. ARECACEAE 159.
- Manilkara surinamensis (Miq.) Dub. SAPOTACEAE 205.
- Mapania CYPERACEAE 155, 233.
- Mapania africana A. Chev. CYPERACEAE 155.
- Mapania coriandrum Nelm. CYPERACEAE 155.

Marantaceae 234

Mareya micrantha (Benth.) Müll. Arg. EUPHORBIACEAE 291, 272.

Mauritia aculeata Mart. ARECACEAE 145, 146, 231.

Mauritia flexuosa L.f. ARECACEAE 145, 146, 157, 276.

Maximiliana ARECACEAE 279/

Melastomaceae 80, 81, 120, 176, 177, 209, 232, 233.

Meliaceae 79, 80, 81, 120, 122, 125, 126, 176, 177, 179, 208, 270.

Memecylon golaense Bak.f. MELASTOMACEAE 231, 330.

Memecylon guineense Keay MELASTOMACEAE 231, 260, 330.

Memecylon lateriflorum (G.Don) Brem. MELASTOMACEAE 230.

Menispermaceae 120, 176.

Miconia MELASTOMACEAE 209.

Microdesmis puberula Hook.f. ex Planch. EUPHORBIACEAE 231, 260, 272, 330.

Micropholis SAPOTACEAE 183, 184.

Micropholis guianensis Pierre SAPOTACEAE 204, 208

Mimosa 99

Mimosaceae 270.

Minquartia guianensis Aubl. OLACACEAE 184, 205.

Mitragyna ciliata Aubr. & Pellegr. RUBIACEAE 229

Mitragyna stipulosa O.Kzte 313.

Monimiaceae 80, 120, 125, 176, 177, 179.

Monogynanthus (s.g. Astrocaryum) ARECACEAE 277, 278, 381.

Moraceae 80, 120, 125, 126, 176, 177, 179, 183, 184, 208, 270, 272, 323.

Mouriria MELASTOMACEAE 215

Mouriria lunatanthera Marley MELASTOMACEAE 205

Musaceae 65

Musanga cecropioides R.br. MORACEAE 3, 200, 252, 288, 326.

Myrianthus libericus Rendle MORACEAE 272.

Myristicaceae 49, 63, 80, 81, 120, 176, 177, 183, 209, 259, 270, 323.

Myrsinaceae 80

Myrtaceae 80, 120, 125, 176, 177, 191, 209.

Napoleona (Lecythidaceae) 270

Napoleona leonensis Hutch. & Dalz. LECYTHIDACEAE 231, 260, 330.

Napoleona vogelii Hook ex Planch. LECYTHIDACEAE 231.

Nauclea diderrichii (de Willd & Th.Dur.) Merrill. RUBIACEAE 228, 229, 272.

Nectandra rubra (Mez.) C.K.Allen LAURACEAE 205.

