

Organisation

Définition

Architecture

- Profils
- Distribution du nombre d'arbres par catégories de diamètre
 - Introduction
 - Distribution des diamètres par classes
 - Influence de la pente et de l'altitude
 - Influence de la formation forestière et des types de forêts
 - Conclusions
- Hauteur des arbres et strates
- Houppiers
 - Description
 - Distribution des diamètres des houppiers. Recouvrement
 - Concurrence
 - Disposition des masses foliaires
 - Structure du couvert
- Relation entre les principales dimensions des arbres
 - Diamètre et hauteur
 - Diamètre et diamètre du houppier
- Systèmes radicaux
- Autres caractéristiques morphologiques importantes
 - Contreforts et racines aériennes
 - Types biologiques
 - Lianes
 - Feuilles
- État sanitaire
- Conclusion

Structures

- Structures de diamètres par espèces
- Applications des structures de diamètres
 - Surface terrière
 - Remarques dendrométriques
 - Volumes bruts et volumes commercialement utilisables
 - Biomasse
- Distributions spatiales
 - Distribution des présences et absences par espèce
 - Étude des *runs*
 - Distribution spatiale du nombre de tiges par espèce
- Richesse et diversité floristiques : expression quantitative
 - Richesse floristique
 - Diversité floristique
- Groupements d'espèces
- Conclusions

Conclusion générale : les recherches nécessaires

Recherches nécessaires

- Description
- Architecture
- Structures
- Méthodologie

Bibliographie

Définition

Il s'agit d'étudier comment les forêts tropicales fermées sont organisées, c'est-à-dire comment elles sont construites, quelle est leur architecture et leur dynamique et quelles sont les structures et processus sous-jacents présents dans le mélange apparemment anarchique des arbres et des espèces.

Bien qu'on insiste sur les forêts tropicales denses humides sempervirentes de plaine qui sont les plus complexes, les formations suivantes rentrent dans le cadre de l'étude : les forêts denses semi-caducifoliées; les forêts denses sèches; les forêts denses d'altitude; les forêts marécageuses; les forêts-savanes¹ (*heath forests, kerangas, heidewald*); les mangroves.

Sont donc exclues les savanes arborées et arbustives et les forêts caducifoliées ouvertes du type forêt claire à Diptérocarpacées ou la forêt miombo.

Il faut remarquer qu'il n'y a pas de solution de continuité entre les forêts caducifoliées ouvertes et les forêts caducifoliées fermées; tous les intermédiaires existent, l'ensemble étant désigné par des appellations locales communes (llanos, miombo, forêt claire, etc.). L'ouverture du couvert s'accompagne d'un développement du tapis herbacé; sa présence est le critère d'exclusion pour l'étude envisagée.

Il reste beaucoup à faire pour définir d'une manière acceptable les diverses formations tropicales fermées et pour établir des équivalences entre les nomenclatures des différents auteurs (voir chapitre 4). Même au niveau le plus élevé de la hiérarchie des formations forestières tropicales, un effort considérable de systématisation des études phénologiques et cartographiques reste à faire, en Afrique comme ailleurs.

Les études concernant l'organisation des forêts tropicales fermées sont très inégalement avancées. Les mieux connues à cet égard sont les forêts denses de plaine, c'est-à-dire les forêts denses humides sempervirentes et les forêts denses semi-caducifoliées, en partie au moins à cause de leur intérêt commercial. Les nombreux inventaires dont elles ont fait l'objet permettent en effet d'appréhender de manière satisfaisante leur architecture et leurs structures. L'organisation d'une forêt recouvre deux concepts : l'architecture de cette forêt et les structures qui y existent, c'est-à-dire la géométrie du peuplement et les lois qui gouvernent la géométrie et la dynamique de croissance des arbres sur le plan individuel et selon leur espèce.

L'architecture d'une forêt se traduit par un ensemble de rapports de dimensions entre les parties constitutives sans qu'il soit nécessaire de tenir compte des espèces. C'est donc d'abord une étude morphologique. Il semble utile de séparer les principaux types biologiques : arbres et arbrisseaux, lianes, épiphytes, etc. Leur importance relative, leur emplacement dans l'écosystème, sont différents et l'on peut en faire des études séparées. Bien entendu, l'arbre est le type biologique le plus répandu et le plus important par sa biomasse et son rôle édificateur. La méthodologie ne sera pas la même pour chaque type biologique, à cause des dimensions différentes des individus et des diffi-

cultés variables liées à la récolte, à la détermination et au levé. On peut distinguer l'architecture globale de la forêt de l'architecture particulière à chaque individu d'une certaine espèce.

L'architecture des espèces tropicales a été étudiée assez tardivement (Corner, 1952; Koriba, 1958) et a fait l'objet d'une systématisation récente très intéressante par Hallé et Oldeman (1970) qui distinguent un certain nombre de modèles architecturaux. Leur incidence sur la morphologie des forêts denses ripicoles et de terre ferme a été décrite par Oldeman (1972b, 1974) qui pense qu'il existe des niveaux privilégiés de ramifications. L'architecture des arbres est encore trop peu prise en considération dans les flores et les études dendrologiques; ce n'est que sur des photographies ou sur des profils soignés de forêt (Hallé *et al.*, 1967) que le lecteur étranger au monde tropical peut avoir une idée de l'infinie variété des formes. Ces morphologies individuelles impriment un cachet particulier à la forêt si elle contient des espèces grégaires; il en résulte un effet bien visible sur photographie aérienne : par exemple, les peuplements de *Gilbertiodendron* et les forêts riveraines à *Guibourtia* d'Afrique et d'une manière générale tous les peuplements paucispécifiques (forêts, sèches denses à *Lagerstroemia*, forêts à *Terminalia-Triplochiton*, forêts marécageuses, forêts secondaires, mangroves). Dans le cas des forêts denses, la multiplicité des espèces et l'abondance des chablis rend souvent confus l'aspect sur photographie aérienne; à petite échelle, par exemple au 1/50 000, on ne peut guère espérer utiliser la photographie que pour séparer des faciès de forêts d'après la taille et la densité des houppiers.

Le mot structure a été employé pour désigner des dispositions ou arrangements d'arbres ou d'espèces qui peuvent être décrits par certains modèles mathématiques; il en est ainsi de la distribution des diamètres à 1,30 m du sol, de la distribution des hauteurs totales, des distributions spatiales d'arbres et d'espèces, de la diversité floristique, des groupements d'espèces. On peut alors parler de structure de diamètres, de structure de hauteurs, de structure de houppiers et de couvert, de structures spatiales, etc. Cette définition correspond à celle de l'architecture de Rollet (1974). Une définition plus complète des structures est donnée plus loin, mais il est clair que c'est la signification biologique des phénomènes exprimés par des formulations mathématiques qui demeure l'objet essentiel des investigations.

Architecture

Plusieurs systèmes d'application générale ont été proposés pour décrire la géométrie ou la structure de la végétation : Tansley et Chipp (1926), Burt Davy (1938), Richards *et al.*

1. Il ne s'agit en aucun cas d'une mosaïque de forêt et de savane, mais d'une forêt sempervirente de plaine sur podzols profonds, à physionomie particulière (absence de grands arbres, petits diamètres plus ou moins égaux, peu de lianes et de contreforts).

(1940), Dansereau (1951), Van Dillewijn (1957), Addor *et al.* (1970). Le nombre des photographies publiées pour illustrer les travaux sur les forêts tropicales est très grand mais d'intérêt très inégal, les auteurs cédant beaucoup plus à des considérations esthétiques que scientifiques. La méthode de Van Dillewijn complétée par des profils et des inventaires mériterait d'être largement utilisée.

Profils

On a tenté de visualiser l'architecture des forêts tropicales au moyen de transects ou profils. Une revue bibliographique a été faite pour les forêts denses sempervirentes de plaine par Rollet (1968, 1969, 1974). On trouvera dans cette révision les principaux styles de représentation correspondant aux divers auteurs.

Les critères de levés varient assez considérablement d'un auteur à l'autre, pour la largeur du profil, la longueur, la hauteur minimale des arbres et arbustes considérés, la plus ou moins grande schématisation du dessin en élévation, la projection du profil sur un plan horizontal où l'on peut noter la position des centres des fûts ou dessiner la projection des contreforts, celle des houppiers, noter les arbres morts sur le sol ; en élévation, on peut distinguer les arbres caducifoliés des arbres sempervirents, le houppier des lianes, certaines familles (en Asie : Diptérocarpacées, Conifères), les tiges de lianes, les épiphytes, on peut dessiner avec plus ou moins de minutie l'aspect des houppiers.

Il en résulte des représentations très différentes, se traduisant par des profils schématiques dans certains pays : Colombie (Smit, 1964), Malaisie (Cousens, 1951 ; Robbins, 1964), Guyana (Fanshawe, 1952), Antilles (Stehlé, 1945, 1946), mais ayant donné naissance également à des profils très élaborés en Afrique, au Gabon en particulier (Hallé *et al.*, 1967), et en Guyane française (Oldeman, 1972a) comme dans d'autres régions : Surinam (Lindeman et Moolenaar, 1959), Brunei (Bornéo) (Ashton, 1964).

Certains auteurs font des levés sans largeur définie, simplement pour montrer l'allure des peuplements (Aubréville 1947, 1949). Tous les degrés existent entre les profils les plus simplifiés et les plus élaborés.

Une différence essentielle est introduite par Oldeman (1974) qui lit sur les profils la dynamique du développement forestier en distinguant, selon des critères d'architecture arborescente, des arbres du présent avec un maximum d'expansion, des arbres d'avenir qui ont encore un potentiel d'expansion et des arbres du passé en voie d'élimination. Par ce biais, il devient possible de distinguer graphiquement des surfaces de forêt en croissance, sans arbres du présent, des surfaces couvertes d'une forêt « mûre » dans laquelle les arbres du présent forment des ensembles structuraux à des niveaux déterminés (à ne pas confondre avec les strates), des forêts en déclin. Des phénomènes de développement forestier et de succession forestière peuvent ainsi être mis en lumière.

Les auteurs anglais ont produit de nombreux profils dans un assez grand nombre de pays tropicaux, en suivant les règles recommandées par Burt Davy (1938) et Richards

et al. (1940) : largeur du profil 25' longueur 200', hauteur minimale de tiges dessinées 15'. Il convient de signaler que ce sont Davis et Richards qui, en 1933, ont mis au point cette méthode en Guyana.

La multiplicité des travaux conçus indépendamment a cependant entraîné des représentations assez différentes. Par exemple, pour la largeur des profils, 25' (= 7,6 m), 66' (20 m environ), Cousens (1951) ; 5 m, 10 m, 20 m, ou 30 m en bandes contiguës de 5 ou 10 m ; Oldeman (1972) envisage une largeur variable d'entre le tiers et la moitié de la hauteur moyenne de la forêt ; pour la hauteur, Aubréville (1961) 1 et 3 m, (1947) 1 et 5 m ; 3 m (Takeuchi, 1961, 1962) ; 5 m et subsidiairement 10 et 20 m (Lindeman et Moolenaar, 1959) ; 4 m (Rollet, 1969). Au lieu d'une hauteur minimale des arbres représentés, on a aussi employé un diamètre minimal : 10 cm (Lamprecht et Veillon, 1957) ; 6 pouces de circonférence, soit environ 5 cm de diamètre subsidiairement 2 pieds de circonférence, soit environ 20 cm de diamètre (Holmes, 1958).

Il est rare que les auteurs dessinent strictement les fûts et feuillages qui se trouvent dans le parallélépipède rectangle correspondant au levé, en particulier pour les lianes, les arbres inclinés, les volumes de houppiers.

L'établissement d'un profil, par exemple 10 × 50 m, demande un temps assez long, 4 à 8 jours ou plus selon le degré de précision, le fini du dessin des houppiers et la nécessité de récoltes pour déterminer les espèces. En dépit de cette somme d'efforts, il ne faut pas surestimer la valeur statistique de ces levés à cause de leurs petites surfaces et de la variabilité de la forêt ; on s'aperçoit que deux profils contigus ou voisins peuvent montrer des dispositions de houppiers ou des répartitions de tiges assez différentes. Il semble cependant qu'un profil puisse donner une idée suffisante de la géométrie du peuplement, du remplissage du sous-bois et des caractéristiques morphologiques de la forêt : position des houppiers, abondance relative des tailles des fûts, des types biologiques remarquables (fougères arborescentes, palmiers, conifères, lianes, épiphytes, morphologie des pieds des arbres). La surface totale levée dans le monde sous forme de profils est sans doute inférieure à 30 ha ; c'est une fraction infinitésimale des superficies occupées par les forêts tropicales, ce qui pose donc le problème de représentativité ; on peut penser que la même surface judicieusement répartie dans tous les pays tropicaux et parmi les grandes formations forestières (400 à 500 profils de 1/20 à 1/10 d'hectare) pourrait donner une excellente idée de la réalité.

Cette représentativité prend une autre dimension lorsque le but devient la mise en évidence des processus de développement forestier. La méthode graphique des profils se compare alors étroitement aux techniques microscopiques, la seule différence étant l'échelle spatiale. En effet, si l'on peut étudier une coupe histologique en laboratoire, les dimensions de la forêt sont telles que l'observateur se trouve à l'intérieur de la coupe qu'est le profil forestier. Considérant la forêt comme un tissu, les arbres et les autres organismes peuvent se comparer aux cellules formant ce tissu, tout en obéissant à un ensemble d'interactions tout différent de celui au niveau cellulaire. Le

nombre de profils nécessaires mentionné ci-dessus ne peut donc pas seulement fournir une image réaliste des formations forestières en question. Ces profils comportent en outre des renseignements précieux sur le développement et le fonctionnement de ces forêts, à condition que leur position topographique soit soigneusement choisie. En effet, la méthode des profils est une méthode non-statistique qui se prête surtout à l'étude particulière de certains phénomènes qui ont été déterminés comme essentiels avant d'entreprendre la recherche, tel la secondarisation forestière, la régénération sur chablis ou la disposition spatiale des niches animales.

Si l'on caractérise assez bien par des profils la morphologie des grandes formations forestières tropicales ou encore leurs types architecturaux, il est certain que ce procédé donne une autre image des types de forêts que celle des types distingués d'après la composition floristique. Un coût trop élevé de l'exécution, comme la trop grande schématisation du dessin, doivent être des extrêmes à éviter si l'on veut que les profils conservent leur fonction qui est de représenter avec une précision suffisante la morphologie et l'architecture des principales formations forestières. Les mêmes extrêmes sont d'ailleurs à éviter lors de l'application de méthodes statistiques. Ainsi, les idées de Newman (1954) et de Holdrige *et al.* (1971) sur les profils idéalisés et reconstitués, les simplifications de Dansereau (1951) semblent entraîner une manipulation exagérée des observations et une représentation trop arbitraire de la réalité. Enfin, l'interprétation très poussée d'un profil ou d'un très petit nombre de profils, (Takeuchi 1961, 1962a, b) risque d'exagérer la signification quantitative des conclusions, nécessairement limitée à l'échantillon.

De nombreux traités généraux de phytogéographie reproduisent des profils provenant de sources variées et souvent simplifiées. Aubréville (1965) a fait dessiner par N. Hallé en perspective cavalière, sept blocs-diagrammes d'une grande valeur suggestive qui se rapportent aux principales grandes formations tropicales : forêts dense humide sempervirente, dense humide semi-caducifoliée, sempervirente de haute altitude, dense sèche caducifoliée, fourré, forêt claire, savane boisée. Francke (1942) avait eu la même idée en ayant recours à des profils seulement. Ces représentations sont très utiles pour traduire les architectures et les rythmes de défoliaison.

Des listes (non exhaustives) de profils ont été établies par formations, et à l'intérieur de chaque formation par pays. Les formations considérées sont : forêts denses sempervirentes de plaine, forêts denses semi-caducifoliées, forêts denses d'altitude, forêts marécageuses, mangroves, *kerangas*. Des profils qui concernent l'Afrique peuvent être trouvés dans les publications des auteurs suivants : Richards (1952, 1963), Aubréville (1947, 1961), Eggeling (1947), Foggie (1947), Louis (1947), Donis (1948), Jones (1955), Germain *et al.* (1956), Keay (1959), Voorhoeve (1964), N. Hallé *et al.* (1967), Huttel (1967), Rollet (1974). Des profils concernant d'autres parties du monde existent dans les publications des auteurs suivants : Davis *et al.* (1933, 1934), Richards (1936, 1939), Brooks (1941), Beard (1942, 1944b, 1946, 1949), Stevenson (1942), Nel-

son-Smith (1945), Stehlé (1945, 1946), Cousens (1951), Fanshawe (1952), Asprey *et al.* (1953), Lamprecht (1954, 1956, 1958, 1964), Lamprecht *et al.* (1957), Holmes (1958), Lindeman *et al.* (1959), Robbins (1959, 1968), Anderson (1961), Burgess (1961), Rodrigues (1961), Takeuchi (1961, 1962), Thai-van-Trung (1962), Veillon (1962), Grubb *et al.* (1963), Ashton (1964), Robbins *et al.* (1964), Smit (1964), Mayo Melendez (1965), Morales (1966), Vega *et al.* (1966), Whitmore (1966), Brünig (1968a), Vareschi (1968), Hozumi *et al.* (1969), Fox (1970), Smith (1970), Blasco (1971), Havel (1972), Oldeman (1972, 1974, 1978, 1981), Rollet (1974), F. Hallé *et al.* (1978).

En conclusion, le nombre de profils est encore faible malgré son accroissement rapide actuel. Ces profils de forêts resteront statistiquement peu représentatifs, mais se prêtent à d'autres méthodes de modélisation non statistique. Les différentes représentations ou les styles des auteurs ne sont pas un inconvénient mais plutôt le symptôme d'un enrichissement conceptuel. Il serait cependant souhaitable que des réunions internationales soient organisées dans le but de définir des « règles du jeu » qui garantissent que les données des différents profils restent comparables entre elles, sans entraver les possibilités de développements épistémologiques ultérieurs. Les résultats des profils se limitent à leur propre échelle, qui ne dépasse en général pas l'hectare et le plus souvent reste bien en dessous, avec des longueurs de 50 à 60 m. Sur de telles surfaces on peut, par exemple, distinguer des strates ou ensembles structuraux *sans pouvoir en déduire* la stratification générale du type de forêt en question, à l'échelle de paysages entiers. Pour représenter les formations forestières il sera nécessaire d'avoir recours à d'autres profils beaucoup plus abstraits et schématiques et couvrant de grandes surfaces (cf. F. Hallé *et al.*, 1978, fig. 104 ; Oldeman, 1981).

Distribution du nombre d'arbres par catégories de diamètre

Introduction

Dans tous les inventaires forestiers tropicaux on prend toujours au moins une mesure : le diamètre des arbres. C'est assez compréhensible, car la mesure du diamètre est la plus commode, malgré la difficulté rencontrée quand il y a des contreforts. Toutes les autres mesures sont plus laborieuses : hauteur commerciale au premier défaut ou hauteur sous couronne, hauteur totale, diamètre du fût à différents niveaux, diamètre du houppier. De plus, pour prévoir le volume brut des fûts, le diamètre D à 1,30 m du sol (ou au-dessus des contreforts) est le diamètre le plus important, car il existe une relation étroite entre ce volume et D^3 ou une puissance de D .

Beaucoup d'inventaires sont disponibles où les arbres sont classés par catégories de diamètre. Plusieurs millions d'arbres ont été ainsi mesurés et classés. Cette abondance invite à une analyse approfondie. Naturellement, les unités de mesure, les intervalles de classes, les limites inférieures

de diamètre (ou de circonférence) sont très variés d'un pays à l'autre. De même, il est fréquent qu'on inventorie quelques espèces seulement et qu'on ignore les autres. On n'étudie ici que les inventaires tenant compte de tous les arbres au-dessus d'un certain diamètre. Beaucoup d'inventaires toutes espèces sont disponibles au-dessus de 60 cm de diamètre (ou 6' de circonférence) ou même au-dessus de 40 cm. Beaucoup moins nombreux sont ceux qui commencent à 20 cm. Au-delà, le nombre des espèces est tellement élevé et la difficulté de les reconnaître est si grande que les inventaires précis descendant à 10 cm, 5 cm ou en dessous sont encore très rares et limités à de petites surfaces. Or pour comprendre les phénomènes, il est nécessaire de disposer de grandes collections d'arbres identifiés et mesurés à partir du plus petit diamètre possible; d'où la nécessité de procéder par sous-échantillonnage, compte tenu du nombre rapidement croissant d'individus à mesure qu'on descend dans l'échelle des classes diamétriques.

Dans les inventaires toutes espèces, si l'on choisit le même intervalle de classe de diamètre de 10 cm, on s'aperçoit que le nombre d'individus décroît à peu près de la même manière quand on passe progressivement des classes de gros diamètres aux classes de petits diamètres et que le rapport d'effectifs d'une classe à celle immédiatement supérieure est souvent voisin de 2. Un examen plus attentif des données montre qu'en fait ce rapport ne cesse de croître des gros aux petits diamètres et que le modèle d'une progression géométrique ne peut être conservé si l'on inclut les petits diamètres dans l'étude; d'où la nécessité de chercher d'autres modèles. Cette distribution des diamètres a retenu l'attention des auteurs depuis près d'un siècle et de nombreux essais de représentation mathématique ont été tentés depuis de Liocourt (1898), Huffel (1919-1926), Schaeffer *et al.* (1930), Meyer (1933, 1952), François (1938), Prodan (1949), Le Cacheux (1955), Dawkins (1958), Pierlot (1966), Loetsch *et al.* (1967), Zöhrer (1969), Rollet et Caussinus (1969), Caussinus et Rollet (1979).

L'impression dominante est que les auteurs ont surtout cherché à proposer une représentation mathématique qui rende compte des données; on s'estime satisfait quand l'ajustement des données au modèle théorique est acceptable d'un point de vue strictement statistique et l'on ne se soucie pas de chercher une interprétation biologique des paramètres. C'est probablement Le Cacheux (1955) qui a le premier donné une raison théorique pour le choix d'un modèle exponentiel.

D'autre part, plus on a de données, plus les tests deviennent sensibles et rejettent le modèle testé, de sorte qu'on est amené à perfectionner le modèle, qui à son tour est rejeté quand un supplément de données est disponible. On tâche aussi de mieux appréhender la réalité et de rechercher un modèle par un exercice de virtuosité mathématique. Cette approche de l'ajustement des données ne peut conduire qu'à une impasse et c'est sans doute par des raisonnements sur les phénomènes de concurrence et de croissance, de régénération et de mortalité et probablement aussi par des considérations de propriétés mécaniques des arbres qu'on pourra proposer un modèle satisfaisant du point de vue biologique. La distribution des diamètres toutes espèces n'est qu'une des

caractéristiques du peuplement qui reflète une situation d'équilibre et dont on constate l'existence partout où les forêts denses humides sempervirentes sont dans leur état primitif. On traitera ci-après d'autres distributions comme celles des hauteurs totales et des houppiers, des surfaces terrières et de la biomasse. La distribution des diamètres espèce par espèce qui sera traitée plus loin permet de préciser le concept d'équilibre des forêts primitives. Par contre, on ne dispose pas d'un nombre suffisant de mesures de hauteurs pour faire une interprétation similaire espèce par espèce.

Distribution des diamètres par classes

Pour simplifier, on appellera cette distribution « structure totale ». On trouvera un essai d'interprétation de celle-ci dans Rollet (1974) : justification théorique d'un modèle, choix d'un modèle à 1 ou 2 paramètres, modèle de Pareto, qualité de l'ajustement, comparaison des peuplements, influence de la pente et de l'altitude.

On s'aperçoit que plus les surfaces considérées sont grandes et plus la limite inférieure des diamètres choisis est petite, plus un modèle risque d'être rejeté par non-ajustement des fréquences observées. Cela amène à se demander si la méthode des tests n'aboutit pas à une rigueur excessive, en ce qui concerne l'acceptation d'un modèle appliqué à des phénomènes biologiques. Mais cette réflexion ne doit pas empêcher de travailler au perfectionnement des modèles, avec un souci constant de rigueur mathématique et d'adéquation biologique.

Une caractéristique importante révélée par l'étude des structures totales est la variabilité du nombre des tiges à l'intérieur d'une classe de diamètre. Si l'on adopte 1 ha comme taille de parcelle, on s'aperçoit que le nombre de tiges de 10 à 19 cm de diamètre a une distribution en cloche étalée, à l'intérieur d'une même région; il en est de même pour d'autres régions très éloignées les unes des autres comme le Venezuela (fig. 1), le Brésil, le Kampuchéa, le Gabon, etc.

Quand on considère des classes de diamètre de plus en plus grand, cette distribution devient de moins en moins étalée, puis asymétrique, enfin en L avec beaucoup de parcelles ayant 0 tige. Le phénomène semble général; il traduit, pour une taille donnée de parcelle, la fluctuation dont est affectée la courbe (ou l'histogramme) de la structure totale dans chaque classe de diamètre.

Influence de la pente et de l'altitude

Aucune étude statistique systématique n'a été entreprise. En dehors de l'Afrique, Lamprecht (1954) pense que la structure totale reflète assez bien les conditions de milieu au Venezuela en forêt d'altitude. Heinsdijk (1957), en Amazonie brésilienne, a distingué les forêts d'après leur position topographique (toposéquences); les pentes semblent plus riches en petits diamètres et moins riches en gros diamètres que les plateaux. De Milde et Groot (1970) ont distingué en Guyane, divers types de forêts: les forêts sur terrains vallonnés et sur collines élevées ne semblent pas présenter des structures totales très différentes, par

contre, les forêts riveraines et sur terrasses latéritiques ont de plus faibles densités de tiges, en particulier entre 10 et 29 cm de diamètre.

Les différences d'altitude (environ 400 m) du massif de l'Imataca, en Guyane vénézuélienne, semblent trop faibles pour provoquer des différences notables de structure totale. Les pentes fortes ($\geq 30\%$) ont un peu moins de tiges à l'hectare que les pentes moyennes ou faibles (Rollet, 1969). D'après White (1963), le nombre total de tiges à l'hectare augmente quand on passe de 600 à 900 m d'altitude à Porto Rico.

Si l'on aborde maintenant l'Afrique, Pierlot (1966), se fondant sur des inventaires effectués au Zaïre entre 450 et 2 200 m d'altitude, indique qu'il ne semble pas qu'il y ait de gradient bien net des structures totales avec l'altitude. Par contre, dans le sud-ouest du Nigéria, c'est seulement sur des crêtes élevées et étroites que les peuplements sont bas et sans gros diamètres : *ridge forests* de Ray (1971).

A l'inverse, Wyatt-Smith (1960) indique qu'il y a un plus grand nombre de tiges à l'unité de surface sur les crêtes que sur les pentes ou bas de pentes en Malaisie. La tendance à l'augmentation du nombre de tiges en fonction de l'altitude, si elle existe, reste assez faible d'après les données d'Arnot (1934) en Malaisie. A l'inverse, Ashton (1964) montre à Brunei (Bornéo) que les pentes et crêtes de faible altitude sont plus riches en grosses tiges que les vallées et moins riches en petites tiges. Rollet (1974) a observé à Sarawak et à Sabah de fortes densités de grosses tiges, en position de sommets, sur des plateaux très disséqués présentant des différences de 50 à 80 m avec le fond des vallées.

Veillon (1965) semble être un des rares auteurs qui ait eu le souci d'étudier la variation des principales caractéristiques de certains types de forêts non perturbées situées à des altitudes progressivement croissantes (50 parcelles de 0,5 ha échelonnées entre 70 et 3 250 m dans les Andes au Venezuela). Le nombre des arbres de diamètre ≥ 20 cm par parcelle augmente assez progressivement; il passe de 52 à 138 entre 70 m et 1 590 m, puis il subit quelques fluctuations en passant par un maximum relatif de 123 à 1 940 m; il atteint un maximum absolu de 168 à 2 960 m et tombe brusquement à 71 tiges à 3 250 m.

Influence de la formation forestière et des types de forêts

Les diverses forêts tropicales fermées (mangrove, forêt marécageuse, forêt dense humide sempervirente de plaine et d'altitude, dense humide semi-caducifoliée, forêt dense sèche) se distinguent assez nettement par leur structure totale. La comparaison est facilitée sur graphique en coordonnées semi-logarithmiques : classes de diamètre en coordonnées ordinaires en abscisse, nombre de tiges en coordonnées logarithmiques en ordonnée. On trouvera un tel graphique comparatif dans Rollet (1974). Les droites figuratives des diverses formations rapportées à 100 ha sont assez distinctes tant par leurs pentes que par les effectifs dans les classes extrêmes. L'effectif des petites tiges varie du simple au triple et celui des grosses tiges (par exemple de diamètre ≥ 100 cm) dans des proportions encore plus importantes. Cette dernière

dimension n'est toutefois jamais atteinte, dans le cas de plusieurs formations forestières.

On trouvera des statistiques sur les structures totales des différentes formations dans Rollet (1974, annexes 4 et 5). Pour les mangroves dans Salandy (1964), Mayo Melendez (1965). Pour les forêts marécageuses dans Marshall (1939), Beard (1946b, c), Anderson (1961), Heygi (1962, 1963a, b), Redhead (1964) sur 20 acres à Ebué. Pour les forêts semi-caducifoliées et caducifoliées dans Rollet (1952, 1962), Mooney (1961), Lamprecht (1961, 1962), Anon. (1964, 1966). Pour les forêts d'altitude dans Dawkins (1958), Morales (1966), Aubréville (1967), Pereira (1970). Pour les pins tropicaux dans Rollet (1952).

A l'intérieur de chaque formation, certains types de forêts montrent également des différences de structures notables. D'une manière générale, les types de forêts sont encore assez mal étudiés et difficiles à distinguer par leur architecture.

D'après de Milde et Groot (1970), les forêts riveraines, les forêts denses basses sur terrasses latéritiques et les forêts à *Dicymbe* sur sables blancs ont un nombre de tiges de 10 à 29 cm de diamètre qui est égal à la moitié de celui des autres forêts denses de Guyane. Au Zaïre, les forêts à *Brachystegia laurentii* semblent beaucoup plus riches en grosses tiges (diamètre ≥ 60 cm) que les autres types de forêts denses (Germain et Evrard, 1956; Pierlot, 1966).

Ces accumulations de gros diamètres sont liées aux tempéraments de certaines essences et probablement aussi à l'histoire des peuplements. Burgess (1972) attribue le gréganisme de *Shorea curtisii*, en Malaisie, à une résistance des graines à la sécheresse supérieure à celle des autres espèces, tandis que pour Lee Peng Choong (1967), le nombre élevé des gros *Dryobalanops aromatica* dans les peuplements serait dû à des semences plus abondantes et plus régulières. Naturellement, il faut aussi que les espèces soient très longévives.

Dans le modèle exponentiel avec des classes de 10 cm, la somme des tiges supérieures à un diamètre donné est égale à l'effectif de la classe immédiatement inférieure à ce diamètre (quand la raison de la progression est 1/2). Quand cette raison est plus grande que 1/2, la somme des tiges supérieures à un diamètre donné devient plus grande que l'effectif de la classe immédiatement inférieure : elle est double si $r = 2/3$, triple si $r = 3/4$. Tout se passe comme si la proportion de tiges qui survit d'une classe à la classe immédiatement supérieure était plus grande que 1/2, c'est-à-dire 2/3 ou 3/4. Wyatt-Smith (1963) a donné le détail de nombreux inventaires effectués en Malaisie d'où il ressort nettement que certaines espèces sont en grande partie responsables de ce phénomène d'accumulation de gros diamètres. C'est le cas pour *Dryobalanops aromatica*, *Shorea curtisii*, *S. parviflora*, *S. leprosula*, *S. pauciflora*, *Dipterocarpus cornutus*, *D. Kerii*, *Koompassia* (Wyatt-Smith, 1963, partie 2). Alors que dans les forêts marécageuses on note peu de gros diamètres par rapport à la moyenne des forêts denses de plaine, c'est le contraire pour les forêts collinéennes ou de basse montagne.

Il serait intéressant d'étudier systématiquement les structures totales en relation avec les sols, la position topographique et l'altitude.

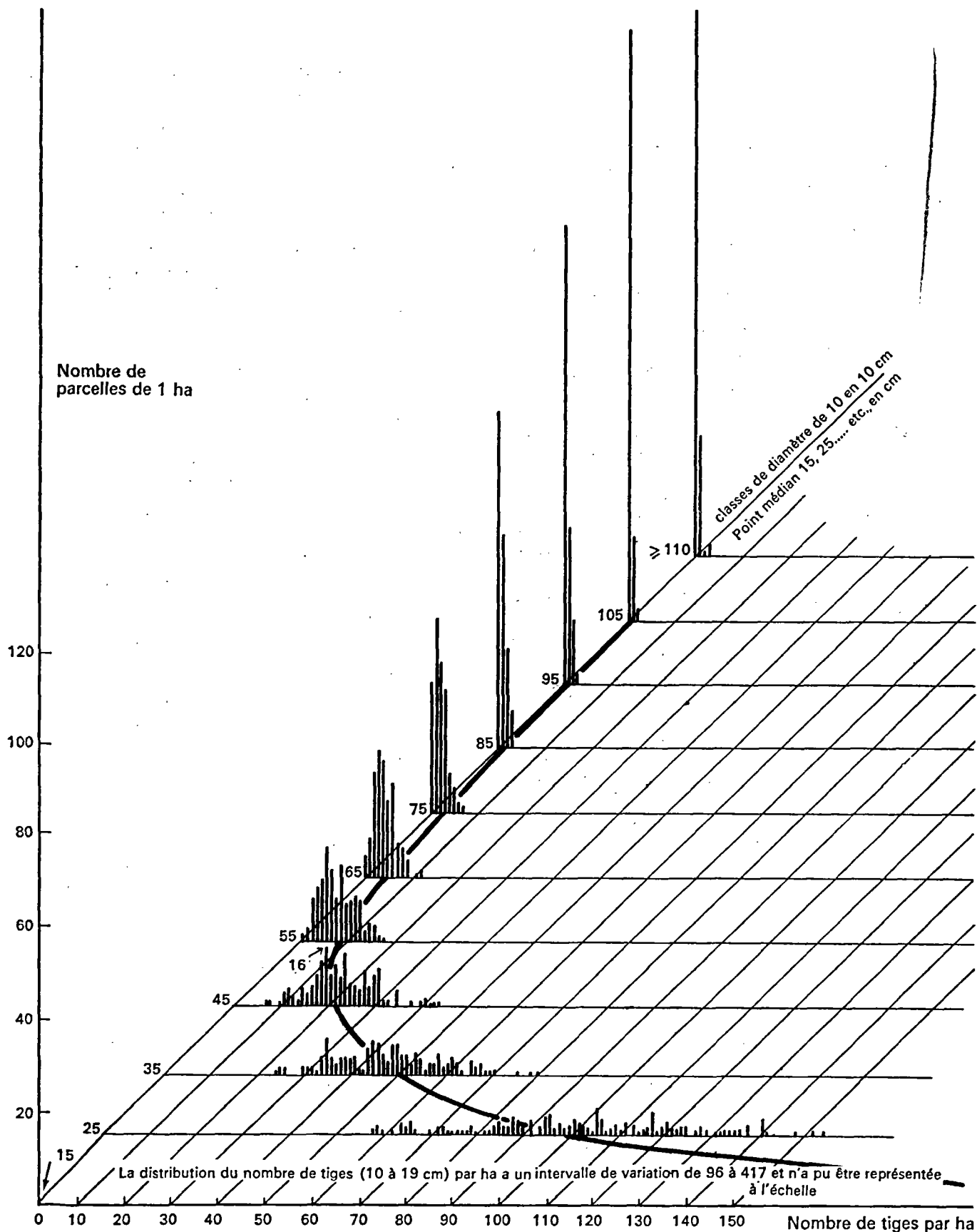


FIG. 1. Structure totale : forêt tropicale humide de plaine (Venezuela, Guyane, Imataca), 151 ha. Nombre de parcelles de 1 ha ayant 0, 1, 2, ... tiges (toutes

espèces) par classes de 10 cm de diamètre (10-19, 20-29, ... 100-109, ≥ 110).

Conclusions

Un très grand nombre de données sur les structures totales sont disséminées dans la littérature forestière, mais aussi et surtout dans les archives des services forestiers. Une tentative de révision a été faite pour les inventaires de forêt dense humide sempervirente de plaine (toutes espèces de diamètre ≥ 20 cm et éventuellement de diamètre ≥ 10 cm quand cette classe existe). Cette documentation statistique couvre 24 pays tropicaux d'Afrique et d'ailleurs (Rollet, 1974). En fait, on pourrait citer beaucoup d'autres inventaires, mais leurs qualités sont très variables : nombreux sont ceux qui présentent des biais évidents dans les effectifs de classe ou pour lesquels la totalité des arbres (ou des espèces) n'a pas été enregistrée. La grosse difficulté pour la comparaison de tous ces inventaires est leur hétérogénéité de conception : limite inférieure de diamètres différents, intervalles de classe différents, unités de mesure différentes.

Lorsqu'on tente d'établir une structure pantropicale par formation, il faut nécessairement trouver un dénominateur commun à tous ces inventaires et cela conduit généralement à en éliminer un grand nombre. Dawkins (1958) a proposé une structure totale pantropicale pour les forêts denses à partir de 11 inventaires, dont 2 petits. Rollet (1974) a donné la structure totale de 30 parcelles de 1 ha prises dans 24 stations d'Amérique, d'Afrique et d'Asie. Les nombres sont voisins de ceux de Dawkins, mais ne sauraient être considérés comme statistiquement représentatifs. La structure pantropicale donnée par Rollet en 1969 et reproduite en 1974 semble plus satisfaisante.

On imagine naturellement la difficulté qu'on rencontre pour arriver à des moyennes représentatives. Les surfaces inventoriées dans les différents pays sont très inégales ainsi que les intensités d'échantillonnage ; on aboutit alors à la situation assez paradoxale de petits pays pourvus de nombreux inventaires et de grands pays peu et insuffisamment inventoriés. Il s'ensuit des pondérations manifestement erronées si on additionne les effectifs par classes de diamètre et il est alors nécessaire d'accueillir d'une manière critique les structures pantropicales proposées.

Au-dessus de 20 cm de diamètre, les structures totales se présentent de façon nettement exponentielle. Tous les résultats s'écartant assez fortement du modèle exponentiel, en particulier les graphiques en coordonnées semi-logarithmiques présentant une ligne fortement brisée, conduisent à penser que l'inventaire est mauvais et que des biais ont été commis, ou bien que la forêt est très dynamique à la suite d'actions humaines ou d'un accident météorologique ; cette deuxième hypothèse n'exclut pas la première.

Lorsque l'on considère les tiges de diamètre inférieur à 20 cm, le modèle exponentiel ne convient plus ; un graphique semi-logarithmique présente une concavité tournée vers le haut, ce qui signifie que le nombre de tiges croît plus vite que d'après le modèle exponentiel. Cette tendance s'accroît pour les très petits diamètres.

On étudiera plus loin les distributions de diamètre par espèces.

En résumé, la distribution des arbres par classes de diamètre est actuellement la donnée fondamentale pour l'étude statistique des forêts tropicales : c'est la plus accessible et la plus étudiée jusqu'ici. C'est souvent la seule mesure disponible. Son analyse approfondie est rarement faite ; en particulier l'influence des sols, de la topographie et de l'altitude n'a pas été étudiée systématiquement. Elle permet de préciser les effets des principaux facteurs du milieu sur l'architecture des forêts. Une loi de distribution exponentielle ne rend pas suffisamment compte des distributions réelles des arbres par classes de diamètre. Des études sur la concurrence devraient permettre une meilleure formulation des lois théoriques de ces distributions.

Hauteur des arbres et strates

En dehors de l'établissement des profils, peu de mesures de hauteurs totales et de hauteurs de base de houppier ont été faites dans les forêts tropicales. On peut citer pour l'Afrique Richards (1939) sur une petite collection d'arbres au Nigéria et Rollet (1974), dans diverses forêts denses pour les tiges ≥ 4 m de haut.

L'intérêt de la mesure des hauteurs totales et des niveaux de houppiers est pourtant de préciser la répartition des masses foliaires dans les profils par la distribution spatiale de plusieurs dimensions remarquables des arbres : hauteur totale, hauteur sous couronne, et différence de ces deux mesures, c'est-à-dire diamètres verticaux des houppiers.

On a longtemps voulu voir dans les forêts denses humides sempervirentes une disposition en strates des masses foliaires, à l'instar de ce qui est traditionnellement décrit dans les forêts tempérées boréales sous les noms de strates herbacée, arbustive et arborée. Olberg (1952-1953) a proposé des classes de hauteurs pour décrire les forêts tempérées : I, émergents ; II, strate supérieure ; III, 75 % de la hauteur moyenne de la strate supérieure ; IV, entre 50 et 75 % ; V, entre 25 et 50 % ; VI ; < 25 %. Malheureusement, ces opinions se fondent sur peu ou pas de mesures ou encore reposent sur des appréciations visuelles. Les opinions divergent en ce qui concerne le Continent africain, comme cela est d'ailleurs le cas pour les autres Continents. En ce qui concerne l'Afrique, Gérard (1960) a distingué 5 strates dans les forêts à *Gilbertiodendron* du Zaïre, mais on pourrait, d'après cet auteur, aussi bien parler de 2 strates : la strate arbustive et les deux strates arborées réunies ; il signale une strate arborée peu encombrée, créant une discontinuité à environ 10 m du sol. Taylor (1960) reconnaît 4 strates dans les forêts denses du Ghana (qui englobent probablement les forêts sempervirentes et les forêts semi-caducifoliées) : moins de 6' de haut, entre 6' et 60', jusqu'à 130' et enfin les émergents jusqu'à 200'.

Oldeman (1974) constate la présence de couches horizontales sur certains profils guyanais. Ces couches ne sont pas des strates puisqu'elles ne contiennent pas tous les arbres à un certain niveau, mais ne se définissent que par les arbres du présent qui, d'après leur propre architecture ont atteint leur expansion maximale. Les arbres du passé, sénescents ou cassés, perturbent ces couches et

les arbres d'avenir, avec un développement ultérieur potentiel, les subissent. Cet auteur appelle « ensembles structuraux » les couches à des niveaux différents contenant les houppiers du présent.

En 1981, Oldeman précise que les ensembles structuraux sont présents dans des unités de régénération naturelle, lorsque ces unités atteignent leur stade de maturité. Pendant leur croissance, il n'y a pas encore d'architecture en couches, pendant leur sénescence il n'y en a plus. Des données tropicales sur lesquelles se base ce modèle, se trouvent publiés par F. Hallé *et al.* (1978), Kahn (1981), Florence (1981) et autres. Les processus de régénération forestière se déroulant souvent sur de petites surfaces en forêt tropicale sempervirente, cette forêt contient une mosaïque d'unités avec et sans structures horizontales stratifiées. On peut donc dire qu'il existe une certaine stratification en forêt tropicale, mais il est faux de conclure que la forêt tropicale est stratifiée. Les deux conclusions s'appliquent à une échelle différente, respectivement celle de l'unité de régénération et celle de la forêt.

Ainsi, Oldeman établit un trait-d'union entre les auteurs qui pensent en termes de « strates » et d'autres, en moins grand nombre, qui raisonnent à l'échelle de la forêt entière et pensent qu'il n'y a pas de strates en forêt dense. Aubréville (1932) en particulier niait la présence de 3 strates dans les forêts de Côte-d'Ivoire.