- Neea NYCTAGINACEAE 205.
- Nenga gajah Dransfield ARECACEAE 323.
- Neosloetiopsis kamerunensis Engl. MORACEAE 272, 330.
- Newtonia LEGUMINOSAE, MIMOSACEAE 229.
- Nyctaginaceae 80, 81, 120, 125, 176, 177, 208.
- Ochnaceae 176, 177, 270, 272.
- Ocotea LAURACEAE 184.
- Octoknema borealis Hutch.&Dalz. OCTOKNEMATAACEAE 228.
- Oenocarpus ARECACEAE 279.
- Oenocarpus bacaba Mart. ARECACEAE 98, 116, 117, 118, 119, 130, 143, 144, 145, 184, 188, 214, 220, 221, 275, 279.
- Oenocarpus distichus Mart. ARECACEAE 184, 188, 221, 275, 279.
- Oenocarpus minor Mart. ARECACEAE 143, 144, 145, 169, 279.
- Olacaceae 80, 120, 125, 176, 177.
- Oldfieldia africana Benth.& Hook.f. EUPHORBIACEAE 228, 272.
- Olyra latifolia L. GRAMINEAE 233.
- Orbignia ARECACEAE 279.
- Orchidaceae 303
- Ormosia LEGUMINOSAE, PAPILIONACEAE 184.
- Ouratea affinis (Hook.f.) Engl. OCHNACEAE 272.
- Ouratea duparquetiana (Baill.) Gilg. OCHNACEAE 49, 233, 268, 272, 328, 329.
- Ouratea morsonii Hutch.& Dalz. OCHNACEAE 231, 330.
- Ouratea schoenleiniana (Klozsch) Gilg. OCHNACEAE 231, 272.
- Osteophloeum platyspermum (A.DC.) Warb. MYRISTICACEAE 204
- Pachypodianthum ANNONACEAE 270
- Palisota barteri Hook.f. COMMELINACEAE 233.
- Palisota hirsuta K.Schum. COMMELINACEAE 233
- Pandanus PANDANACEAE 313, 323.
- Paracoffea ebracteolata (Hiern) Leroy RUBIACEAE 233, 272, 328, 329, 330, 332.
- Parinari aubrevillei Pellegr. CHRYSOBALANACEAE 228.
- Parinari excelsa Sabine CHRYSOBALANACEAE 205, 228, 229, 331.
- Parkia LEGUMINOSAE, MIMOSACEAE 98, 180, 183, 229.
- Parkia bicolor A.Chev. LEGUMINOSAE, MIMOSACEAE 228.
- Parkia oppositifolia Spruce ex Benth. LEGUMINOSAE, MIMOSACEAE, 204.
- Peltogyne catingae Ducke LEGUMINOSAE, CAESALPINIACEAE 204.
- Peltogyne paniculata Benth. LEGUMINOSAE, CAESALPINIACEAE 205.

- Pentadesma butyracea Sabine GUTTIFERAE 228, 270.
- Pentaclethra macrophylla Benth. LEGUMINOSAE, MIMOSACEAE 228.
- Peperomia PIPERACEAE 234.
- Piper guineense Schum. 235.
- Piptadenia LEGUMINOSAE, MIMOSACEAE 204, 218.
- Piptadeniastrum africanum (Hook.f.) Brenan LEGUMINOSAE, MIMOSACEAE 214, 228, 229, 331.
- Pithecolobium LEGUMINOSAE, MIMOSACEAE 180, 183.
- Pithecolobium racemosum Ducke LEGUMINOSAE, MIMOSACEAE 204, 208.
- Placodiscus leptostachys Radlk. SAPINDACEAE 230.
- Plagiosiphon emarginatus (Hutch.&Dalz.) J. Leonard LEGUMINOSAE, CAESALPINIACEAE 33.
- Platonia insignis Mart. GUTTIFERAE 48, 50, 270.
- Platymiscium cf. duckei Huber LEGUMINOSAE, PAPILIONACEAE 205.
- Pleiogynanthus (s.g. Astrocaryum) ARECACEAE 277, 278, 381.
- Pogonophora schomburgkiana Miers ex Benth. EUPHORBIACEAE 205.
- Potalia amara Aubl. LOGANIACEAE 49
- Pourouma MORACEAE 194, 214, 272.
- Pouteria SAPOTACEAE 183, 184
- Pouteria cf. guianensis SAPOTACEAE 205.
- Protium BURSERACEAE 79, 98, 183, 184, 205.
- Protium heptaphyllum (Aubl.) March. BURSERACEAE 99.
- Protium insigne Engl. BURSERACEAE 184, 204, 208.
- Protium paraense Aubl. BURSERACEAE 205.
- Potalia amara Aubl. LOGANIACEAE 268
- Protomegabaria ("modèle Protomegabaria") 323
- Pteris atrovirens Willd. POLYPODIACEAE 233.
- Ptychopetalum anceps Oliv. OLACACEAE 231.
- Pycnanthus angolensis (Welw.) Warb. MYRISTICACEAE 228, 259, 270, 271, 275, 381.
- Pycnocomma macrophylla Benth. EUPHORBIACEAE 49, 63, 233, 268, 272, 328; 329.
- Quiinaceae 80, 120, 125, 176.
- Qualea VOCHYSIACEAE 205.
- Qualea paraensis Ducke VOCHYSIACEAE 205.
- Quercus ilex L. FAGACEAE, 310.
- Rapateaceae 234.
- Raphia sassandrensis A.Chev. ARECACEAE 154.