En tout état de cause, Rollet (1969, 1974) a mesuré tous les individus de hauteur ≥ 4 m sur 0,5 ha en 10 placaux en Guyane vénézuélienne et dans 20 stations de 0,25 ha non seulement d'Afrique mais aussi d'Amérique et d'Asie. Dans le premier cas, les mesures ont porté sur environ 1 200 tiges, dans le second sur plus de 15 000 tiges. L'auteur est arrivé à cinq séries de conclusions pour les forêts denses humides sempervirentes de plaine dans leur état primitif :

Hauteurs totales

Les distributions de fréquence des hauteurs totales sont en forme de L très redressé ; quand la classe de hauteur passe progressivement de l'intervalle 48-50 m à l'intervalle 4-6 m, l'augmentation du nombre de tiges est plus grand que le laisserait prévoir une distribution exponentielle. D'autre part, les distributions ne sont pas plurimodales. Il y a cependant tendance à la plurimodalité quand on considère de petites surfaces, par exemple moins d'un quart d'hectare, ou des intervalles de classes de hauteurs réduits, par exemple 2 m ou moins et ceci est en accord avec les observations d'Oldeman (1981). Pour des surfaces $\geq 0,50$ ha et des intervalles ≥ 4 m, on observe des distributions de fréquence régulièrement décroissantes et qui se lissent de plus en plus quand les surfaces considérées augmentent.

Hauteurs sous couronne

Les distributions des hauteurs sous couronne montrent une décroissance régulière des fréquences. On note quelques irrégularités de faible importance qui disparaissent comme précédemment, si l'on groupe plusieurs parcelles ou si l'on prend

des intervalles de classes plus larges. On ne peut donc conclure que la base des houppiers occupe certains niveaux privilégiés en considérant la surface forestière totale.

Distribution spatiale des houppiers

Si l'on schématise la position des houppiers par des segments verticaux limités par la base et le sommet de chaque houppier, on s'aperçoit qu'il y a densification progressive de ces segments à mesure qu'on se rapproche du sol, sans qu'il apparaisse de niveaux constamment vides. Abstraction faite de l'échelle, ceci est en accord avec l'interprétation des cimes d'avenir et du présent.

Distribution spatiale de la densité foliaire

Si l'on calcule pour chaque strate horizontale de 2 m les volumes qu'occupent les houppiers — ou du moins des quantités grossièrement proportionnelles — il semble qu'il y ait une valeur maximale de masse foliaire vers 18 à 20 m avec répartition en cloche de part et d'autre de ce niveau. Il y a une certaine analogie avec le fait que ce sont les tiges entre 30 et 40 cm de diamètre (ou entre 35 et 45 cm) qui sont responsables de la valeur modale de la distribution des volumes bruts ou des biomasses par classes de 10 cm de diamètre, considérée sur la surface forestière totale.

Distribution des hauteurs totales dans la régénération

La loi de diminution progressive de la fréquence des individus (toutes espèces réunies) par classes de hauteurs croissantes se maintient pour les tiges inférieures à 4 m de hauteur. Ainsi, on a trouvé les effectifs suivants sur 5 ha par classes de 2 m pour les tiges de hauteur ≥ 4 m :

Classe de hauteurs (en mètres)	4-5,9	6-7,9	8-9,9	10-11,9	12-13,9
Nombre de tiges	6 315	3 162	1 710	925	687

et sur 0,17 ha par classes de 1 m pour les tiges de hauteur < 4 m :

Classe de hauteurs (en mètres)	< 1	1-1,9	2-2,9	3-3,9
Nombre de tiges	17 113	1 494	582	315

La décroissance des effectifs se maintient dans la tranche < 1 m avec des intervalles de 2 dm :

Classe de hauteurs (en mètres)	1-2,9	3-4,9	5-6,9	7-8,9
Nombre de tiges	10 505	3 831	1 617	862

Toutes ces observations semblent donc montrer que dans la majorité des forêts denses humides sempervirentes de plaine on ne trouve pas d'architecture en strates, mais on a plutôt affaire à une diminution très progressive du nombre de tiges quand la hauteur totale augmente et à une densification maximale du feuillage qui se situerait à une distance du sol sensiblement égale à la moitié des plus grandes hauteurs totales enregistrées. Rappelons que ces conclusions s'appliquent à de grandes surfaces de forêt, et n'ont plus de valeur au niveau de l'unité de régénération, sur une surface réduite.

En outre, on a observé que l'architecture se simplifie quand l'altitude augmente, à la suite de la diminution progressive de la hauteur moyenne. On lit en effet souvent que sous les tropiques les forêts naines et les fruticées d'altitude ont respectivement deux et une seule strate. Les températures moyennes étant plus basses qu'en plaine, on a tendance à les rapprocher des forêts tempérées naturelles, mais il semble que ces dernières aient une architecture et un dynamisme qui dépendent beaucoup des espèces, le nombre de celles-ci est en tout cas très limité. Si certaines forêts tempérées primitives ont une architecture naturelle de futaie jardinée avec toutes les classes d'âge et de dimensions sur n'importe quelle petite surface et montrent donc un équilibre qui les rapproche des forêts denses tropicales humides (voir Tregubov, 1941), d'autres présentent plutôt une architecture de futaie, c'est-à-dire une collection d'arbres équiennes et plus ou moins équidimensionnels (courbe de distribution des diamètres et des hauteurs totales en forme de cloche); de plus, ces forêts ont un dynamisme caractérisé par des vagues successives, c'est-à-dire par alternance de dominance d'essences d'ombre et d'essences de lumière (voir forêt de Dobroč en Slovaquie, Leibundgut, 1959). Dans les forêts denses humides sempervirentes, les espèces de lumière sont toujours présentes mais elles sont disséminées; elles font partie intégrante de la forêt, mais elles sont noyées dans la masse des essences d'ombre; elles sont occasionnelles en un point donné, vagabondes ou, pour employer une expression imagée de Van Steenis (1956), elles « nomadisent dans la forêt ».

Pour revenir à l'architecture proprement dite des forêts denses, il semble que le modèle exponentiel proposé plus haut ne s'applique plus dans certaines conditions édaphiques, et, par voie de conséquence, dans le cas de composition floristique spéciale. On a déjà signalé que Gérard (1960) notait un niveau peu encombré à 10 m du sol dans les forêts à *Gilbertiodendron* du Zaïre. Certaines formations périodiquement inondées des forêts riveraines à *Guibourtia demeusei* en République populaire du Congo (Rollet, 1963), sont remarquables par l'absence de sous-bois. Les houppiers semblent alors se concentrer en une seule strate formant un couvert uni sans émergents. On note le même aspect pour les jeunes forêts secondaires où dominent des essences de lumière de port peu élevé, peu longévives et très grégaires, comme *Musanga* et *Cecropia*. Pour ces dernières, Oldeman (1981) postule une surface de régénération minimale assez étendue (voir aussi Florence, 1981, pour le Gabon), de sorte que l'architecture stratifiée caractérisant le développement mature peut être trouvée sur

des surfaces beaucoup plus grandes que celles qui caractérisent la forêt primaire, au niveau de l'unité de régénération. Les mécanismes de succession, menant de l'architecture secondarisée monotone vers l'architecture primaire hétérogène, par la fragmentation de grandes unités de régénération en petites, sont parfaitement illustrées dans le récent travail de Kahn (1981), en Côte-d'Ivoire.

A l'inverse de ces exemples à couvert uni, on observe dans divers types de forêt des émergents plus ou moins clairplantés qui dominent nettement la forêt sous-jacente. Des émergents clairplantés dominant une formation basse où les lianes sont très abondantes, caractérisent en effet les forêts denses ouvertes de Côte-d'Ivoire et les forêts claires de la République populaire du Congo (Rollet, 1963). Selon F. Hallé *et al.* (1978), ces émergents seraient, en partie au moins, des traces d'unités de régénération post-pionnières.

En conclusion, le concept de l'architecture stratifiée n'a pas de sens si l'on ne spécifie pas l'échelle à laquelle on travaille, à savoir celle de l'unité de régénération, celle d'une mosaïque de phases de développement ou encore celle d'une mosaïque de phases de développement de divers stades successionnels. Beaucoup d'auteurs se réfèrent à des strates sans avoir fait des mesures. Il est nécessaire, pour préciser davantage le rôle de structures stratifiées, de multiplier les cartes représentant les mosaïques, et à l'intérieur de chaque unité de ces mosaïques, de multiplier les mesures de hauteurs totales et de hauteurs sous couronne. Grâce à de telles analyses on connaîtra mieux la dynamique de croissance et de concurrence en forêt, et il est probable que les données diamétriques y trouveront leur place logique, d'où une signification accrue.

Houppiers

Description

On sait que certaines familles botaniques présentent des systèmes de ramifications remarquables : par exemple, les branches rayonnantes sub-horizontales, plus ou moins fines et nombreuses des Myristicacées, Guttifères, Annonacées ; les houppiers de certaines espèces ont des formes très particulières (Rollet, 1963) : en strates (*Terminalia*, *Piptadeniastrum*, *Canthium*), discoïdes (*Autranella congolensis*), en petites boules lâchement disposées (*Erythrophloeum*, *Entandrophragma* spp., Irvingiacées), houppiers denses (*Lophira*, *Mangifera*) ou légers (certains *Celtis*, *Brachystegia nigerica*, nombreuses légumineuses); port pleureur (*Fagara*, *Chlorophora*, *Cleistopholis*, *Salix humboldtii*). Letouzey (1969) a donné des schémas de cimes et de ramifications pour quelques espèces africaines. Brünig (1970) mentionne des houppiers sphériques, en forme de disques, de parasol, en chou-fleur, etc. Dawkins (1958 et aussi in Uganda Silvicultural Research Plan) a suggéré de décrire les houppiers dans un but sylvicole selon quatre critères : la position pour laquelle on donne une note ou score de 5 à 1 selon que l'arbre est émergent dans le couvert supérieur ou inférieur ; le sous-bois supérieur ou infé-

rier ; la forme, pour laquelle on donne également une note de 5 à 1, *perfect, good, tolerable, poor, very poor* ; les contacts des houppiers et de la surface terrière environnante. Ces idées ont été reprises et développées par Walker (1962) dans l'est du Nigéria pour apprécier avant exploitation l'état de la régénération en espèces intéressantes.

Un système cohérent de description de l'architecture des houppiers selon des critères morphogénétiques stricts a été publié par Hallé et Oldeman (1970) et F. Hallé *et al.* (1978). Leurs critères sont les différenciations des axes : monopodial ou sympodial ; orthotrope ou plagiotrope ; constant ou mixte, proleptique ou sylleptique, etc. Ils distinguent 23 modèles architecturaux, nommés d'après des auteurs ayant contribué à la connaissance de chacun. Il est à souligner que, contrairement à la plupart des auteurs cités ci-dessus qui décrivent la physionomie des cimes, Hallé et Oldeman fournissent une image analytique de l'architecture, image qui est directement liée à la dynamique de croissance des houppiers. De Reffye (1979) a montré que ces modèles peuvent être mathématisés.

Les arbres restent conformes à leur modèle architectural initial pendant leur jeunesse, au moins les Dicotylédones forestiers tropicaux. L'élargissement d'une cime, lorsqu'elle pénètre dans la lumière, ou sa régénération après traumatisme, se produisent par l'édification de nouvelles structures conformes au modèle, à partir de bourgeons, phénomène qui s'appelle la réitération du modèle (Oldeman, 1974). L'analyse des arbres en termes de leur modèle et de sa réitération fournissent les critères pour distinguer au sein d'une unité de régénération forestière des arbres du présent, d'avenir et du passé, mentionnés plus haut. L'analyse des arbres et de la forêt en ces termes a été exposé par Oldeman (1978) et appliquée au Mexique par Torquebiau (1981).

Distribution des diamètres des houppiers. Recouvrement

Ces distributions sont généralement considérées en relation avec celles des diamètres à 1,30 m du sol car l'allure de la distribution est exponentielle, rappelant celle des diamètres à 1,30 m, et des hauteurs totales.

La mesure des houppiers n'est pas commode en raison des formes irrégulières ; on peut prendre pour diamètre la demi-somme de deux diamètres perpendiculaires ; la mesure est en tout cas plus précise sur le terrain que sur photographie en raison des confluences fréquentes et du fait qu'on ne peut observer les sous-bois sur photographie aérienne. A partir de ces données on peut estimer les recouvrements, mais il faut faire des réserves car on ne tient pas compte de la compacité des feuillages ; il faudrait des mesures photométriques ou des photographies hémisphériques. En faisant la somme des surfaces des houppiers assimilés à des cercles, on arrive, pour la Guyane vénézuélienne, à des recouvrements variant autour de 4 fois la surface de la parcelle correspondante pour les tiges de hauteur \geq à 4 m et autour de 2,5 fois pour les arbres de diamètre \geq 10 cm. Pour la Guyane française, F. Hallé *et al.* (1978) donnent un recouvrement d'environ 3 fois la

parcelle par les cimes au-delà de 10 m de haut. Le recouvrement des houppiers est un facteur important puisque la qualité et la quantité de lumière parvenant dans les peuplements aux différents niveaux règlent en grande partie la croissance et la concurrence. Pour mesurer ce recouvrement, plusieurs techniques utilisent la photographie hémisphérique : Anderson (1964), Johnson et Vogel (1967), Chartier *et al.* (1973). Johnson (1970) mesure la lumière transmise dans la partie centrale de la photographie, correspondant à un cône de 90°, il l'appelle *canopy closure index*, pour distinguer cet indice du pourcentage de couvert. D'autres auteurs estiment la partie du ciel occupée par les houppiers sans tenir compte des recouvrements partiels (Emlen, 1967), ou analysent ce même recouvrement global à différents niveaux, par exemple entre 5 et 13 m et à une hauteur du sol supérieure ou égale à 13 m (Desmarais et Vasquez, 1970).

Concurrence

Le phénomène de concurrence est déjà difficile à étudier dans les cas les plus simples : deux ou trois espèces annuelles en présence dont on évalue la production pondérale pour différentes densités. Dans le cas d'une forêt tropicale, la multiplicité des espèces, la quasi-impossibilité d'identifier et de séparer les domaines d'activité des systèmes radicaux, la difficulté d'estimer convenablement les variations de biomasse d'un arbre rendent extrêmement complexe la quantification du phénomène de concurrence.

Les forestiers estiment la concurrence plutôt qualitativement, d'après la proximité des fûts et des houppiers, leur forme et leur état apparent de prospérité. Leibundgut (1956) recommande de tenir compte des hauteurs de houppiers (trois classes : plus de la moitié de la hauteur de l'arbre, entre le quart et la moitié de cette hauteur et moins du quart de celle-ci) et de la vitalité de l'arbre traduite par l'évolution de l'accroissement. Pour les arbres tropicaux, on trouve des critères de vigueur analogues chez Oldeman (1974), F. Hallé *et al.* (1978) ou Ogawa *et al.* (1965). Les propositions de Krajicek *et al.* (1961) pour les forêts nord américaines, sont difficilement transposables aux forêts tropicales à cause de la diversité floristique : ces auteurs constatent une très bonne relation entre le diamètre à 1,30 m et le diamètre du houppier quand l'arbre croît à l'état isolé ; les diverses espèces de feuillus ont des comportements similaires et peuvent être traitées ensemble ; on estime la concurrence entre houppiers en calculant, pour toutes les tiges d'un acre de peuplement fermé, la surface qu'occuperaient ces houppiers si tous les arbres avaient crû à l'état isolé (si l'on trouve 2 acres, le *crown competition factor* est 2). Compte tenu des productions connues, on recherche par des interventions sylvicoles à se rapprocher de la valeur du facteur qui rend cette production optimale.

Disposition des masses foliaires

L'Afrique dispose de peu de données à ce sujet. Mais ailleurs Odum *et al.* (1963) ont émis des doutes sur l'exis-

tence des strates dans une forêt dense de Puerto Rico située à moins de 600 m d'altitude ; en pesant la masse foliaire à différents niveaux, ils ne trouvent pas de concentration de feuillage à des niveaux privilégiés mais ils n'ont pas tenu compte de la surface de régénération. McArthur et Horn (1969) ont proposé d'établir des profils de feuillage, en notant optiquement la hauteur de la feuille la plus basse sur un grand nombre de verticales prises au hasard ; ils relient analytiquement la densité de feuillage entre deux niveaux à la probabilité de rencontrer une feuille entre ces deux niveaux. Rollet (1974) a montré en Guyane vénézuélienne que les masses foliaires se répartissaient grossièrement selon une courbe en cloche, le long d'une verticale avec une densité maximale vers 18 ou 20 m, c'est-à-dire la moitié de la hauteur des arbres les plus hauts, considérés sur de grandes surfaces de forêt contenant une mosaïque de régénération.

Structure du couvert

Brünig (1970) a montré, à l'aide d'un exemple pris hors d'Afrique l'intérêt d'étudier l'influence de la structure des couverts sur la réduction de la vitesse du vent et l'augmentation de sa turbulence aux différents niveaux de la forêt, ce qui a une incidence directe sur l'évapotranspiration. La vitesse du vent dans les peuplements est fonction du logarithme de la mesure de la hauteur au-dessus du sol, corrigé par un facteur que l'auteur appelle *canopy roughness* ; ce facteur dépend lui-même des dimensions des houppiers, de leur distribution spatiale (équidistance, hauteurs dont ils émergent au-dessus du couvert inférieur) et probablement aussi de la taille des feuilles. La diffusion de la chaleur dépend aussi beaucoup de la forme des feuilles, de leur taille et de leur orientation.

On pense aussi que l'étude de la morphologie des couverts sur photographie aérienne pourrait préciser la photo-interprétation classique des formations forestières et des types de forêts. Rollet suggère d'interpréter statistiquement les distances de la surface du couvert à un plan de référence (c'est-à-dire en somme d'étudier la réplique de l'image stéréoscopique détaillée du couvert), d'appliquer la théorie des variables régionalisées à la détection de structure dans le couvert (voir Millier *et al.*, 1972) et d'étudier les photographies aériennes en lumière cohérente. Enfin, la morphologie des couverts ainsi que la nature des surfaces foliaires déterminent une absorption et une réflexion sélectives des différentes longueurs d'onde ; ce domaine de la télédétection est encore faiblement exploré et devrait permettre une interprétation détaillée des types de forêts tropicales et améliorer la reconnaissance des espèces.

En résumé, si l'étude des houppiers a connu un développement marqué pendant les dernières années, tant avec des méthodes numériques que par des approches géométriques ou morphologiques, il reste encore beaucoup à faire dans ce domaine. Ce sont les houppiers qui sont presque exclusivement observés sur photographies aériennes, qui réfléchissent la lumière d'une manière sélective, freinent le vent, dissipent la chaleur, réévalorent une partie des précipitations. Dans les dendrologies, leur architecture est le plus souvent passée sous silence et ce

n'est que récemment qu'elle a commencé à être étudiée d'une façon approfondie (Ogawa *et al.*, 1965 ; Hallé et Oldeman, 1970 ; Oldeman, 1974 ; Hallé *et al.*, 1978 ; Torquebiau, 1981). L'étude de l'architecture et de la dynamique de croissance des couverts forestiers, y compris les structures potentielles, pourra certainement faire progresser et même rénover la prise et l'interprétation des photographies aériennes et fournir la base pour l'interprétation selon l'échelle des phénomènes de la gamme allant de la photographie aérienne à grande échelle jusqu'aux images très globales provenant de la télédétection. L'arrangement des unités de régénération caractérisées par des arbres sénescents, détectables en fausse couleur, par des arbres jeunes en croissance et par des houppiers en pleine expansion, est certainement une caractéristique importante des forêts tropicales.

Relation entre les principales dimensions des arbres

On examine les liaisons qui existent entre les dimensions les plus couramment mesurées sur les arbres : D , diamètre à 1,30 m du sol ; H , hauteur totale ; et ϕ diamètre horizontal du houppier.

Les pays africains offrent peu d'exemples illustratifs dans ce domaine, aussi a-t-on fait appel ici à des études significatives et d'application générale d'autres pays.

Diamètre et hauteur

Les fonctions proposées pour $H = f(D)$ sont nombreuses ; on donne généralement pour H ou $\log H$ des polynômes en D ou $\log D$ (Sandrasegaran, 1971). Ogawa *et al.* (1965b) ont proposé une équation allométrique généralisée : $1/H = 1/AD^n + 1/H^*$ (dans la pratique, les auteurs reconnaissent que n est voisin de 1 ; ils considèrent H comme une fonction hyperbolique de D ; H^* est la hauteur maximale possible dans les peuplements et A est une constante). Des applications de cette équation ont été faites pour des forêts denses, des forêts semi-décidues et claires à Diptérocarpacées et des graphiques ont été établis en coordonnées bilogarithmiques. Kira et Ogawa (1971) ont établi d'autres graphiques selon la même méthode. Ces auteurs utilisent cette relation pour éviter les mesures difficiles de toutes les hauteurs totales et pour calculer rapidement les biomasses. Les logarithmes des biomasses sont liés linéairement aux logarithmes des quantités D^3H .

Il faut insister sur le fait que les fonctions $H = f(D)$ proposées par Sandrasegaran (1971) sont toutes empiriques, sans justification théorique. Il semble que l'allure du nuage de points (D , H) soit voisine pour toutes les forêts denses primitives (Rollet, 1974, Oldeman, 1972a), et même pour les forêts claires à Diptérocarpacées (Ogawa *et al.*, 1965b) : c'est un nuage curviligne qui s'évase à mesure que D et H augmentent, mais quand D devient grand (60 cm par exemple), H croît de plus en plus lentement, ce qui est une bonne justification du choix fait par Ogawa *et al.* On peut même dire qu'au-delà d'un certain diamètre les hauteurs totales varient d'une manière indépendante, ce qui a une conséquence dendrométrique impor-

tante. Sur le nuage de points (D , H) en coordonnées ordinaires, on note que les distributions de hauteur pour une classe de diamètre donnée sont d'abord en forme de L (exponentielles) pour les petits diamètres, puis évoluent peu à peu vers des distributions en forme de cloche pour les gros diamètres. Inversement, pour une classe de hauteur donnée, on note que les diamètres deviennent de plus en plus variés (très petits et très gros) quand la classe de hauteur augmente. D'une manière générale, pour une classe donnée de diamètre, il existe une gamme variée de hauteurs et réciproquement ; et cela d'autant plus que la classe de diamètre (ou de hauteur) est grande.

Une relation entre D et H qui ne se base pas sur des calculs de régression est la fonction $H = 100.D$ qui, en Guyane, caractérise les arbres conformes à leur modèle architectural (Oldeman, 1972a, F. Hallé *et al.*, 1978). Lorsque les arbres se régénèrent après traumatisme, cette relation va devenir $H > 100.D$, et quand leur cime s'étale en arbre du présent (voir ci-dessus), cette relation devient $H < 100.D$, puis $H \ll 100.D$. Ces relations semblent s'appliquer également en forêt-galerie du pays Baoulé en Côte-d'Ivoire. La droite de référence $H = 100.D$ s'applique à tous les arbres Dicotylédones jusqu'ici étudiés (y compris le Hêtre aux Pays-Bas, non publié), mais ni les Monocotylédones, ni les Conifères s'y conforment. Les analyses selon cette optique permettent d'utiliser des variables mesurés chez les arbres, H et D , comme paramètres de la dynamique de croissance forestière au niveau de l'unité de régénération.

Une liste de mesures de hauteurs totales (généralement faites avec les diamètres correspondants) a déjà été donnée. Des informations très importantes ont été recueillies par Heinsdijk (1957-1965), mais seulement pour $D \geq 25$ cm.

Diamètre et diamètre du houppier

Pajmans (1951) a mesuré les diamètres des houppiers des émergents dans 5 parcelles de 300×300 m, sur photographies aériennes au 1/10 000, et il a établi la relation avec D ; le rapport \varnothing/D est voisin de 30. Macabeo (1957), aux Philippines, a étudié la relation entre D et \varnothing sur 200 *Pentacme contorta*, la relation entre \varnothing et la hauteur commerciale et entre \varnothing et le volume commercial. Swellengrebel (1959) a étudié en Guyana la relation (\varnothing , D) sur trois petites collections d'arbres (inférieures à 200 individus) correspondant à trois formations (une forêt marécageuse à *Mora excelsa* et deux forêts denses sempervirentes dont un type à *Eperua*) dans le but de prévoir les volumes sur pied sur photographie aérienne à partir de la mesure de \varnothing ; la liaison est assez bonne, mais la dispersion est forte, surtout pour *Mora*. Heinsdijk (1960b) a étudié la relation entre D et \varnothing pour les arbres émergents seulement, sur plus de 27 000 arbres dans 1 200 ha, au sud de l'Amazone entre Belém et Manaus. Le rapport \varnothing/D varie entre 25 et 36 avec des valeurs souvent égales à 33. Il aurait été intéressant de voir si les espèces les plus abondantes ont des comportements distincts. L'établissement de tableaux à double entrée \varnothing et D , à partir des feuilles de comptage conservées à Rio de Janeiro, a permis de constater que les nuages de points ont la même allure que ceux

des graphiques (D , H) précédemment décrits. Les distributions marginales de \varnothing sont en forme de cloche asymétrique parce qu'on ne considère que les arbres de diamètre ≥ 25 cm et, parmi ceux-ci, les émergents seulement. Si l'on avait considéré tous les individus à partir d'un petit diamètre, on aurait trouvé une distribution d'allure exponentielle déjà familière.

Une intéressante étude d'ensemble se trouve dans Dawkins (1963) qui mentionne pour les forêts denses humides sempervirentes les résultats de Heinsdijk en Amazonie, de Swellengrebel en Guyana et de Pajmans aux Célèbes. Dans ces études chaque auteur calcule les régressions entre D et \varnothing . Dawkins a également traité séparément les résultats pour certaines espèces en forêt dense et en forêt semi-caducifoliée (ex. *Triplochiton* entre 15 et 100 cm). Le coefficient de proportionnalité entre D et \varnothing est assez variable d'une espèce à l'autre, mais la relation est généralement forte. L'auteur suggère qu'elle peut être considérée comme linéaire dans la phase de maturité de l'arbre; pendant la jeunesse, \varnothing augmenterait plus vite que D et moins vite dans la phase de sénescence, ce qui donnerait au nuage de points une allure sigmoïde; si \varnothing et D sont exprimés dans les mêmes unités, le rapport \varnothing/D varie entre 16 et 27 et est souvent voisin de 20.

Francis (1966) a étudié la corrélation entre \varnothing et D sur 197 arbres de la côte orientale de Sabah, en particulier sur des *Shorea*, *Parashorea*, *Dipterocarpus* et *Dryobalanops*; cette relation est plutôt linéaire, mais il y a une forte dispersion, d'autant plus grande que \varnothing est grand. Rollet (1969) a trouvé en Guyane vénézuélienne des rapports \varnothing/D variant entre 13 et 18 sur 1 500 arbres de hauteur ≥ 4 m. La relation est plutôt curviligne et Perez (1970) a analysé la relation entre \varnothing et D sur près de 4 500 arbres à Puerto Rico, Dominica et en Thaïlande, dans diverses formations (forêts denses de plaine, de basse montagne, d'altitude, semi-caducifoliée et dense sèche). Sur 29 graphiques en coordonnées bilogarithmiques on observe une relation linéaire assez nette. Enfin, à partir des données Heinsdijk au Brésil, Rollet (1974) a analysé la relation (\varnothing , H) sur les émergents; sur 13 ha d'une région, \varnothing varie en moyenne de 10,7 à 20,0 m quand H varie de 16 à 40 m; dans une autre région (15 ha étudiés), \varnothing varie de 9 à 23 m quand H varie de 16 à 52 m. Dans le premier cas les plus grands \varnothing ont 34 et 40 m, dans le second il est égal à 28 m; le maximum fréquent est respectivement égal à 11 et 13 m.

Il est probable que le rapport \varnothing/D varie au cours de la vie de l'arbre comme le rapport H/D mentionné ci-dessus (Rollet, 1974; F. Hallé *et al.*, 1978), qu'il dépend de l'espèce et que si toutes les espèces sont prises ensemble, il dépend du type de forêt. Ce rapport est plus petit pour les arbres de sous-étage; il est aussi plus petit pour les codominants que pour les dominants. L'intérêt pratique d'une relation entre \varnothing et D pour les émergents est de permettre une prévision des volumes de bois (Heinsdijk, 1957, 1958). En fait, comme il est difficile de reconnaître les espèces sur photographie et impossible, au moins en lumière panchromatique ou infra-rouge, de détecter les arbres malades et tarés, les volumes ainsi déterminés ne sont que des estimations grossières.

En résumé, la corrélation entre le diamètre à 1,30 m

du sol et celui des houppiers n'est pas toujours très forte ; le rapport de ces deux variables change au cours de la vie de l'arbre et il est probablement différent d'une espèce à l'autre. L'étude des diamètres des houppiers est peu intéressante du point de vue dendrométrique, au moins quand on veut faire de bonnes prévisions pour les volumes commerciaux. L'allure de leur distribution est exponentielle. La liaison entre le diamètre à 1,30 m et la hauteur totale est curvilinéaire, « en queue de comète ». Le nuage de points et la ligne de régression constituent une bonne représentation synthétique de l'architecture des forêts tropicales, car elles donnent comme distributions marginales celles des diamètres et des hauteurs et la ligne de régression est sans doute caractéristique du peuplement compris dans la mosaïque de régénération entière.

Systèmes radicaux

Ils sont mieux connus en Afrique. Jeník (1971) a donné pour la biomasse des systèmes radicaux un ordre de grandeur dans le cas de la forêt dense du Ghana : 200 tonnes/ha ; Klinge (1973b) a publié un tableau comparatif de résultats obtenus au Ghana, en Côte-d'Ivoire, à Trinidad et en Amazonie. Coster (1932, 1935), Louis (1947), Kerfoot (1963), Huttel (1967, 1969), Jeník et Mensah (1967), Mensah et Jeník (1968), Jeník (1971), Kira et Ogawa (1971), Klinge (1973a, b), Fittkau et Klinge (1973), Leroy-Deval (1973, 1974) ont étudié les systèmes radicaux de certains arbres tropicaux africains.

Jeník (1971) a noté que les types de sols peuvent influencer sur la répartition des racines en fonction de la profondeur.

Louis (1947) a dessiné les contreforts et l'enracinement traçant de *Cynometra alexandri* ainsi que l'enracinement pivotant de *Macrolobium* (= *Gilbertiodendron dewevrei*). Gérard (1960) a publié des photographies d'enracinement de gros *Gilbertiodendron dewevrei* sur sol profond, avec pivot principal et nombreux pivots secondaires, tandis qu'en terrain graveleux superficiel les racines sont traçantes et les pivots sont pourris ; de même, *Julbernardia* a des contreforts de formes différentes sur ces deux types de sol : aliformes à 45°-60° dans les sols profonds ; irréguliers, surbaissés, décurrents et rampants dans les sols de faible épaisseur. Rollet (1969) a observé les enracinements d'une trentaine d'espèces en Guyane vénézuélienne, en relation avec la présence des contreforts ; l'absence de pivot semble la règle mais de grands pivots existent chez *Catostemma commune*, des pivots moyens chez *Eschweilera chartacea*, *E. corrugata* et *Parinari rodolphii* tandis qu'*Alexa imperatricis* et *Inga* sp. ont plusieurs petits pivots. Même lorsque le sol est profond, la plupart des espèces présentent des enracinements superficiels. Les chutes d'arbres sont d'ailleurs nombreuses par grand vent et c'est ainsi que lors de cyclones, il se forme de grands chablis qui se transforment en forêts à lianes, lesquelles évoluent très lentement vers le climax.

Les observations sur la morphologie des enracinements pourraient être multipliées à peu de frais à l'occasion de l'ouverture de routes ou de voies ferrées, sur les arbres déra-

cinés par le vent surtout en fin de saison de pluies ou à la suite d'érosion brutale ; elles permettraient de mieux comprendre l'influence de la topographie, des sols (engorgement par l'eau, texture et profondeur) et de la pluviosité sur les enracinements.

Autres caractéristiques morphologiques importantes

Contreforts et racines aériennes

Les contreforts représentent une caractéristique morphologique importante des forêts tropicales fermées et l'on peut penser, sans qu'il y ait eu d'études systématiques à ce sujet, que leur fréquence diminue à mesure qu'on s'éloigne de l'équateur ; dans la zone tropicale, cette fréquence diminue aussi à mesure que l'altitude augmente.

Une intéressante introduction à l'étude des contreforts existe dans Richards (1952). Les études morphologiques et anatomiques (Chalk et Akpalu, 1963 ; Guéneau, 1973) sont assez nombreuses, mais les études sur les fréquences par espèces, catégories de diamètres, types de forêts, etc., le sont beaucoup moins. On peut examiner la relation entre leur hauteur et le diamètre au-dessus des contreforts ou la largeur au niveau du sol ; Rollet (1969) a signalé les principales références bibliographiques : concernant l'Afrique : Chipp (1922) ; Taylor (1960) pour le Ghana, Letouzey (1969). Certaines dendrologies s'accompagnent d'illustrations sur les contreforts, mais les botanistes ont généralement négligé ce caractère parce qu'il varie beaucoup avec l'âge du sujet et en fonction du sol où pousse l'arbre. Les études quantitatives sont rares : Il faut signaler celle de Lebrun (1936) pour le Zaïre, à côté de Vincent (1960) pour la Malaisie ; Takeuchi (1961) pour l'Amazonie ; Rollet (1969) pour le Venezuela.

Les contreforts ont une incidence pratique importante en dendrométrie : l'estimation des volumes se fait au-dessus des contreforts. Ils gênent les mesures d'accroissement.

Les racines aériennes des arbres sont aussi un trait remarquable des forêts tropicales ; elles sont moins fréquentes que les contreforts en forêt de terre ferme et moins nombreuses dans ces dernières que dans les forêts marécageuses et les mangroves. Dans les forêts de terre ferme, on les rencontre surtout chez les épiphytes. On peut les rencontrer dans des faciès marécageux d'altitude (Beard, 1949 : faciès à *Euterpe-Symphonia-Tovomitia*) et aussi dans les forêts naines d'altitude (Stehlé, 1945, 1946 : fourrés à *Clusia*). Elles se rencontrent chez des genres botaniques très différents (Rollet, 1969).

Types biologiques

Le type phanérophyte est évidemment omniprésent ; on peut mettre à part les lianes et les palmiers qui, par leur abondance et la diversité de leurs espèces, caractérisent nettement certains types de forêts. Puis viennent les épiphytes, et loin derrière les chaméphytes et les géophytes. Les thérophytes sont assez rares. La classification de Raunkiaer a été revue et adaptée pour les régions tropicales : Richards *et al.* (1940),

Lebrun (1947, 1964), Aubréville (1963), Vareschi (1966, 1968) et Mangenot (1969).

La distinction des types biologiques d'une forêt ou spectre biologique brut contribue à la classification des forêts tropicales. De nombreuses études concernant les forêts denses en Afrique ont employé ce concept de type biologique : au Zaïre, Lebrun (1947), Germain et Evrard (1956), Gérard (1960), Evrard (1968) ; en Côte-d'Ivoire, Mangenot (1955), Guillaumet (1967). Les épiphytes ont été étudiés par Hosokawa (cité dans Tixier) et par Tixier (1966). Anderson (1961) et Brüning (1968) ont publié les spectres biologiques pour les forêts marécageuses et forêts-savanes de Sarawak.

Lianes

Les lianes représentent après les arbres le second type biologique important des forêts sempervirentes de plaine. Leur contribution aux strates des semis et des arbrisseaux est beaucoup plus grande qu'à celle des arbres (Rollet, 1969). Il semble en effet qu'à certains stades intermédiaires de croissance, au moment où le port lianescent n'est pas encore affirmé, la proportion des lianes dans l'ensemble des individus passe par un maximum, puis que le type arbre l'emporte définitivement au point de vue numérique.

En établissant la distribution des diamètres par espèces de lianes, on s'aperçoit que les lianes n'ont pas nécessairement un comportement d'espèces de lumière. On y trouve tous les types de distribution de diamètres mentionnés pour les arbres ; elles n'ont donc pas un comportement très différent des arbres du point de vue de la régénération et du tempérament.

De nombreuses espèces de lianes sont très bien armées et potentiellement très importantes dans une certaine phase de développement. Si l'équilibre des forêts n'est pas troublé, elles sont moins favorisées que les arbres, la sélection est chez elles plus sévère et, par suite, leur nombre décroît rapidement quand le diamètre augmente. Par contre, si des accidents météorologiques provoquent la formation de chablis, on peut assister au développement prodigieux d'un fourré de lianes qui subsiste longtemps et qui évolue lentement vers la reconstitution d'une forêt. Il semble aussi que certains sols superficiels favorisent le développement des lianes, les arbres restant clairplantés (*liane forest* du Suriname, Lindeman et Moolenaar, 1959).

On sait que dans le mode de régénération par coupes progressives tropicales et les variantes de cette technique sylvicole (voir chapitre 20), on pratique une ouverture progressive du couvert par empoisonnement des arbres indésirables et des lianes ; une trop forte ouverture peut alors induire un développement excessif des lianes.

Les comportements des lianes, autrement dit leur stratégie biologique, ont été étudiés par Caballé (1980) au Gabon, tandis que Cremers (1973, 1974) a étudié leur architecture végétative en Afrique tropicale. Hladik (1974) les a compris dans ses recherches sur la vie des Primates en forêt gabonaise.

Leur régénération par semis se fait selon les mêmes principes que chez les diverses plantes autoportantes, allant des herbes aux arbres. Il en existe qui ensuite se

font porter en haut sur des arbres en croissance et d'autres qui grimpent vers le haut en envahissant des cimes ou qui montent le long des troncs à l'aide de racines adventives. Les espèces longévives, ligneuses montrent souvent une régénération végétative abondante à partir de la souche ou par automarcottage. Tout un « rideau » de lianes entourant un chablis peut être le résultat de l'expansion d'un seul individu.

Hladik (1974) au Gabon, et Van Roosmalen (1980) au Surinam ont établi l'importance des lianes dans les relations entre Primates et plantes forestières. Au Surinam, sur 207 espèces mangées par le Couatta (*Ateles paniscus paniscus*), plus de 50 sont des lianes.

Parmi les espèces de lianes, quelques-unes sont nettement dominantes dans certaines régions (*Bauhinia guianensis*, par exemple, en forêt dense de Guyane vénézuélienne). De nombreuses espèces sont hygrophiles et sont situées en particulier en bordure des rivières. Les lianes dépassent rarement 50 cm de diamètre.

En forêt dense de terre ferme, leur répartition spatiale suit le modèle poissonien pour des parcelles de petite taille, par exemple les lianes de diamètre ≥ 10 cm dans des parcelles de 1/8 ha. Il y a parfois un léger gréganisme qui peut être testé par une analyse systématique de l'influence de la taille des parcelles. Avant de prendre le port lianescent, les lianes semblent suivre un modèle exponentiel quant à la distribution de leurs hauteurs. Ultérieurement, il en est de même pour les diamètres. La mesure des dimensions des lianes autres que leur diamètre (hauteur ou longueur, diamètre des houppiers) est impraticable. La place occupée par les lianes en poids de feuilles dans les houppiers a été estimée à 10 % par Hozumi *et al.* (1969) au Kampuchéa, à un tiers par Ogawa *et al.* (1965) dans le sud de la Thaïlande, mais à plus de 36 % par Hladik (1974) en forêt de basse montagne au Gabon. Dans une forêt dense primitive, la part des lianes dans la biomasse totale est faible ; on trouve des estimations de cette biomasse dans Fittkau et Klinge (1973), Klinge et Rodrigues (1974) : 46 t/ha en Amazonie en poids de matière fraîche pour un total de 687 t/ha.

La concurrence des lianes dans les houppiers d'arbres a été étudiée par Kira et Ogawa (1971). Il semble que parmi les semis, il n'y ait pas de phénomène d'exclusion entre lianes et non-lianes, mais plutôt une vague proportionnalité (Rollet, 1969). Parmi les semis de hauteur < 1 m, il y a environ 1 semis de liane pour 5 semis d'arbres. Ce rapport passe de 1 à 100 pour les tiges de diamètre ≥ 10 cm en Guyane vénézuélienne.

Feuilles

Les feuilles ne participent que pour une faible part à la biomasse totale. D'après Ogawa *et al.* (1965a), elle est de 7,7 à 8,2 t/ha pour une biomasse totale de 320 à 400 t/ha, soit 2 % environ. Mais elles constituent un encombrement caractéristique et jouent un rôle important par leur surface (outre celui lié à l'interception de la lumière et à la photosynthèse) dans l'évapotranspiration, comme écran partiel au vent, aux précipitations et dans les condensations noc-

turnes. Il est donc utile de connaître leur surface développée rapportée à l'hectare, c'est-à-dire l'indice de surface foliaire qui est une caractéristique importante de la forêt. D'après Ogawa *et al.* (1965a), il varie de 1,6 à 1,8 pour les forêts claires à Diptérocarpacées du Sud-Est asiatique, il est égal à 3,9 pour une forêt de mousson, à 10,8 pour une forêt dense; les sous-bois augmentent cet indice de 1,2 à 4,0, ce qui donne des valeurs comprises entre 3,0 (forêt claire) et 12,3 (forêt dense). Hozumi *et al.* (1969) avancent des nombres beaucoup plus bas.

Raunkiaer (1934) a proposé une échelle de taille pour décrire les feuilles (leptonano-, micro-, méso-, macro-, méga-phylls). Webb (1959) a proposé de distinguer deux sous-catégories parmi les feuilles mésophylles. Vareschi (1968) a voulu voir dans les forêts denses de Bornéo, aux feuilles de même forme et de même surface, les authentiques forêts denses ou forêts eupluviales.

Pour une espèce donnée, la surface des feuilles est très variable (coefficient de variation 25 à 50 %), de même que la densité au cm² d'une espèce à l'autre : 0,40 à 2,60 g/cm² en Guyane vénézuélienne. Dans la détermination de l'indice foliaire, il faut tenir compte de ces différences de densité pour ne pas biaiser les résultats. Il semble que la distribution des surfaces de toutes les feuilles d'une forêt soit à peu près gaussio-normale, sans discontinuité. Toute subdivision en classes, quoique commode, est donc assez arbitraire dans ses limites (Rollet, 1969).

La taille des feuilles en forêt dense a été étudiée en Afrique par Duvigneaud *et al.* (1951) au Zaïre et Richards (1952) au Nigéria.

État sanitaire

L'état sanitaire est important à un double point de vue, car il conditionne la valeur commerciale de la forêt et il caractérise les forêts primitives. Dans les inventaires forestiers, on note généralement pour chaque arbre sa qualité de forme et ses défauts visibles. Il est recommandé d'abattre un petit échantillon pour évaluer les défauts cachés. On peut aussi donner à chaque arbre une note et avoir ainsi, pour la forêt, une représentation plus satisfaisante de son utilisation.

On remarque que plus une forêt est « primitive », plus la proportion d'arbres tarés est forte. Les forêts secondaires sont à cet égard généralement plus saines. La proportion d'arbres tarés est fortement influencée par le milieu (par exemple les zones marécageuses) et certaines espèces sont plus susceptibles que d'autres à des défauts particuliers.

Conclusion

L'architecture des forêts tropicales fermées, telle qu'elle a été présentée ici, comporte un aspect global, descriptif et statique ainsi qu'un aspect plus détaillé, explicatif et dynamique. En outre, elle a été approchée par des méthodes statistiques et géométriques, les deux étant quantitatives et complémentaires.

L'approche par des moyennes statistiques est globale, car elle concerne de grandes surfaces de forêt, ne distingue pas les espèces et ne tient pas compte de leurs dispositions spatiales particulières. Elle est descriptive, car les formes, représentées par des chiffres, qui participent à l'édification de cette architecture sont décrites et l'on note que certaines de ces dimensions ont des distributions similaires qui se manifestent déjà sur de très petites surfaces, où elles lient la mosaïque de régénération avec l'unité de régénération forestière. Enfin, cette description est statique. Sa valeur réside dans le fait qu'elle ne change pas avec le temps car elle concerne des surfaces si grandes qu'un équilibre est atteint entre les proportions de chaque type et chaque phase d'unité de régénération qui fait partie de la mosaïque. A cette échelle de région forestière ce concept d'équilibre prend toute sa signification quand on analyse la formation espèce par espèce.