- Rhizophora RHIZOPHORACEAE 323.
- Rhizophora mangle L. RHIZOPHORACEAE 319.
- Rhizophoraceae 176.
- Rinorea VIOLACEAE 79, 191, 232.
- Rinorea illicifolia (Welw.ex Oliv.) O.Ktze VIOLACEAE 231.
- Rinorea longicuspis Engl. VIOLACEAE 231.
- Rollinia ANNONACEAE 183, 198, 209.
- Rothmannia RUBIACEAE 231.
- Rothmannia longiflora Salisb. RUBIACEAE 272, 330.
- Rubiaceae 80, 120, 125, 176, 177, 191, 209, 232, 233, 270, 272.
- Rutaceae 80, 120, 125, 176, 177.
- Sacoglottis ceratocarpa Ducke HUMIRIACEAE 205
- Sacoglottis gabonensis (Baill.) Urb. HUMIRIACEAE 229.
- Sacoglottis matogrossensis Malme HUMIRIACEAE 205.
- Sapindaceae 80, 120, 125, 176, 177, 179.
- Sapium guineense (Benth.) O.Ktze. EUPHORBIACEAE 233, 272.
- Sapotaceae 80, 81, 120, 125, 176, 177, 183, 184, 205, 208, 323.
- Scheelea ARECACEAE 99, 279.
- Scleria barteri Boeck. CYPERACEAE 64.
- Sclerolobium LEGUMINOSAE, CAESALPINIACEAE 184.
- Sclerolobium melanocarpum Ducke LEGUMINOSAE, CAESALPINIACEAE 204, 208.
- Scleronema micranthum Ducke BOMBACACEAE 204, 205, 208.
- Scottelia coriacea A.Chev.ex Hutch.& Dalz. FLACOURTIACEAE 228.
- Shorea cf. uliginosa DIPTEROCARPACEAE 49, 50.
- Simarouba amara Aubl. SIMAROUBACEAE 184
- Simaroubaceae 80, 120, 125, 176, 177.
- Siparuna MONIMIACEAE 184.
- Sloanea ELAEOCARPACEAE 99.
- Solanum SOLANACEAE 99.
- Sohnreyia excelsa Krause RUTACEAE 49.
- Spondianthus preussii Engl. EUPHORBIACEAE 228.
- Sterculiaceae 80, 81, 120, 125, 126, 176, 177.
- Strelitziaceae 65.
- Streptocarpus GESNERIACEAE 271
- Streptogyna crinita P.Beauv. GRAMINEAE 233.

- Strombosia glaucescens Engl. OLACACEAE 228.
- Stryphnodendron LEGUMINOSAE, MIMOSACEAE ? 188.
- Swartzia LEGUMINOSAE, CAESALPINIACEAE 183.
- Syagrus inajai (Spruce) Beccari ARECACEAE 116, 117, 118, 130, 144, 145, 232, 262, 280, 283.
- Symphonia globulifera L.f. GUTTIFERAE 48, 50, 99, 229, 275, 313.
- Tabernaemontana APOCYNACEAE 191
- Tabernaemontana crassa Benth. APOCYNACEAE 49, 270.
- Tachigalia LEGUMINOSAE, CAESALPINIACEAE 180, 183, 184, 205.
- Tachigalia myrmecophila (Ducke) Ducke LEGUMINOSAE, CAESALPINIACEAE 204, 208.
- Tachigalia paniculata Aubl. LEGUMINOSAE, CAESALPINIACEAE 204.
- Talisia SAPINDACEAE 260.
- Tapirira ANACARDIACEAE 99.
- Tapura amazonica Poepp.ex Engl. DICHAPETALACEAE 205.
- Tapura guianensis Aubl. DICHAPETALACEAE 208.
- Tarrietia utilis (Sprague) Sprague STERCULIACEAE 228, 229, 331.
- Terminalia ivorensis A.Chev. COMBRETACEAE 26, 242, 244.
- Terminalia superba Engl. COMBRETACEAE 242
- Tetragastris BURSERACEAE 79, 180, 183, 184.
- Tetragastris altissima (Aubl.) Swart. BURSERACEAE 184.
- Tetrorchidium oppositifolium (Pax) Pax & K.Hoffm. EUPHORBIACEAE 231.
- Thaumatococcus MARANTACEAE 233.
- Thecacoris stenopetala (Müll.Arg.) MüLL.Arg. EUPHORBIACEAE 233, 272.
- Theobroma cacao L. STERCULIACEAE 310.
- Theobroma grandiflora (Willd ex Spreng.) Schum. STERCULIACEAE 184.
- Theobroma mariae K.Schum. STERCULIACEAE 260, 275.
- Theobroma speciosum Spreng. STERCULIACEAE 184.
- Thonningia sanguinea Vahl. BALANOPHORACEAE 233.
- Tiliaceae 80, 81, 120, 125, 126, 176, 177, 183.
- Trema ULMACEAE 49, 326.
- Trema guineensis (Schum. & Thonn.) Ficalho ULMACEAE 252.
- Trichilia heudelotii Planch.ex Oliv. MELIACEAE 230.
- Tricoscypha arborea (A.Chev.) A.Chev. ANACARDIACEAE 228.
- Triplochytton scleroxylon K.Schum. STERCULIACEAE 26, 242, 270.
- Triuridaceae 233, 234.