On a vu que dans l'expression exponentielle de la distribution des diamètres, des hauteurs et des diamètres de houppier, le facteur temps n'intervient pas. Introduit à un certain moment par des considérations de vitesse de croissance et de mortalité, quand on décrit l'effectif des tiges dans un intervalle donné (de diamètre ou de hauteur) le facteur temps est éliminé parce qu'on écrit que le peuplement est en équilibre, c'est-à-dire que, dans l'intervalle considéré, la variation du nombre de tiges est nulle. Il n'en serait pas de même dans des peuplements en croissance comme les forêts secondaires ou les mangroves à différents stades d'évolution.

Par contre, les modèles géométriques concernent des dessins à l'échelle, successivement au niveau du modèle architectural, de l'arbre réitéré, de l'unité de régénération, de la mosaïque de phases de croissance de telles unités coexistantes en forêt, et de la mosaïque de stades successifs. Chaque stade plus avancé comporte des unités de régénération plus petites, allant des grandes surfaces des forêts secondaires ou pionnières vers les chablis restreints qui caractérisent les stades ultimes climatiques. Ces modèles sont plus détaillés, car ils vont de la plante vers la région forestière par une série de niveaux encaissés successifs à abstraction croissante. Ils sont explicatifs, car le niveau inférieur explique le niveau en dessus. Ils sont enfin dynamiques parce que cette explication est formulée en termes de processus de croissance, de développement et de succession.

Il y a grand intérêt à combiner d'une manière approfondie ces deux approches, qui permettent ensemble de saisir les notions pour comprendre l'évolution à partir de forêts secondaires issues de catastrophes naturelles, tremblements de terre ou cyclones, ou de l'action de l'homme, exploitation forestière ou défrichement passager, vers les stades ultimes des forêts denses dont la dynamique est surtout déterminée par l'occurrence, la fréquence et l'architecture des chablis. Ainsi, il deviendra possible de faire la synthèse entre les études des modifications internes incessantes de la forêt et celles qui concernent le résultat global sur une surface suffisante, en termes de nombre d'espèces, biomasse, et distribution de dimensions, qui deviennent alors des moyennes ou distributions

moyennes constantes. Par le biais de la mathématisation des modèles géométriques graphiques (cf. De Reffye, 1979) ; il est à prévoir que les phénomènes de *concurrence*, de *croissance*, de *régénération* et de *mortalité* pourront bientôt être saisis dans le cadre de l'image de la forêt dans sa totalité.

Structures

Le mot structure est devenu dans toutes les langues assez vague en raison des significations très différentes qu'on lui donne. C'est ainsi qu'on l'a employé pour désigner la distribution des fréquences d'arbres par classes de diamètre (Meyer *et al.*, 1943 ; Meyer, 1952 ; Turnbull, 1963 ; White, 1963 ; Rollet, 1969 ; Mervart, 1971) ou la répartition des surfaces terrières par classes de diamètre (Turnbull, 1963), ou encore la répartition de la biomasse entre le bois, les feuilles, les racines, etc. (Golley *et al.*, 1969). Richards (1939) a donné à la structure le sens de la répartition en types biologiques et en strates, puis (1940) celui de l'organisation architecturale de la forêt ; il en est de même pour Takeuchi (1961) et pour Grubb *et al.* (1963). Goldstein *et al.* (1972) emploient le mot structure pour désigner les groupements végétaux ; Brünig (1970) emploie l'expression *stand structure* pour différentes formations forestières de Sarawak dans le sens d'architecture du couvert ; Jones (1945) l'avait fait aussi pour les forêts du Nigéria, en ajoutant l'idée de groupements d'âge. Le mot anglais *pattern*, qui est synonyme de structure au sens où on l'entend ici, a connu une aussi grande variété d'acceptions. La structure désigne toute disposition permanente ou en évolution, générale, non anarchique, d'une population dans laquelle on décèle une organisation si peu marquée soit-elle et pouvant être décrite par un modèle mathématique, une loi statistique de distribution, une classification, un paramètre caractéristique ou un dessin à l'échelle comme dans les flores illustrées. C'est ainsi qu'on pourra parler de structure de diamètres ; de structures de hauteurs totales, de taille de houppier, de couvert ; de structure spatiale globale (structure grégaire, homogène) ; de structures spatiales d'espèces ; de structures de richesse floristique (courbe aire-espèces), de diversité floristique, de groupements d'espèces, de structure équilibrée ou de structure d'une fleur.

De toute façon, on observe dans la végétation forestière tropicale des arrangements préférentiels évidents, par exemple des types biologiques codominants, de groupements d'espèces dus à des biotopes particuliers, des groupements de gros arbres dans certaines positions topographiques ; d'autres arrangements, par contre, nécessitent pour être mis en évidence un traitement approfondi des données.

Structures de diamètres par espèces

On a présenté plus haut les structures de diamètres toutes espèces comprises. Lorsqu'on analyse la distribution des diamètres d'une forêt tropicale pour chacune des espèces constitutives, on s'aperçoit que celles-ci ont des comporte-

ments très différents. Si l'on adopte l'intervalle de classe de 10 cm, on peut décider de classer les espèces sur un graphique (classes de diamètre en abscisses et logarithme des effectifs en ordonnées) par rapport à la droite qui représenterait une espèce théorique dont l'effectif doublerait en passant d'une classe de diamètre à celle immédiatement inférieure.

Certaines espèces ont des distributions de diamètres erratiques (fig. 2, type 1) ou en cloche très étalée (fig. 2, type 2) ou encore avec des effectifs peu abondants diminuant très progressivement quand le diamètre augmente, ce qui donne en coordonnées ordinaires des points disposés grossièrement suivant une courbe à pente négative très faible, en distribution dite surbaissée (fig. 2, type 3). D'autres espèces ont presque parfaitement une distribution exponentielle, c'est-à-dire qu'en coordonnées semi-logarithmiques les points figurant les effectifs sont bien alignés, mais avec une pente très variable (fig. 2, type 4) : les fortes pentes correspondent à des essences sans grands diamètres, mais avec des petits diamètres très nombreux (fig. 2, type 5). Enfin, en coordonnées semi-logarithmiques, on peut avoir des espèces pour lesquelles la courbe a une concavité tournée vers le haut (type 6) ou vers le bas (type 7) ; cela signifie que lorsque le diamètre diminue, les effectifs augmentent plus vite qu'en fonction du modèle exponentiel (type 6) ou, au contraire, moins vite (type 7). On relie assez aisément ces divers types de structures à des comportements sylvoles différents. Ainsi les espèces des types 1, 2 et le plus grand nombre de celles du type 3 sont des espèces de lumière (espèces « nomades » de Van Steenis, 1958). Celles appartenant aux types 4 et 5 sont des espèces d'ombre.

Il existe des espèces qui n'entrent dans aucune des 7 catégories décrites, en particulier celles dont les effectifs présentent un creux relatif pour les moyens diamètres et une accumulation relative pour les gros diamètres. Causinus *et al.* (1969, 1970) ont proposé une expression générale qui rend compte des sept types de structure par espèces.

Exemples de structures de diamètres par espèce (Guyane vénézuélienne, 155,5 ha).

Nombre d'arbres pour chaque classe de diamètre, pour cinq types de distribution des diamètres (Rollet, 1974)

Type	Diamètre (cm)	10-19	20-29	30-39	40-49	50-59
1	<i>Tabebuia serratifolia</i>	3	1	3	3	2
2	<i>Inga alba</i>	84	90	105	73	27
3	<i>Sclerolobium</i> sp.	49	38	23	24	14
4	<i>Licania densiflora</i>	1 632	796	450	237	106
5	<i>Trichilia schomburgkii</i>	1 225	140	10	1	

Type	Diamètre (cm)	60-69	70-79	80-89	90-99	≥ 100
1	<i>Tabebuia serratifolia</i>	1	1		3	1
2	<i>Inga alba</i>	20	3	5	2	
3	<i>Sclerolobium</i> sp.	10	9	4	1	2
4	<i>Licania densiflora</i>	33	4			
5	<i>Trichilia schomburgkii</i>					

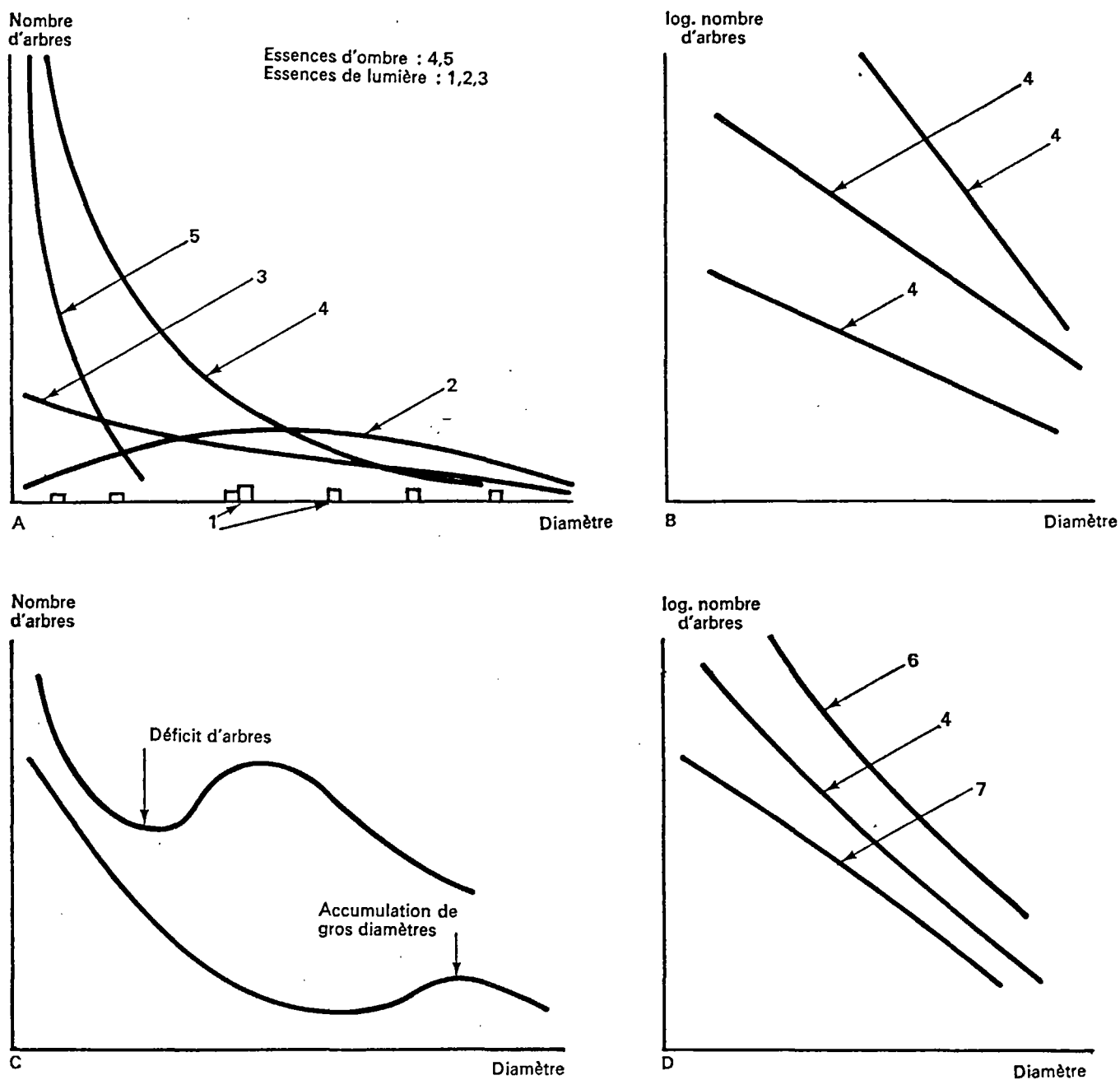


FIG. 2. Relations entre le nombre d'arbres et les classes de diamètre.

- A. Les différents types de distribution des arbres par catégories de diamètre reflètent le tempérament des espèces.
- B. En coordonnées semi-logarithmiques, les espèces présentant une distribution du type 4 se distinguent par des pentes plus ou moins fortes.
- C. Irrégularités dans les histogrammes de distribution dues à l'histoire du peuplement et aux performances de certaines essences.

- D. En coordonnées semi-logarithmiques, le modèle exponentiel est représenté par une droite, les distributions réelles s'écartent généralement de ce modèle par leur comportement dans les petits diamètres, car dans ce cas les effectifs sont supérieurs ou inférieurs à la prévision d'une distribution exponentielle.

On peut caractériser ce peuplement par son degré d'équilibre en considérant le rapport du nombre des espèces des types 4, 5, 6, 7 au nombre total d'espèces. On peut exprimer cette proportion en nombre d'espèces, en nombre de tiges correspondant, en surface terrière ou même en volumes ou en biomasse. On obtient ainsi des *coefficients d'équilibre* permettant des comparaisons entre les peuplements : ainsi, un coefficient de 0,75 exprimé en surface terrière représente un peuplement en équilibre.

Applications des structures de diamètres

Surface terrière

La surface terrière d'un peuplement est la surface totale des sections des fûts à 1,30 m de hauteur (ou au-dessus des contreforts) pour une superficie de forêt donnée et à partir d'un diamètre donné. La surface terrière donne une indication sur le degré de remplissage de la forêt. Elle s'exprime généralement par hectare et pour diverses limites inférieures de diamètre, par exemple ≥ 10 cm, ≥ 20 cm, ≥ 40 cm ou ≥ 60 cm.

Ainsi, en Guyane vénézuélienne, la surface terrière en m^2/ha de la forêt dense humide sempervirente est pour ces limites respectivement égale à 23,1, 18,7, 6,9, 3,7 m^2/ha . On voit que la moitié environ de la surface terrière des arbres de diamètre ≥ 10 cm ($23,1 : 2 = 11,55 m^2/ha$) concerne les tiges de diamètre compris entre 20 et 40 cm ($18,7 - 6,9 = 11,8 m^2/ha$).

Exemples de surfaces terrières en m^2/ha pour différents peuplements de 10 cm de diamètre et plus, dans l'ordre croissant de ces surfaces terrières :

Forêt marécageuse de Guyana, 15,3 (Hegy, 1962, 1963);
Forêt dense humide sempervirente au Venezuela, 23,1 (Rollet, 1974);

Mangrove au Venezuela, 23,6 (Salandy, 1964);

Forêt dense humide sempervirente en Malaisie, entre 33 et 41 (Barnard, 1954);

Forêt dense de Côte-d'Ivoire, 32 (au-dessus de 13 cm de diamètre) (Bernhard-Reversat *et al.*, 1975).

Exemples de surfaces terrières en m^2/ha pour différents peuplements de 20 cm de diamètre et plus, dans l'ordre croissant de ces surfaces terrières :

Forêt marécageuse de Guyana, 12,3 (Hegy, 1962, 1963);
Forêt dense humide sempervirente en Guyane vénézuélienne, 18,7 (Rollet, 1974);

Forêt dense d'altitude, 20,0 (Archives, Fac. Ciencias For. Mérida, Venezuela);

Mangrove au Venezuela, Rio San Juan, 22,0 (Salandy, 1964);

Forêt semi-caducifoliée au Kampuchéa, 26,1 (Rollet, 1962);
Forêt marécageuse à Mora, Trinidad, 37,6 (Beard, 1946b).

Ces moyennes, basées sur de grands échantillons, sont plus intéressantes pour caractériser une région forestière que les valeurs individuelles trouvées pour des parcelles isolées qui se rapportent à une ou deux unités de régénération. Pour Lamprecht (1972), les forêts denses d'altitude ont des surfaces terrières plus grandes que les forêts denses

de plaine : 40 à 60 m^2/ha au lieu de 30 à 40 m^2/ha . Cette généralisation demanderait à être précisée par des inventaires.

La surface terrière se déduit immédiatement de la distribution des arbres par classes de diamètres. Si les points médians des classes de diamètres sont D_1, D_2, D_3, \dots , et les effectifs d'arbres correspondants n_1, n_2, n_3, \dots , la surface terrière est égale à $\frac{\pi}{4} (n_1 D_1^2 + n_2 D_2^2 + n_3 D_3^2 + \dots)$. La surface terrière des lianes est négligeable mais cette surface n'a pas chez ces plantes la même signification biologique que chez les arbres.

D'après la structure pantropicale calculée dans Rollet (1974), la surface terrière moyenne des arbres de diamètre supérieur ou égal à 20 cm des forêts denses humides sempervirentes de plaine serait voisine de 21 m^2 (7 m^2 pour les tiges de diamètre ≥ 60 cm), alors que Dawkins (1958) a proposé respectivement 28,7 et 13,9 m^2 ; ces derniers nombres semblent un peu forts pour des moyennes.

Les surfaces terrières montrent une forte variabilité, conséquence de la fluctuation dans les distributions de tiges par catégories de diamètre (voir fig. 1). Les nombreuses données rassemblées en annexe par Rollet (1974) permettent de se faire une idée de cette variation, soit entre parcelles d'une région, soit entre régions d'un même pays ou entre pays. Par exemple, au Nigéria, les surfaces terrières pour les tiges supérieures ou égales à 2 pieds de circonférence, soit environ 20 cm de diamètre, varient entre 11,6 et 24,1 m^2/ha pour diverses régions de forêts denses de plaine, et entre 4,4 et 12,8 m^2/ha pour les tiges de plus de 60 cm de diamètre. La variation est évidemment plus accentuée avec de petites parcelles (cf. Huttel *in* Bernhard-Reversat *et al.*, 1975, en Côte-d'Ivoire).

Le concept de surface terrière en forêt tropicale est assez arbitraire, puisque à cause des contreforts, on mesure les arbres à des hauteurs variables (ainsi, en Guyane vénézuélienne, 40 % des arbres de diamètre ≥ 40 cm ont des contreforts $\geq 1,50$ m de hauteur). Il est cependant à noter que ces surfaces représentent une mesure de la coupe transversale des troncs, et surtout, par leurs accroissements, une mesure du transport vertical de sève dans le bois jeune. Ici, l'erreur due à la mesure à des niveaux variables est moins gênante.

Si l'on suppose que la distribution des diamètres suit une loi exponentielle (ce qui est à peu près vrai pour un peuplement de diamètre ≥ 20 cm), on a, pour la distribution des surfaces terrières par classes de diamètres, un modèle en fonction Γ incomplète. L'histogramme de la distribution des surfaces terrières est en forme de cloche asymétrique, avec une queue pour les gros diamètres.

Remarques dendrométriques

Dans l'architecture des peuplements, on a étudié la hauteur totale et la hauteur sous couronne qui semblent varier en fonction du diamètre selon une loi parabolique (ou hyperbolique selon Ogawa *et al.* (1965b)). Cependant, pour les gros diamètres, par exemple ≥ 60 cm, on note

une quasi-indépendance entre diamètre et hauteur totale. Cette tendance est beaucoup plus marquée pour les hauteurs au premier défaut (dite commerciale), à partir de 40 cm de diamètre. D'où la possibilité d'estimer les volumes commerciaux bruts (sans correction pour les défauts) en multipliant la surface terrière par une hauteur commerciale moyenne pondérée par un coefficient de forme. Il n'est pas nécessaire de mesurer toutes les hauteurs commerciales et on économise ainsi un temps considérable. De Saint Aubin (1963) a indiqué qu'on pouvait estimer les volumes commerciaux en m³ de *Aucoumea klaineana*, au Gabon, en multipliant par 10 les surfaces terrières (en m²/ha). Walker (1964) a montré, pour les forêts sempervirentes et semi-caducifoliées du Nigéria, que les volumes sans écorce de six grandes espèces commerciales étaient assez bien distribuées linéairement en fonction de la surface terrière ; mais les pentes des droites de régression variaient fortement avec l'espèce, dans la proportion 21 (pour *Azelia*) à 32 (pour *Triplochiton*). Rollet (1967) a indiqué une nette proportionnalité entre surfaces terrières et volumes commerciaux en Guyane vénézuélienne : ce facteur est légèrement inférieur à 10.

Il semble donc que la moyenne des produits de la hauteur commerciale par le coefficient de forme pour chacun des arbres dans une classe de diamètre soit à peu près constante pour les diamètres ≥ 40 cm. A partir de petits échantillons représentatifs, on peut donc arriver à des estimations non biaisées des volumes bruts ; mais il est bon de faire de nombreuses vérifications locales.

Volumes bruts et volumes commercialement utilisables

Les volumes commercialement utilisables peuvent être très différents des volumes bruts mesurés, à cause des défauts. On peut assez bien classer les qualités de forme lors des inventaires, mais les défauts cachés et les pertes sur exploitation et en scierie doivent faire l'objet d'enquêtes spéciales. La FAO, les instituts de recherches forestières et divers bureaux d'études ont ressenti l'impérieuse nécessité de conduire les inventaires forestiers de manière à donner pour les volumes utilisables des nombres plus réalistes et surtout plus précis que les volumes bruts.

Il faut remarquer que la définition des espèces commerciales se modifie constamment soit par évolution du goût des consommateurs ou par augmentation de la demande générale, soit par la révélation de nouvelles espèces abondantes, ou à la suite des progrès réalisés dans les diverses techniques d'utilisation (sciage, déroulage, séchage, imprégnation, protection des grumes). De plus, il arrive selon la conjoncture économique, que l'exploitant forestier ne prenne que les toutes premières qualités ou, au contraire, toutes les qualités inférieures, même du bois de grosses branches. On comprend alors combien il est difficile de prévoir la valeur commerciale d'une forêt à court ou à moyen terme. C'est pourquoi un inventaire doit être toujours assez détaillé pour permettre une grande souplesse dans la présentation des résultats.

Une première estimation de la valeur commerciale d'une forêt peut se faire en comptant les grosses tiges à

l'hectare ou leur surface terrière ; on procède ensuite à un dénombrement détaillé pour les espèces les plus importantes. Le nombre moyen par ha des grosses tiges (de diamètre ≥ 55 ou 60 cm), toutes espèces réunies, varie du simple à plus du double (12,1 à 26,1) en Afrique. Les surfaces terrières présentent la même variation : 6,3 à 13,9 m²/ha en Afrique. Les volumes bruts (en m³/ha) sont égaux à plus de 10 fois les valeurs des surfaces terrières (Rollet, 1974). On trouve de très nombreuses informations sur les volumes bruts et commerciaux dans les rapports d'inventaires réalisés par la FAO et dans le cadre des relations d'assistance bilatérale.

Biomasse

Les mesures de biomasse dans les forêts tropicales fermées d'Afrique sont encore peu nombreuses et intéressent de très petites surfaces, généralement inférieures à 0,25 ha. Grâce au Programme biologique international et à certains instituts scientifiques, quelques études très minutieuses ont été faites en Côte-d'Ivoire (Huttel, 1967).

On a surtout mis au point des méthodologies mais, pour des raisons de temps et de coût, on a rarement prévu des répétitions, c'est-à-dire qu'on ne peut pas avoir une idée sur la variabilité de la biomasse ; comme celle-ci est très fortement liée aux volumes totaux bruts, il est bien évident que c'est une valeur très fluctuante. On ne peut donc fournir que des exemples particuliers.

Les études disponibles révèlent néanmoins l'importance relative des différentes composantes de la biomasse : bois des tiges, écorce, feuilles, fleurs et fruits, litière, racines aériennes, racines souterraines. La mesure du poids de ces dernières n'est pas toujours faite, mais on procède par estimation indirecte. Pour les litières, on doit tenir compte de la périodicité de la chute des feuilles. Diverses techniques d'échantillonnage à l'intérieur d'une petite parcelle ont été proposées par Ogawa *et al.* (1965a) et Hozumi *et al.* (1969) pour estimer le matériel ligneux sur pied de la forêt sempervirente, ou pour estimer le poids des feuilles (Heald, 1969). Le poids des feuilles représente une proportion faible de la biomasse totale, celui des fleurs et fruits une part très faible ; il est très inférieur à l'erreur d'échantillonnage qu'on peut commettre sur l'estimation de la biomasse totale.

Dawkins (1959, 1961), d'après des données recueillies à Trinidad, Puerto Rico et en Europe, a fait remarquer qu'on commettait une très faible sous-estimation si l'on excluait le poids des branches de circonférence inférieure à 4 cm et même de diamètre inférieur à 4 cm (0,1 % du volume total). Pour estimer le volume total d'un arbre (écorce comprise), le même auteur a suggéré simplement de multiplier par 0.526 le produit de la surface terrière par la hauteur totale. Il serait cependant utile de faire d'autres mesures, d'étudier l'incidence des espèces et en particulier de tenir compte des densités spécifiques des bois qui sont très variées. Il vaut mieux faire les calculs avec les diamètres mesurés au centimètre et non rapportés à des classes diamétriques de 10 cm, en raison de l'incidence des rares gros arbres éventuellement présents sur le volume d'une petite parcelle.

La distribution des volumes par classes de 5 cm de diamètre est en forme de cloche asymétrique avec une valeur maximale pour la classe 35-39 cm (ou 30-39 cm avec un intervalle de 10 cm) et elle rappelle une fonction Γ incomplète. En effet si l'on admet une relation parabolique entre la hauteur totale H et le diamètre D , la densité de probabilité de la loi de distribution est de la forme $K.H.D^2.e^{-\theta D}$ ou $K'D^2e^{-\theta D}$. On notera que les peuplements sont variables, non seulement du fait de leur surface terrière mais aussi en ce qui concerne la distribution de leur hauteur totale. Sur 20 parcelles de 0,25 ha levées dans 11 pays différents et en utilisant le procédé de Dawkins, on trouve un volume total moyen de 570 m³/ha (tiges de hauteur ≥ 4 m) avec une erreur de 10,6 % ($P = 0,05$). Dans cet exemple, les tiges entre 4 m de hauteur et 5 cm de diamètre représentent moins de 0,5 % du volume ≥ 10 cm ; les tiges de 10 à 19 cm de diamètre, 9,2 % du volume ≥ 10 cm. L'histogramme de distribution des volumes totaux par parcelle est en forme de cloche (Rollet, 1974).

Distributions spatiales

Il ne s'agit plus d'étudier les peuplements pris globalement sur des grandes surfaces, mais sur de petites surfaces et éventuellement espèce par espèce. On a déjà vu que le nombre d'individus (toutes espèces réunies) par classes de diamètre est conforme à des lois de distribution et présente une variabilité qui dépend de la taille des parcelles, c'est-à-dire le niveau d'intégration. Plus cette taille est petite, plus les distributions tendent à être poissonniennes. Ce phénomène s'accroît si l'on fait l'analyse par espèce soit du nombre d'individus d'une espèce, soit du nombre d'individus d'une espèce dans une classe particulière de diamètre. L'objectif principal est de préciser si les espèces sont grégaires, comment et de combien elles s'écartent de deux modèles extrêmes (la distribution au hasard et la distribution régulière). La meilleure image pour une distribution régulière est celle d'une plantation forestière.

Ces études permettent de préciser le concept d'homogénéité et de grégarisme de la végétation. Par définition, une espèce a une distribution spatiale homogène si elle est distribuée au hasard ; cela signifie que la probabilité de présence dans une parcelle est constante quel que soit le lieu (notion d'homogénéité), que sa présence soit décelée ou non dans la ou les parcelles voisines (absence de grégarisme). Plusieurs approches sont possibles : on peut considérer la présence ou l'absence d'une espèce ou bien le nombre d'individus de cette espèce sur les surfaces unités.

Une fois de plus, l'utilité de combiner les approches probabilistes et géométriques est ici démontrée, chaque unité de régénération pouvant montrer des distributions spatiales propres sans se conformer à la géométrie imposée par une grille surimposée sur la forêt.

Distribution des présences et absences par espèce.

Étude des « runs »

Cette méthode a été employée dans des études quantitatives sur des pelouses en pays tempérés (Dagnelie, 1968). Elle suppose que de longues bandes continues ou de grandes

surfaces inventoriées soient disponibles. Pour cette raison cette méthode n'a été que rarement utilisée en forêt tropicale. On quantifie l'homogénéité de la répartition d'une espèce par le nombre de séquences (ou *runs*) de présences ou d'absences. La séquence est une succession continue d'un caractère dans un nombre quelconque de parcelles. Si la présence dans une parcelle est notée par P et l'absence par a , la succession suivante comporte 8 séquences : *PPP aaaaaa Paaa PP aaaa PPPPPP aa*.

Pour chaque espèce, on note le nombre de présences m , le nombre d'absences n et le nombre de séquences U . Si la présence dans une parcelle est indépendante de la présence dans une parcelle voisine, le nombre de séquences U doit être voisin de $\frac{2mn}{m+n} + 1$. U fluctue autour de ce nombre avec une variance :

$$\frac{2mn(2mn - n - m)}{(m+n)^2(m+n-1)}$$

Une tendance de grégarisme sera caractérisée par une diminution du nombre U de séquences, alors qu'une trop grande valeur de U signifierait une surhomogénéité.

On étudie comment se modifient les conclusions quand on fait varier la taille des parcelles, par groupement de proche en proche. Dans la seule étude disponible de ce type, en Guyane vénézuélienne, le nombre d'espèces (de diamètre ≥ 10 cm) qui sont distribuées au hasard augmente progressivement quand on passe de la taille 1/8 ha à la taille 1 ha ; pour les parcelles de 1/8 ha, il y a presque autant d'espèces distribuées au hasard que d'espèces non distribuées au hasard ; avec 1 ha, il existe 2 ou 3 fois plus d'espèces distribuées au hasard. On note le même phénomène lorsqu'on considère les arbres de diamètre ≥ 40 cm. On aboutit donc à la conclusion suivante : pour une superficie donnée de forêt dense semper-virente, le nombre relatif d'espèces distribuées au hasard augmente quand la surface des parcelles unités augmente, ou quand la limite inférieure du diamètre considéré augmente (Rollet, 1969). Des calculs similaires devraient être faits en Afrique avant de généraliser cette conclusion. Déjà, ces résultats montrent la nécessité d'une combinaison de telles recherches avec une cartographie de la mosaïque forestière, puisque la grille contenant des parcelles carrées ou rectangulaires escamote davantage les différences architecturales entre les unités de régénération à mesure que ces parcelles s'agrandissent. Par ce biais, on peut comprendre que la conclusion d'une distribution au hasard, c'est-à-dire non structurée, s'appliquera à plus d'espèces à mesure que la grille utilisée coïncide moins avec les structures réelles de régénération, voire les fait disparaître en utilisant des moyennes concernant des surfaces plus grandes.

En utilisant les deux méthodes complémentaires, il deviendra facile de mieux définir la concurrence interspécifique, liée au tempérament des espèces et à leur comportement sylvicole.

Des études de concurrence devraient être en outre entreprises, ce qui permettrait de mieux connaître le comportement sylvicole des espèces.

Distribution spatiale du nombre de tiges par espèce

On utilise successivement plusieurs modèles de distribution (modèle de distribution au hasard de Poisson, modèle de distribution contagieuse de Neyman, 1939, de Thomas, 1946) pour diverses tailles de parcelles et pour des diamètres ≥ 10 , ≥ 20 , ≥ 40 cm, etc. Il existe cependant des difficultés d'interprétation : les conclusions varient irrégulièrement avec la taille des parcelles et il peut être délicat de préférer un modèle plutôt qu'un autre. Skellam (1952) a montré en effet que des modèles différents pouvaient donner des distributions identiques.

Dans l'expression d'une loi de distribution contagieuse, on utilise deux paramètres à signification simple : le nombre moyen de grappes par unité de surface et le nombre moyen d'individus par grappe. Neyman ainsi que Thomas supposent que les centres des grappes sont distribués au hasard et que le nombre d'individus par grappe est une variable aléatoire obéissant à une distribution de Poisson.

Les études de distributions spatiales sont peu nombreuses en forêts tropicales d'Afrique : Jones (1955) pour une forêt sempervirente du Nigéria ; Jack (1961) pour une forêt semi-caducifoliée du Ghâna pour les arbres de diamètre ≥ 90 cm seulement. Rollet (1969) conclut que les distributions sont rarement poissonniennes : en Guyane vénézuélienne, la distribution de Thomas s'ajuste pour 1/4 à 1/3 des espèces selon la taille de la parcelle ; celle de Neyman pour 1/3 à 1/2 ; celle de Poisson entre 0 et 7 % des cas. Plusieurs milliers de tests ont été effectués sur plus de 200 espèces, pour les tailles 1/16, 1/8, 1/4 et 1 ha et les diamètres ≥ 10 , ≥ 20 , ≥ 40 cm.

Le modèle de Neyman indique un nombre moyen de grappes par parcelle bien moins lié à sa surface que le modèle de Thomas ; ce serait là un argument en faveur de l'adoption de ce dernier modèle, bien qu'un plus faible nombre d'espèces s'y conforme.

En conclusion, les méthodes des *runs* et le test de la loi de Poisson donnent des résultats assez concordants pour accepter ou exclure l'hypothèse d'une distribution au hasard, bien que le test de Poisson soit plus sévère et sans doute plus fin. On constate l'existence d'un certain gréganisme pour un grand nombre d'espèces et il est alors peu justifié de parler d'homogénéité de la forêt sempervirente. D'ailleurs, le fait que les individus d'une même espèce tendent à être grégaires sur des parcelles d'une taille donnée n'implique pas nécessairement que l'espèce apparaisse en bouquets au sens du sylviculteur.

Un exemple de ce phénomène a été mis en lumière dans l'analyse par Oldeman (1978) des cartes de distribution géométrique de certaines espèces au Surinam, relevée par Schultz (1960). Deux de ces espèces présentent un patron de distribution en fer à cheval plus ou moins complet, patron qui coïncide bien avec le microclimat d'un pourtour d'ancien chablis. De telles distributions ont été trouvées également au Gabon par Florence (1981).

En résumé, en l'absence de cartes architecturales de la mosaïque de régénération on peut appréhender la distribution spatiale des arbres (sur le terrain) en étudiant la présence ou l'absence dans les parcelles par la méthode des

runs ou à partir du nombre d'arbres par parcelle. On réalise ces études pour une surface de parcelle donnée et à partir d'une taille déterminée des arbres (hauteur ou diamètre). Comme il y a beaucoup de distributions théoriques auxquelles on peut comparer les distributions réelles, on imagine le grand nombre de résultats possibles, dont la concordance n'est pas toujours évidente. Le gréganisme ne se traduit pas de la même manière selon la taille des parcelles ; d'où l'idée de synthétiser ces structures particulières par une caractéristique plus générale grâce à la théorie des variables régionalisées.

Ces études sur le gréganisme (ou la non-homogénéité) traduisent les performances individuelles des espèces au point de vue de leur régénération naturelle, ainsi que la concurrence interspécifique. Elles sont peu nombreuses. Cela tient en partie au coût élevé des inventaires et de la cartographie nécessaires à la conduite de ces études. Cependant bon nombre d'inventaires existants se prêteraient à des études partielles, au moins pour les espèces commerciales importantes. Mais la réticence des organisations réalisant ces inventaires à l'égard de ce genre d'analyse jugée trop académique est en grande partie responsable de ces lacunes. Il est pourtant bien évident qu'on ne peut étudier la régénération des forêts tropicales et le comportement des espèces que par des méthodes précises.

Richesse et diversité floristiques :

Expression numérique

On examinera ici la richesse et la diversité floristique pour les arbres seulement.

On peut montrer facilement que la composition floristique d'une forêt dense change incessamment quand on prend des surfaces de plus en plus grandes ou de plus en plus petites et quand on considère des diamètres (ou des hauteurs totales) de plus en plus petits. Les espèces présentes sur 1 m² de parterre forestier ont peu de choses en commun avec les arbres de diamètre ≥ 40 cm se trouvant sur l'hectare environnant. Il est donc nécessaire de préciser les surfaces et les tailles des individus et de comparer des surfaces de même ordre de grandeur.

On appelle richesse floristique le nombre total d'espèces présentes sur une surface donnée, quelle que soit la taille des individus (voir chapitre 4). En fait, un inventaire forestier même soigné sous-estime la richesse floristique.

On appelle diversité floristique la manière dont les espèces se répartissent entre les individus présents. A la différence des herbes et des épiphytes, les arbres et arbustes sont généralement bien définis comme individus, bien que les drageons de lianes et de quelques espèces d'arbres puissent être fréquents. Une difficulté tient à la taille très variable des individus alors qu'ils comptent chacun pour une unité dans le calcul (voir aussi Torquebiau, 1979). Cette difficulté se retrouve dans plusieurs autres domaines : pour exprimer la diversité spécifique du plancton, Dickman (1968) montre que certaines espèces de très petite taille peuvent être représentées par un nombre énorme d'individus ; inversement, le volume très dominant de

quelques individus de quelques espèces peut rendre négligeable la contribution des autres espèces. Il est donc délicat de représenter la place d'un individu dans la nature ; d'où différentes manières de pondérer : on fait appel au nombre des individus, à la surface terrière, au volume, à la biomasse ou à une combinaison du nombre d'individus, de leur nombre de présences par parcelle et de leur surface terrière (*importance value index* de Curtis), ou encore à d'autres combinaisons (index de complexité de Holdridge, 1967 ; *indice biotaxonomico* de Vareschi, 1968 ; *erweiterter bedeutungswert-index* de Finol, 1971).

Richesse floristique

La richesse floristique d'une formation peut s'exprimer de plusieurs façons et elle pose des problèmes théoriques intéressants.

Nombre d'espèces sur une surface donnée. Courbe aire-espèces

Une des manières les plus simples d'exprimer la richesse floristique d'une forêt tropicale est de compter le nombre d'espèces parmi les n premiers individus rencontrés, parmi les 100 premiers individus pour les forêts savanes de Sarawak (Brünig, 1968) ou un nombre moindre en forêt dense de la Guyane vénézuélienne (Rollet, 1969). Cette méthode est assez artificielle, car ces n individus occupent une surface variable et l'on préfère alors rapporter la richesse floristique à une surface donnée. Un très grand nombre d'exemples existent pour de petites surfaces, mais il faut souligner que les difficultés croissent très vite à mesure qu'on veut tenir compte des individus de plus en plus petits, que les indéterminés deviennent vite très nombreux.

On peut citer des exemples de richesse floristique en Afrique, par exemple 230 espèces (toutes plantes) sur 1/10 ha au Cameroun (voir chapitre 4). Pour comparer les richesses floristiques, il faut nécessairement des surfaces inventoriées égales et des limites inférieures de tailles identiques ; d'où l'idée de porter sur un graphique le nombre d'espèces en fonction de la surface étudiée ; la courbe de richesse cumulée ainsi obtenue s'appelle une courbe aire-espèces. Si la limite inférieure de taille considérée est la même, on peut porter les résultats de plusieurs auteurs sur le même graphique, et avoir ainsi une idée de la richesse floristique relative de différentes régions (Ashton, 1964 ; Rollet, 1969). On peut faire la même opération pour différentes limites inférieures de taille (si l'on dispose des données détaillées) pour comparer le plus grand nombre possible de résultats sur une base commune. Si l'on dispose d'une surface où les arbres sont identifiés par espèces (de diamètre ≥ 10 cm par exemple) on peut établir la famille des courbes aire-espèces de diamètre ≥ 10 , ≥ 20 , ≥ 30 , ≥ 40 cm, etc.

Peu de courbes aire-espèces ont été établies pour les forêts tropicales et, sauf rares exceptions, elles l'ont été pour des surfaces assez faibles, 1 à 3 ha en général. Le

tableau suivant concerne, en Guyane vénézuélienne, le nombre moyen d'espèces (arbres + lianes) de diamètre ≥ 10 cm en fonction de la surface :

Surface (ha)	1/8	1/4	1/2	1	2	4
Nombre moyen d'espèces	27	42	62	87	117	151
Surface (ha)	8	16	32	64	128	
Nombre moyen d'espèces	194	236	284	355	442	

L'allure des courbes aire-espèces des forêts denses est bien différente de celle des formations tempérées ; les premières sont « à saturation progressive » (Emberger, 1950), tandis que, pour les secondes, on observe une augmentation rapide du nombre d'espèces, qui se ralentit ensuite ou qui même se stabilise. Ce phénomène est particulièrement net pour les tourbières, dont les espèces se trouvent déjà sur une petite surface ; cette végétation « se sature » rapidement, alors qu'en forêt dense l'augmentation est indéfiniment soutenue. Pour les flores pauvres, comme dans le cas des tourbières, il est tentant d'essayer de définir la plus petite surface contenant toutes ou « presque toutes » les espèces importantes ; il s'agit du concept d'aire minimale, qui a donné lieu à de nombreuses publications dont la synthèse et la critique ont été faites respectivement par Goodall (1952) et par Gounot (1961). Ce concept est probablement moins utile en zone tropicale qu'en zone tempérée, au moins pour les formations les plus complexes. On conçoit que les processus de saturation soient différents pour les semis et pour les grands arbres ; il faut donc préciser les hauteurs ou les diamètres minimaux considérés. On aura en outre intérêt à traiter séparément les strates inférieures dites de régénération, compte tenu des dimensions des arbres par rapport à celles des semis. Comme les courbes aire-espèces des semis ne montrent aucune tendance à l'aplatissement, c'est avec la plus grande réserve qu'il faut accueillir les aires minimales suggérées pour la forêt dense humide sempervirente : 100 à 150 m² en Côte-d'Ivoire (Emberger, 1950 ; Mangenot, 1955) ; 100 et 800 m² au Zaïre (Germain et Evrard, 1956) ; 1 100 m² au Zaïre (Gérard, 1960) dans les forêts à *Gilbertiodendron*. Il faut plutôt s'attacher à rechercher l'allure des phénomènes sur de grands échantillons, qu'il convient de multiplier. En conclusion le concept d'aire minimale en forêts tropicales présente beaucoup moins d'intérêt qu'en zones tempérées.

Diverses expressions mathématiques de la courbe aire-espèces ont été proposées. Fisher, Corbet et Williams (1943) ont estimé que le nombre d'espèces était proportionnel au logarithme du nombre d'individus, c'est-à-dire approximativement au logarithme de la surface ; Williams (1964) a essayé de généraliser cette hypothèse à de nombreuses populations, en particulier à des populations animales. Preston (1948, 1962) a proposé une loi log-normale de distribution des espèces en fonction du nombre d'individus rangés en classes dont les effectifs sont en progression

géométrique; il en découle que le logarithme du nombre d'espèces croît comme le logarithme de la surface. Or, il semble que le nombre d'espèces croît plus vite que le logarithme de la surface, mais moins vite que d'après une fonction puissance de la surface; en d'autres termes, le modèle d'une courbe aire-espèces paraît intermédiaire entre les modèles de Williams et de Preston. Goodall (1952) et Tüxen (1970) ont réalisé la synthèse de l'abondante littérature sur la courbe aire-espèces. Une formulation probabiliste de cette courbe a été faite par Godron (1970, 1971) et par Poissonet (1971) en supposant les espèces réparties d'une manière aléatoire sur la surface étudiée. Lorsqu'on établit une famille de courbes aire-espèces pour différentes limites inférieures de diamètre (≥ 10 cm, ≥ 20 cm... ≥ 90 cm, ≥ 100 cm), on s'aperçoit que les courbes correspondant aux gros diamètres, par exemple ≥ 90 cm, ≥ 100 cm, sont très tendues et se rapprochent du modèle idéal, dans lequel chaque unité de surface contient une seule espèce (différente dans chacune des autres unités). Le modèle pour lequel le nombre d'espèces croît proportionnellement à la surface est évidemment représenté par une droite.