- Uapaca EUPHORBIACEAE 2, 323.
- Uapaca esculenta A.Chev.ex Aubr.& Leandri EUPHORBIACEAE 272.
- Uapaca paludosa Aubr.& Leandri EUPHORBIACEAE 229.
- Unonopsis ANNONACEAE 188.
- Vantanea HUMIRIACEAE 204, 208
- Verbenaceae 80, 125, 176, 177, 183.
- Vernonia conferta Benth. COMPOSITEAE 326.
- Verschaffeltia splendida Wendl. ARECACEAE
- Violaceae 79, 80, 125, 176, 177, 191, 232.
- Viola MYRISTICACEAE 98, 183, 259, 270.
- Viola elongata (Benth. Warb. MYRISTICACEAE 180.
- Viola melinonii (R.Ben.) A.C.Smith MYRISTICACEAE 99.
- Viola michelii Heckel MYRISTICACEAE 205.
- Vismia HYPERICACEAE 250, 326.
- Vismia guineensis (L.)Choisy HYPERICACEAE 252.
- Vitex VERBENACEAE 183.
- Vochysiaceae 120, 122.
- Vouacapoua LEGUMINOSAE, CAESALPINIACEAE 98.
- Vouacapoua pallidior Ducke LEGUMINOSAE, CAESALPINIACEAE 215.
- Voyria GENTIANACEAE 254.
- Xylopia ANNONACEAE 49, 270.
- Xylopia aethiopica (Dunal) A. Rich. ANNONACEAE 228, 250, 313.
- Xylopia quintasii Engl.& Diels. ANNONACEAE 228, 250.
- Zamia ZAMIACEAE 233.

1983

KAHN Francis

UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC (MONTPELLIER II)

#### RESUME

Les forêts tropicales humides d'Amazonie brésilienne et de Côte d'Ivoire sont décrites par une méthode morpho-structurale qui procède par l'observation de volumes de végétation dont l'architecture est homogène.

La variabilité architecturale de la forêt est analysée et sont dissociés les effets du cycle sylvigénétique et du modelé. Un segment de variation toposéquentielle est dégagé.

L'architecture comparée des forêts amazoniennes témoigne d'une grande variation intracontinentale. La comparaison avec d'autres forêts tropicales montre que 10 à 12 ensembles structuraux peuvent être réalisés en différentes phases sylvigénétiques. Des relations entre l'architecture forestière et certains types biologiques sont établies et les tendances adaptatives des plantes, en particulier des palmiers, sont considérées. L'évolution de la forme arborescente dicotylédonienne est discutée.

Une deuxième partie confronte le milieu organique exploitable au comportement racinaire et pose les bases pour une étude architecturale de la rhizosphère des forêts tropicales humides.

#### MOTS - CLES

Forêt tropicale humide. Amazonie. Côte d'Ivoire. Architecture des arbres et des forêts. Cycle sylvigénétique. Climax forestier. Palmiers. Types biologiques. Adaptation et évolution. Systèmes racinaires.