Lorsque l'on considère les courbes aire/espèces publiées avec leurs respectifs nuages de points (p. ex. Finol Urdaneta, 1972; Holdridge *et al.*, 1971), il est possible d'en dériver une courbe modulée autour de la courbe moyenne de regression. Selon Oldeman (1978), chaque modulation successive correspond à une unité de régénération parcourue, chaque unité ajoutant son propre cortège floristique au total. Koop (1981), travaillant sur ces bases en forêt semi-naturelle en Allemagne, distingue une aire minimale structurale, surface qui est minimalement nécessaire pour une mosaïque complète contenant toutes les phases de développement de tous les stades successionnels lors d'une dynamique forestière naturelle. Comme Torquebiau (1981), Koop utilise une méthode de transects encaissés, pour que les volumes décroissants referment une population à peu près constante d'arbres, de petits arbres, d'arbustes et d'herbes successivement.

On peut tirer de la famille des courbes aire-espèces le nombre d'espèces en fonction d'une limite inférieure de diamètre, pour une surface donnée (voir le tableau suivant).

Nombre d'espèces d'arbres et de lianes en fonction d'une limite inférieure de diamètre en Guyane vénézuélienne, 128 ha (bande de 25 m x 51,2 km); Rollet (1969)

Diamètre (cm)	≥ 100	≥ 90	≥ 80	≥ 70	≥ 60
Nombre d'espèces d'arbres et de lianes	24	45	60	98	137

Diamètre (cm)	≥ 50	≥ 40	≥ 30	≥ 20	≥ 10
Nombre d'espèces d'arbres et de lianes	167	246	277	343	442

Des résultats comparables peuvent être tirés des inventaires détaillés publiés.

Ce nombre semble varier comme une fonction puissance du diamètre. On peut alors prévoir par extrapolation le nombre d'espèces de diamètre ≥ 10 cm qu'on aurait trouvé dans un inventaire, connaissant les espèces de diamètre ≥ 20 cm déjà rencontrées.

Problèmes d'échantillonnage

On n'a pas évoqué la manière dont sont réparties dans l'espace les parcelles utilisées pour établir une courbe aire-espèces. On conçoit que le nombre d'espèces rencontrées sera plus grand lorsque les parcelles seront très éloignées les unes des autres, au lieu d'être toutes contiguës. La distribution non aléatoire des espèces, d'une part, et le mode d'échantillonnage, d'autre part (inventaire exhaustif d'un bloc de terrain, longue bande, grille carrée à maille plus ou moins large), apporteront à la courbe aire-espèces théorique des modifications. Cet aspect est encore peu étudié (Rollet, 1969).

Il convient d'insister sur le fait que très peu de surfaces relativement importantes ont été inventoriées avec soin. Ashton (1964) a donné un exemple à Brunei (Bornéo) où une première surface de 50 acres (environ 20 ha) en zone collinéenne correspond à 420 espèces d'arbres de diamètre ≥ 10 cm; une deuxième surface de 50 acres en plaine donne 472 espèces; l'ensemble des deux surfaces (100 acres) a 760 espèces, ce qui montre une très grande richesse floristique. Dans son inventaire de 128 ha en Guyane vénézuélienne, Rollet (1969) a certainement un peu sous-estimé le nombre d'espèces d'arbres et de lianes de diamètre ≥ 10 cm (442 espèces).

Diversité floristique

Plusieurs essais de formulation mathématique ont été tentés au sujet de la relation entre le nombre d'espèces et le nombre de tiges qu'elles représentent. Un des plus anciens et certainement le plus simple est le *Mischungsquotient* de Jentsch (1911), cité par Mildbraed (1933); ce coefficient de mélange est le rapport du nombre de tiges au nombre d'espèces. Ce dernier ne veut rien dire si l'on ne précise pas la surface inventoriée et la limite inférieure de taille des plantes; comme il ne cesse d'augmenter quand la surface augmente, il n'a pas grand intérêt. Mildbraed l'a utilisé dans un inventaire de 1 ha en forêt dense dans l'Isle de Macías Nguema Biyogo (Fernando Po).

Beaucoup plus intéressantes sont les tentatives de Fisher *et al.* (1943), de Preston (1948, 1962), de Williams (1964) et l'utilisation de la théorie de l'information. Pidgeon et Ashby (1942) avaient suggéré que le nombre d'espèces n croissait avec la surface a , selon l'expression $n = m \log a + b$, et avaient proposé d'appeler *floristic variation* le coefficient m . A la suite de travaux théoriques de Fisher *et al.* (1943), Williams (1964) a pensé pouvoir généraliser les résultats obtenus dans de nombreuses populations et selon lesquels le nombre d'espèces avec n indi-

vidus est égal à $\frac{\alpha x^n}{n}$, avec x compris entre 0 et 1. Ainsi, le nombre d'espèces ayant 1, 2, 3 ... individus est égal à αx , $\frac{\alpha x^2}{2}$, $\frac{\alpha x^3}{3}$, etc. Le nombre total d'espèces se présente sous

forme d'une série qui par sommation donne $\alpha \log \left(1 + \frac{N}{\alpha} \right)$, où N est le nombre total d'individus, α étant une constante appelée *coefficient de diversité floristique*. N/α étant grand devant 1, le nombre d'espèces est proportionnel au logarithme du nombre d'individus, c'est-à-dire pratiquement proportionnel à la surface inventoriée.

Plusieurs auteurs ont calculé α pour diverses forêts tropicales d'Afrique, au Zaïre, et en Côte-d'Ivoire. En fait, l'hypothèse de Williams sous-estime le nombre d'espèces des communautés forestières tropicales. Il y a d'ailleurs des inconvénients pratiques à l'utilisation de la série mentionnée car il peut manquer certains termes, à cause de données non recueillies sur le terrain. D'autre part, quand la taille de l'échantillon augmente, on ne trouve plus d'espèces représentées par un seul individu. L'hypothèse de Preston (1948) ne présente pas ces inconvénients. Il propose en effet, non pas de compter les espèces avec 1, 2, 3 ... individus, mais le nombre d'espèces représentées dans des classes de tiges ou *octaves* en progression géométrique : 1 et 2 tiges, 2 à 4, 4 à 8, 8 à 16, etc. Le nombre d'espèces ainsi groupées aurait une distribution gaussienne. Le nombre d'espèces n existant dans une octave située à R octave du mode n_0 de la distribution serait $n_0 \cdot e^{-(\alpha R)^2}$, α étant une constante. Le découpage de Preston en octaves et surtout les corrections qu'il préconise pour les limites des petites octaves sont assez arbitraires. On peut les éviter en utilisant les nombres cumulés d'espèces ayant ≥ 1 tige, ≥ 2 tiges, ≥ 4 tiges, ≥ 8 tiges, ≥ 16 tiges, etc. ; le modèle en cloche devient alors une sigmoïde. En fait, les sigmoïdes obtenues sont asymétriques avec leur moitié supérieure plus tendue et située en dessous de la sigmoïde théorique, ce qui indique un déficit d'espèces dans le troisième quartile des octaves et un excès dans le quatrième quartile (Rollet, 1969).

Ultérieurement, Preston (1962) a proposé une formule qui permet de prévoir la richesse floristique N_{a+b} de deux régions a et b , connaissant leurs richesses floristiques respectives N_a et N_b

$$(N_{a+b})^{1/z} = (N_a)^{1/z} + (N_b)^{1/z};$$

avec z voisin de 0,27. La formule est additive et si l'on considère un nombre p de surfaces égales dont le nombre d'espèces N_{a1} , N_{a2} , ... N_{ap} , fluctue autour d'une valeur moyenne N_a , on a :

$$(N_{pa})^{1/z} = p(N_a)^{1/z}, \text{ d'où } N_{pa} = p^z \cdot N_a,$$

ce qui veut dire que p surfaces égales ont un nombre d'espèces à peu près proportionnel à une fonction puissance de la surface p .

Pour de grandes surfaces, ce modèle semble surestimer le nombre total d'espèces, en particulier quand on extrapole d'une petite à une très grande surface. Cependant, il est

plus satisfaisant que le modèle de Williams car on sous-estime en général les espèces, même dans les inventaires soignés; par conséquent, les prévisions du modèle de Preston, pourvu qu'on n'extrapole pas à de trop grandes surfaces, sont peut-être assez voisines de la réalité.

Ces deux modèles sont des tentatives d'interprétation des diversités floristiques constatées; les hypothèses sur lesquelles ils reposent n'impliquent aucune considération biologique. Sans faire d'hypothèses, on a essayé de traduire la diversité floristique en appliquant à la biologie la théorie de l'information et le concept de quantité moyenne d'information H par individu qui mesure le degré d'incertitude concernant l'identification d'un individu quelconque. A la suite des interprétations de Brillouin (1959), de nombreux biologistes en ont fait des applications dans des domaines variés : plancton, oiseaux, etc.

Avec la notation de Pielou (1966) : N_1 nombre total d'individus de l'espèce 1, N_s celui de l'espèce s , on calcule la quantité

$$H = \frac{1}{N} \log \frac{N!}{N_1! N_2! \dots N_s!}$$

Pielou propose d'apprécier le désordre relatif de la population par le rapport H/H_{max} , où H_{max} mesure le désordre théorique maximal qui a lieu quand les s espèces sont représentées par un nombre égal d'individus N/s . On a alors $H_{max} = \log s$. Le rapport H/H_{max} semble à peu près indépendant de la surface considérée, alors que H augmente lentement avec la surface. Dans la seule étude disponible, en Guyane vénézuélienne, sur des surfaces variant de 4 à 128 ha, le désordre relatif H/H_{max} est compris entre 76,3 et 78,6 % pour les espèces d'arbres de diamètre ≥ 10 cm. Une étude plus systématique permettra peut-être de constater que H/H_{max} est un coefficient caractéristique pour les différentes forêts tropicales.

Godron (1971) pense que les indices de diversité de Margalef (1957) et de Pielou (1966) ne constituent qu'une première approche; il propose de calculer plusieurs indices d'hétérogénéité « structurale » qui tiennent compte de la position des masses végétales appartenant aux diverses espèces. L'hétérogénéité générale pour chaque espèce sera exprimée par la quantité d'information apportée par la connaissance du nombre de présences E de l'espèce dans S parcelles, soit $\log_2 \frac{2^S - 1}{C_S^E}$, ce qui est pratiquement le

nombre S diminué du logarithme de base 2 du nombre de combinaisons de S parcelles prises E à E . Au moyen de « distances binaires », on détermine les endroits où l'hétérogénéité est maximale. L'auteur complète l'analyse de l'hétérogénéité biologique par l'étude du gréganisme avec les *rums* déjà mentionnés et des liaisons interspécifiques pour déterminer des sous-ensembles écologiques par la détection de groupes d'espèces co-indicatrices ou à exigences écologiques opposées.

En conclusion, la richesse et la diversité floristiques sont deux caractéristiques très importantes des forêts tropicales. Ces deux concepts se prêtent à des développements théoriques féconds, en particulier à propos de la courbe aire-espèces, des différentes formulations de la diversité,

des problèmes de comparaison, de la prévision de la richesse floristique d'une surface à partir d'un échantillon.

Ces études impliquent une connaissance floristique approfondie des forêts. Elles sont par conséquent lentes et coûteuses. Les inventaires doivent être d'une haute qualité. Ils sont extrêmement peu nombreux, surtout pour des diamètres de 10 ou de 5 cm.

Groupements d'espèces

Il a été question précédemment de structures grégaires, globales ou par espèces. Leur effet est de diminuer localement la complexité des mélanges floristiques. Le fait que des espèces se groupent préférentiellement accentue cette diminution et contribue à structurer les peuplements, mais pour diverses causes la hiérarchisation des groupements semble tout à fait prématurée. Lorsqu'on dispose d'inventaires plus importants, il devient matériellement impossible d'interpréter les tableaux floristiques. Bien que le concept d'association ne soit pas à priori mis en doute (il est net dans certaines niches ou biotopes particuliers), il semble beaucoup moins évident en forêt dense, lorsque aucune variation notable de milieu ne crée de différences floristiques marquées.

Devant ces difficultés, on a essayé d'employer divers procédés d'analyse multivariable et de classification. Sans entrer dans le débat ordination-classification et sur les stratégies à préférer, on peut constater qu'un gros travail méthodologique reste à faire : traitement en présence ou en abondance des espèces, expressions de l'abondance, élimination des espèces peu fréquentes, influence de la taille minimale des espèces inventoriées et de la taille des parcelles, utilisation des facteurs du milieu, critères de ressemblance de deux parcelles liens entre architecture forestière et structures floristiques.

Les méthodes de calculs sont variées et peuvent être simples ou très élaborées, depuis l'ordination de Brav et Curtis jusqu'à l'analyse factorielle des correspondances de Benzécri, en passant par l'analyse classique en composantes principales, les diverses variantes de l'*association analysis* développées par Williams, la méthode de *nearest neighbour* de Webb et Tracey (1965), etc. Il semble qu'une coopération étroite soit toujours nécessaire entre mathématiciens et botanistes pour clarifier la question. On peut citer un exemple d'application en Afrique de ces méthodes d'analyse numérique : analyse en composantes principales de forêts tropicales de la République centrafricaine.

Conclusions

Les lois d'organisation des forêts tropicales sont difficiles à percevoir. Ce qui frappe dans ces formations, c'est d'abord la multiplicité des espèces et les morphologies curieuses (contreforts, lianes) ; on a généralement une vague impression d'anarchie et de mélange confus d'espèces. L'appréhension d'un certain ordre nécessite une connaissance approfondie des espèces aussi bien que de la forêt, un grand nombre de mesures et un certain effort d'abstraction.

Comme pour l'architecture, les structures peuvent être considérées globalement sans tenir compte des espèces ou, au contraire, en étudiant les espèces individuellement, ou encore en définissant les niches créées dans l'architecture forestière pour accueillir des individus d'une espèce.

Il y a structure chaque fois qu'un phénomène n'est pas erratique, c'est-à-dire qu'il semble suivre une loi et que, par conséquent, il est prévisible et extrapolable. Les hauteurs totales des arbres d'un peuplement, leurs diamètres, ne sont pas distribués au hasard ; leur arrangement global est le résultat d'une lutte pour l'existence et la lumière ainsi que d'un dynamisme interne qui traduit l'interaction entre les individus et l'écosystème. Il se traduit cependant aussi par un équilibre statistique soit dans les quantités relatives d'arbres dans les différents diamètres, soit dans les proportions des groupes d'essences de différents tempéraments qui permettent d'apprécier le degré d'équilibre des peuplements et l'architecture des unités de régénération. Des conditions écologiques particulières et des facteurs historiques souvent liés aux mécanismes de la régénération modifient localement et sans cesse les structures.

Lorsqu'on s'intéresse aux espèces, apparaissent de nouvelles structures liées au comportement de chaque espèce qui se reflète dans une distribution spatiale spécifique. L'ensemble de ces comportements se traduit par plusieurs caractéristiques synthétiques comme la richesse et la diversité floristiques. On peut essayer de rapporter les distributions spatiales observées à des modèles théoriques et en déduire des propriétés de la forêt tropicale ; les concepts d'homogénéité et de gréganisme sont ainsi précisés.

La notion de structure s'étend aux groupements d'espèces. Bien que les sols exercent une influence décisive sur les compositions floristiques considérées sur de grandes surfaces, le concept d'association est beaucoup plus vague que dans les régions tempérées. Les études phytosociologiques sont encore embryonnaires.

Les applications des structures au sens large sont nombreuses. Les structures globales conduisent naturellement aux notions pratiques de surface terrière, de volumes sur pied et au concept de biomasse. Au niveau des espèces, la constatation de distributions spatiales particulières conduit à leur étude autécologique : phénologie, dissémination, germination, survie, avec toutes leurs conséquences en sylviculture et en aménagement. Ces notions se précisent avec des études complémentaires des architectures selon des méthodes géométriques et graphiques.

D'après Fraenzle (communication personnelle), des considérations d'ordre thermodynamique conduisent à supposer que les sols tropicaux humides climatiques, lessivés, caractérisés par une forte entropie, devraient porter des peuplements de faible entropie, c'est-à-dire d'une grande diversité, afin de conserver à l'ensemble du système une stabilité générale. Les sols assez riches ou très pauvres devraient porter des peuplements moins diversifiés. Une telle hypothèse serait en accord avec les observations faites au Sarawak, en Guyana et en Amazonie brésilienne, et avec le schéma d'Oldeman (1981, fig. 4)

qui représente une mosaïque de succession plus compliquée à mesure que l'environnement abiotique est plus hospitalier, l'hospitalité étant liée de près aux facteurs limitants.

Les structures des forêts denses humides sempervirentes de plaine sont relativement instables sur de petites surfaces et soumises à des modifications incessantes par suite de la chute et de la mort des arbres. Ce sont des micro-catastrophes naturelles. Mais quand on considère des surfaces de plus en plus grandes de forêt, ces perturbations locales ont une action modificatrice de plus en plus tamponnée et l'on peut définir des équilibres de structure (Rollet, 1969 ; Oldeman, 1982). Par contre, soumises à l'action destructrice de l'homme et en particulier à ses cultures itinérantes, les forêts denses sont fragiles en ce sens qu'elles sont remplacées brutalement par de nouveaux états qui ne reprennent leur architecture et leurs structures originelles que lentement. Quelquefois cette action destructrice semble irréversible. La résistance de ces forêts à l'action de l'homme varie selon les sols, la topographie et le climat. Les forêts tropicales semblent reculer de plus en plus vite devant la double progression des agricultures itinérante et permanente. Mais si les forêts tropicales sont facilement détruites, elles peuvent être aussi aménagées en vue d'une production.

Conclusion générale : les recherches nécessaires

Depuis cinquante ans la tendance s'affirme de passer d'une approche « naturaliste » peu quantifiée, dont on retrouve des traces chez Schnell (1950a, b) et Richards (1952), à des analyses quantitatives numériques et géométriques de ces forêts. Le grand développement des inventaires forestiers commerciaux et celui des techniques de télé-détection invitent à des approches numériques puisque des données aussi nombreuses ne peuvent être dépouillées qu'à l'aide d'un ordinateur. On peut ainsi caractériser des grandes surfaces forestières par des traits globaux souvent exprimés comme des moyennes ou des distributions statistiques. Les études écologiques explicatives s'appuient par contre sur le travail, en expansion remarquable, dans les Instituts de recherches forestières, les Universités, le Programme Biologique International, le Programme l'Homme et la Biosphère (Unesco, MAB) et chez certains chercheurs individuels. Ces recherches mènent vers la création d'une série de modèles encaissés, allant de plantes individuelles et de petites surfaces de forêt vers la forêt entière, selon des méthodes quantitatives non stochastiques, parfois simples comme les dessins à l'échelle, parfois plus compliquées comme les modèles éco-physiologiques.

L'approfondissement maintenant nécessaire ne peut être atteint qu'en s'appuyant sur un effort, sérieux et suivi, de synthèse entre ces méthodologies qui chacune mettent en lumière des aspects différents de la forêt comme système vivant. Une phase de réflexion et de conception est

actuellement indispensable afin de définir les principes de synthèse, des méthodologies intégrées et des essais expérimentaux pour les mettre à l'épreuve.

Le comportement des espèces tant végétales qu'animales à l'intérieur d'une unité de régénération forestière, les différents types de ces unités en forêt secondaire et primaire, leur cohésion au sein d'une mosaïque de phases de développement et leur fréquence devraient fournir une trame de niveaux d'abstraction croissante sur laquelle, à l'aide de « boîtes noires » informatiques, pourra être tissé l'explication des distributions spatiales globales, des groupements d'espèces et des modes de régénération représentatifs voire fréquents. Ces modèles forestiers devraient d'une part être incorporés dans des modèles plus grands comportant aussi le milieu abiotique (le site), et d'autre part améliorer les notions concernant l'évolution des espèces en fonction de l'évolution des niches. Ces catégories de connaissances sont nécessaires d'une part pour fournir une base plus solide aux classifications de l'utilisation potentielle des terres, d'autre part pour le développement de biotechniques visant la transformation génétique de plantes sauvages utiles en plantes utiles aptes à être cultivées, ce qui n'est pas le cas de la plupart des arbres utiles actuels (Oldeman, 1982).

La simplicité de toute catégorie de modèle devrait être garantie en y attachant le degré optimal d'abstraction, le détail étant englobé à l'intérieur d'une « boîte noire ». Ainsi, le nombre de données nécessaire au modèle peut être réduit : par exemple, au sein d'une région forestière la « forêt secondaire » est une boîte noire qui à l'intérieur comporte une explication inintéressante au niveau de la région elle-même, mais qui intéresse l'utilisateur de cette forêt secondaire, à une échelle moins globale. Il est nécessaire d'évaluer et de minimiser le coût des opérations de recherches : prise de données, perforation et programmation ou dessin à l'échelle comme alternatives, heures de machine ou heures de chercheur, interprétation ou calcul, publication, conservation des données. L'économie de la recherche dépend en grande mesure de la méthodologie choisie, d'un degré d'abstraction définissant très précisément les données indispensables et superflues pour le but recherché et dépendant de la disponibilité de modèles plus détaillés, et des possibilités d'application pratique et scientifique des résultats.

On se rend compte à tous les niveaux de l'importance de l'outil mathématique, géométrique ou numérique, et des possibilités de traduction de données d'un système à l'autre, donc de la coopération entre chercheurs de terrain, utilisateurs, statisticiens, informaticiens et éventuellement des mathématiciens purs. Ainsi, non seulement les recherches pourront devenir plus efficaces, mais aussi deviendrait-il possible d'extraire de nouvelles conclusions des inventaires forestiers classiques et d'utiliser les infrastructures de projets forestiers d'organismes techniques tels la FAO ou les instances de coopération bilatérale. Ces projets durant souvent plusieurs années, on pourrait trouver des formules de « recherche accompagnante » plus ou moins étroitement liée, d'exploitation commune des données et de publication conjointe.

Il faut concevoir ces recherches, inventaires comme modèles explicatifs, comme la première étape de la planification de la conservation et de l'utilisation prudente et de l'aménagement des forêts naturelles, pour utiliser les termes de deux réunions d'experts FAO/UNEP/Unesco en 1980 et 1982, au sujet des forêts tropicales. L'architecture, la dynamique et le fonctionnement des écosystèmes forestiers tropicaux avec leurs espèces végétales et animales détermineront les aires nécessaires pour conserver intacts suffisamment de blocs forestiers représentatifs qui, seuls, peuvent garantir la survie de cette trésorerie inépuisable de ressources potentielles (voir Oldeman, 1982). Les inventaires statistiques de l'importance relative des espèces en nombre de tiges de diverses dimensions, leur répartition sur le terrain, l'interprétation convenable des inventaires de petites tiges (dits inventaires de régénération, qui prennent leur importance en combinaison avec des modèles concernant leur survie), les conclusions sur les rapports entre le tempérament des diverses essences, l'évolution des trouées et autres unités de régénération, l'accroissement naturel et stimulé, la mortalité et la fréquence et biologie d'autres éléments de la forêt comme les lianes et épiphytes, contribuent à la prise de décision pour la mise en valeur de certaines parties non conservées des forêts naturelles, sélectionnées dans ce but. La connaissance de l'architecture et des structures est donc indispensable à l'aménagement et la conservation de la forêt. Les lacunes qui existent sur le plan de l'information et sur celui de la cohésion des modèles dictent, avec les considérations d'optimisation de l'économie de la recherche, les études à entreprendre.

Celles-ci doivent être conduites selon les principes exposés, en vue de parvenir à la conservation et l'utilisation prudente et durable de ces écosystèmes forestiers tropicaux, buts qui apparaissent comme de la priorité la plus haute.

Recherches nécessaires ⁽¹⁾

Description

* Conception de règles pour les levés de profil, permettant une comparaison entre auteurs sans bloquer le développement ultérieur de la méthodologie ; ces règles devraient concerner les niveaux d'abstraction avec les données propres à chacun (mosaïque successional, unité de régénération, arbre, modèle de croissance...), et le protocole de mesures de base (largeur des profils, longueur, hauteurs minimales ; encaissement de volumes pour les arbres, le sous-bois, les herbes et semis comme subdivision du profil entier). Recherche d'un accord international.

Multiplication des monographies soignées de forêts (cf. Torquebiau, 1981) liées à des inventaires de grandes surfaces, pour des régions et sites différents, aujourd'hui en particulier pour les forêts trop peu connues d'altitude, marécageuses ou en zone de mangrove.

Architecture

* Architecture des unités de régénération, y compris analyse de leur dynamique de croissance expliquée par l'architecture de leurs composantes végétales et animales.

Architecture de la mosaïque de succession lue sur photos aériennes, expliquée par les modèles des unités de régénération, et visant l'automatisation du dépouillement de données et de la cartographie.

Architecture des arbres, des lianes, des épiphytes et des herbres en termes de la différenciation des axes, de patrons de ramification et de réitération ; physiologie des houppiers vue d'en bas et sur images de télédétection en termes de leur architecture.

Architecture et fonctionnement des feuilles en termes de morphologie, dimensions, surfaces, densités, consistance, biomasse, fonctionnement photosynthétique.

* Architecture souterraine, y compris les contreforts et racines-échasses ; systèmes racinaires et leur différenciation et réitération (Kahn, 1977, 1978) ; volumes occupés, biomasse, stratégies racinaires ; fonctionnement et anatomie de racines éphémères.

Structures

Structure de diamètres liée aux facteurs écologiques du site (climat, toposéquences — voir Beaudou *et al.*, 1978). Variabilité, anomalies (accumulation de gros diamètres). Types de structure par espèce. Structures moyennes équilibrées par type forestier, mondiales.

* Biomasse : recherche de paramètres facilement mesurables dans l'architecture des arbres, multiplication d'observations, techniques d'échantillonnage direct, variabilité et erreurs. Méthodes souterraines.

* Distributions spatiales (globale et par espèce), connexion avec les architectures pour rechercher les causes ; méthodes numériques (*runs*, loi de Poisson et distributions contagieuses, théorie de variables régionalisées), pour caractériser des régions.

* Modèles dynamiques en connexion avec les recherches sur l'architecture afin d'établir des paramètres (diamètre, hauteur, hauteur du tronc libre, diamètre couronne) pour déterminer les processus de concurrence, de croissance, de mortalité, de régénération, sur unités de régénération vastes (p. ex. après brûlis) et modestes (p. ex. trouées, chablis, volis).

* Richesse et diversité floristiques et faunistiques, à l'aide de courbes aire/espèce (flore) liées à l'architecture de la mosaïque ; détermination de la taille de l'échantillon pour prévoir la richesse totale (aire structurelle minimale) ; groupements d'espèces.

Méthodologie

Il serait souhaitable d'arriver à un accord international qui garantit la possibilité de comparaison entre divers résultats d'auteurs différents. Le système métrique étant à peu près universellement admis, on devrait s'entendre pour l'adoption de règles simples en vue de mesurer les

¹⁾ Les thèmes prioritaires sont marqués d'un astérisque.

dimensions des organismes et des parcelles et assez souples pour permettre tous les regroupements en classes souhaitables. Par exemple, 43 cm de diamètre signifierait un diamètre compris entre 43,0 et 43,9 cm ; de même, une hauteur de 16 m signifierait une hauteur d'entre 16,0 et 16,9 m.

Pour les bandes de profils, on pourrait prendre des largeurs multiples ou sous-multiples de 5 m, ce qui est suffisamment précis pour accommoder des systèmes glissants comme celui d'Oldeman (1972a) qui préconise une largeur comprise entre un et deux tiers de la hauteur totale de la forêt, ou de la partie de forêt (sous-bois, herbes) considérée, en vue d'inclure des populations en nombre comparable. Pour des besoins de comparaison, tout système devrait permettre la superposition exacte d'une grille de parcelles égales, petites, carrées ou rectangulaires, avec sous-échantillonnage éventuel.

Il est utile de définir de tels règles de base, mais inutile de détailler les traitements à faire, à cause de l'apparition régulière de nouvelles méthodes de traitement et de la prise de données nouvelles jusqu'alors non prises en considération. Les données des inventaires forestiers commerciaux peuvent très souvent être réétudiées à des fins scientifiques, comme mentionné ci-dessus.

Pour ces traitements, des méthodes simples comme le dessin à l'échelle seraient à développer davantage pour des travaux de reconnaissance ou pour l'interprétation sur place dans des endroits isolés, ou encore pour des recherches à faible budget. Leur traduction en termes numériques

serait à mettre au point. L'accès à un centre de calcul international ajoute beaucoup de possibilités, et ceci même si l'on se limite à un traitement numérique minimal : distribution des diamètres à une hauteur de 1,30 m par classes (toutes espèces et par espèce) ; étude des distributions spatiales ; établissement de tableaux floristiques et recherche de groupements d'espèces.

Il est peu probable qu'on consacre beaucoup d'argent à sauver des archives anciennes de valeur très inégale ; certaines données de qualité mériteraient cependant d'être recueillies. Il est rare qu'on imprime les données originales d'inventaires, les formulaires ou carrés de terrain. Pour les meilleures d'entre elles, on devrait envisager certaines mesures conservatoires par microfilm. Le meilleur moyen de consigner les données numériques est la bande magnétique, en cas de données dessinées la bande vidéo ; toute bande devrait être accompagnée d'une notice explicative. On pourrait envisager la centralisation dans une banque de données près d'un centre de traitement ou, plus simplement, la libéralisation des échanges de données et de programmes non publiés entre spécialistes.

Enfin, un grand effort serait nécessaire pour créer des instruments de traduction et de comparaison de données d'un caractère différent, afin de pouvoir travailler dans le sens d'une image totale de la forêt tropicale basée sur des éléments en apparence hétérogènes comme les comptages, les mesures, les dessins, les photographies et les données de télédétection obtenues par réflexion radar ou autres intermédiaires non lumineux, à toutes les échelles.

Bibliographie

- ADDOR, E. E.; RUSHING, W. N.; GRABAU, W. E. A procedure for describing the geometry of plant assemblage. In: Odum, H. T.; Pigeon, R. F. (eds.). *A tropical rain forest. A study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico*, p. B 151-B 167. Division of Technical Information, U.S. Atomic Energy Commission (USAEC, Oakridge, Tenn.), 1970, 1 678 p.
- ANDERSON, J. A. R. *The ecology and forest types of the peat swamp forests of Sarawak and Brunel in relation to their silviculture*. Edinburgh, unpublished Univ. thesis, 1961, 191 p., annexes, 53 fig., 50 plates, 85 ref.
- ANDERSON, M. C. Studies of the woodland light climate. 1. The photographic computation of light conditions. *J. Ecology*, 52, 1964, p. 27-41.
- ANON. *Inventaires forestiers du bassin de la M'Baere et en Haute Sangha. République Centrafricaine*. Nogent-sur-Marne (France), Archives du Centre technique forestier tropical (CTFT), 1963 (M'Baere), 4 fasc., 14, 14, 15, 79 p. multigr.; 1964 (Haute Sangha), 8 fasc., 15, 29, 16, 15, 16, 16, 16, 87 p. multigr.
- . *Inventaire forestier dans le Lom et Kadei, Cameroun*. Nogent-sur-Marne, Archives CTFT, 1966, 6 fasc., 28, 55, 55, 52, 54, 101 p. multigr.
- *ASHTON, P. S. *Ecological studies in the mixed dipterocarp forests of Brunei State*. Oxford Forestry Memoirs, 25, 1964, 110 p.
- ASPREY, G. F.; ROBBINS, R. G. The vegetation of Jamaica. *Ecological Monographs*, vol. 23, no. 4, 1953, p. 359-412.
- *AUBREVILLE, A. La forêt de la Côte d'Ivoire. Essai de géobotanique forestière. *Bull. Comité d'études historiques scientifiques de l'AOF*, vol. 15, n° 2-3, 1932, p. 205-249.
- *—. Les brousses secondaires en Afrique équatoriale. Côte d'Ivoire, Cameroun, AEF. *Bois et Forêts des Tropiques* (Nogent-sur-Marne), 2, 1947, p. 24-52.
- *—. *Climats, forêts et désertification de l'Afrique tropicale*. Paris, Soc. Éd. géographiques, maritimes et coloniales, 1949, 351 p.
- *—. *Étude écologique des principales formations végétales du Brésil et contribution à la connaissance des forêts de l'Amazonie brésilienne*. Nogent-sur-Marne, CTFT, 1961, 268 p.
- *—. Classification des formes biologiques des plantes vasculaires en milieu tropical. *Adansonia*, vol. 3, n° 2, 1963, p. 226-231.
- *—. Principes d'une systématique des formations végétales tropicales. *Adansonia*, vol. 5, n° 2, 1965, p. 153-196.
- . La forêt primaire des montagnes de Bélinga. *Biologica Gabonica*, fasc. 2, 1967, p. 95-112.
- BARNARD, R. C. A manual of Malayan silviculture for inland lowland forest. *Res. Pamph. For. Res. Inst. (Kepong)*, 14, 1954, 199 p.

* Référence importante.

- *BEARD, J. S. Montane vegetation in the Antilles. *Caribbean Forester*, vol. 3, no. 2, 1942a, p. 61-74.
- *—. The use of the term deciduous as applied to forest types in Trinidad (British West Indies). *Empire For. J.*, 21, 1942b, p. 12-17.
- . Los climax de vegetación en la América tropical. *Revista Fac. Nac. de Agronomía de Medellín* (Colombia), vol. 6, n° 23, 1946a, p. 225-293.
- . The Mora forest of Trinidad (British West Indies). *J. Ecology*, vol. 33, no. 1, 1946b, p. 173-192.
- *—. *The natural vegetation of Trinidad*. Oxford Forestry Memoirs, 20, 1946c, 152 p.
- *—. *The natural vegetation of the Windward and Leeward Islands*. Oxford Forestry Memoirs, 21, 1949, 192 p.
- BERGEROO-CAMPAGNE, B. Évolution des méthodes d'enrichissement de la forêt dense de la Côte d'Ivoire. *Bois et Forêts des Tropiques* (Nogent-sur-Marne), 1958, 58, p. 17-32; 59, p. 19-35.
- BERNHARD-REVERSAT, F.; HUTTEL, C.; LEMÉE, G. Recherches sur l'écosystème de la forêt subéquatoriale de Basse Côte d'Ivoire. *La Terre et la Vie* (Paris), vol. 29, n° 2, 1975, p. 169-264.
- BLASCO, F. *Montagnes du sud de l'Inde, forêts, savanes, écologie*. Trav. section scientifique et technique (Institut français de Pondichéry), vol. 10, n° 1, 1971, 436 p., 1 carte, 19 fig., 43 phot. Thèse Université de Toulouse.
- BRILLOUIN, L. *La science et la théorie de l'information*. Paris, Masson, 1959, 302 p.
- BROOKS, R. L. The regeneration of mixed rain forest in Trinidad. *Caribbean Forester*, vol. 2, no. 4, 1941, p. 164-173.
- *BRÜNING, E. F. Der Heidewald von Sarawak und Brunei. *Mitteilungen Bundesf. für Forst- u. Holzwirtschaft* (Reinbek), no. 68, 2 vol., 1968a, 431 p., 14 fig., 16 tab., 28 phot.
- . Some observations on the status of heath forests in Sarawak and Brunei. In: Misra, R.; Gopal, B. (eds.). *Proc. Symp. Recent Adv. Trop. Ecol.*, 1968b, p. 451-457.
- *—. Stand structure physiognomy and environmental factors in some lowland forests in Sarawak. *Tropical Ecology*, vol. 2, no. 1, 1970, p. 26-43.
- *BURGESS, P. F. The structure and composition of lowland tropical rain forest in North Borneo. *Malayan Forester*, vol. 24, no. 1, 1961, p. 66-80.
- . Studies on the regeneration of the hill forests of the Malay Peninsula: the phenology of dipterocarps. *Malayan Forester*, vol. 35, no. 2, 1972, p. 103-123.
- BURTT DAVY, J. *The classification of tropical woody vegetation types*. Imp. For. Inst. Paper no. 13, 1938, 85 p.
- CABALLÉ, M. Caractéristiques de croissance et de multiplication végétative en forêt dense du Gabon de *Liana tetra-cera alnifoliawild*, *Dilleniaceae*. In: *Adansonia*, 2, 19 (4), 1980, p. 467-475.
- *CAUSSINUS, H.; LAMBERT, E.; ROLLET, B. Sur l'utilisation d'un nouveau modèle mathématique pour l'étude des structures des forêts denses humides sempervirentes de plaine. *C.R. Acad. Sci. Paris*, vol. 269, 1969, p. 2547-2549.
- *—; ROLLET, B. Sur l'analyse, au moyen d'un modèle mathématique, des structures par espèces des forêts denses humides sempervirentes de plaine. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 270, 1970, p. 1341-1344.
- CHALK, L.; AKPALU, J. P. Possible relation between the anatomy of the wood and buttressing. *Commonwealth Forestry Review*, vol. 42, no. 1, 1963, p. 53-68.
- CHARTIER, P.; BECKER, M.; BONHOMME, R.; BONY, J. P. Effets physiologiques et caractérisation du rayonnement solaire dans le cadre d'une méthode d'aménagement sylvicole en forêt dense africaine. *Bois et Forêts des Tropiques* (Nogent-sur-Marne), n° 152, 1973, p. 19-35.
- CHIPP, T. F. Buttresses as an assistance to identification. *Kew Bull.*, 1922, p. 265-268.
- *CORNER, E. H. J. *Wayside trees of Malaya*. 2nd edition. Singapore, vol. 1, 1952, 772 p.; vol. 2, 228 pl.+5 p., 359 fig.
- COSTER, C. Wortelstudien in de Tropen. *Tectona*, vol. 25, 1932, p. 828-872; vol. 28, 1935, p. 861-878. Réédition en 1957.
- *COUSENS, J. E. Some notes on the composition of lowland tropical rain forest in Rengam Forest Reserve, Johore. *Malayan Forester*, vol. 14, no. 3, 1951, p. 131-139.
- CREMERS, G. Architecture de quelques lianes d'Afrique tropicales. In: *Candollea*, 28, 1973, p. 249-280 et 29, 1974, p. 57-110.
- DAIGNELLE, P. Quelques méthodes statistiques d'étude de l'homogénéité et de caractérisation de la végétation. In: *Fonctionnement des écosystèmes terrestres au niveau de la production primaire* (Actes du Colloque de Copenhague, 1965), p. 481-486. Paris, Unesco, 1968, 516 p.
- *DANSEREAU, P. Description and recording of vegetation upon a structural basis. *Ecology*, 32, 1951, p. 172-229.
- *DAVIS, T. A. W.; RICHARDS, P. W. The vegetation of Moraballi Creek, British Guiana. An ecological study of a limited area of tropical rain forest. *J. Ecology*, vol. 21, 1933, p. 350-384; vol. 22, 1934, p. 106-155.
- *DAWKINS, H. C. *The management of natural tropical high forest with special reference to Uganda*. Imperial Forestry Institute (Oxford), Institute Paper no. 34, 1958, 155 p.
- . The volume increment of natural tropical high forest and limitations on its improvement. *Empire For. Rev.*, 38, 1959, p. 175-180.
- . Estimating total volume of some Caribbean trees. *Caribbean Forester*, vol. 22, no. 3-4, 1961, p. 62-63.
- *—. Crown diameters: their relation to bole diameters in tropical forest trees. *Commonwealth Forestry Review*, vol. 42, no. 114, 1963, p. 318-333.
- DESMARIS, A. P.; VAZQUEZ, A. Upper canopy crown closure at El Verde. In: Odum, H. T.; Pigeon, R. F. (eds.). *A tropical rain forest. A study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico*. Division of Technical Information, U.S. Atomic Energy Commission (USAEC, Oakridge, Tenn.), 1970, 1 678 p.
- DICKMAN, M. Some indices of diversity. *Ecology*, vol. 49, no. 6, 1968, p. 1191-1193.
- *DILLEWUN, F. J. van. *Sleutel voor de interpretatie van begroeiingsvormen uit luchtfoto's 1/40 000 van het Noordelijk deel van Suriname*. Paramaribo, 1957, 45 p.
- DONIS, C. *Essai d'économie forestière au Mayumbe*. Publ. INEAC (Bruxelles), Sér. sci., n° 37, 1948, 92 p.
- *DUVIGNEAUD, P. (éd.). *Productivité des écosystèmes forestiers* (Actes du Colloque de Bruxelles, 1969). Paris, Unesco, 1971, 707 p.
- ; SMET, S.; KIWAK, A.; MESOTTEN, G. Écomorphologie de la feuille chez quelques espèces de la 'laurisilve' du Congo méridional. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique*, 84, 1951, p. 91-95.
- EGGELING, W. J. Observations on the ecology of the Budongo rain forest, Uganda. *J. Ecology*, 34, 1947, p. 20-87.
- EMBERGER, L. Observations phytosociologiques de la forêt dense équatoriale. *Arch. Inst. Grand-ducal Luxemb.*, 19, 1950, p. 119-123.
- *—; MANGENOT, G.; MIÈGE, J. Existence d'associations végétales typiques dans la forêt dense équatoriale. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 231, 1950a, p. 640-642.

- *—; —; —. Caractères analytiques et synthétiques des associations de la forêt équatoriale de Côte d'Ivoire. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 231, 1950b, p. 812-814.
- EMLÉN, J. T. A rapid method for measuring arboreal canopy cover. *Ecology*, vol. 48, no. 1, 1967, p. 158-160.
- ÉVRARD, C. *Recherches écologiques sur le peuplement forestier des sols hydromorphes de la cuvette centrale congolaise*. Publ. INEAC (Bruxelles), Sér. sci., n° 110, 1968, 295 p., 33 phot.
- *FANSHAW, D. B. *The vegetation of British Guiana, a preliminary review*. Imp. For. Inst. (Oxford), Inst. Paper no. 29, 1952, 96 p.
- FINOL, H. Berücksichtigung neuer Parameter in der Struktur-analyse von tropischen Urwäldern. *Mededelingen Fakulteit Landbouw-Wetenschappen* (Gent), vol. 36, n° 2, 1971, p. 701-709.
- , *Estudio fitosociológico de las unidades II y III de la reserva forestal de Caparo, estado Barinas, Venezuela*. Univ. de los Andes, Fac. de Ciencias Forestales, 1972, 81 p.
- *FISHER, R. A.; CORBET, A. S.; WILLIAMS, C. B. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *J. Animal Ecology*, 12, 1943, p. 42-58.
- *FITTKAU, E. J.; KLINGE, H. On biomass and trophic structure of the Central Amazonian rain forest ecosystem. *Biotropica*, vol. 5, no. 1, 1973, p. 2-14.
- FLORENCE, J. *Chablis et sylvigénèse dans une forêt dense humide sempervirente du Gabon*. Thèse de spécialisation, Strasbourg, Université Louis Pasteur, 1981, 261 p. (publié en 1982).
- FOGGIE, A. Some ecological observations on a tropical forest type in the Gold Coast. *J. Ecology*, 34, 1947, p. 88-106.
- FOX, J. E. D. Ultra basic forest North East of Ranau. *Archives Forest Service Sandakan*, 1970, 29 p. multigr.
- *FRANCIS, E. C. Crowns, boles and timber volumes from aerial photographs and field surveys. *Commonwealth Forestry Review*, 45, 1966, p. 32-66.
- *FRANCKE, A. Zur Gliederung der forstlich wichtigeren Vegetationsformationen des tropischen Afrikas. *Kolonialforstl. Mitteilungen*, 1, 1942, 44 p.
- FRANÇOIS, T. La composition théorique normale des futaies jardinées de Savoie. *Rev. Eaux et Forêts*, vol. 76, n° 1-18, 1938, p. 101-115.
- GÉRARD, P. *Étude écologique de la forêt de Gilbertiodendron dans l'Uele*. Gembloux, Inst. Agron., thèse de doctorat, 1959, non publié.
- *—, *Étude écologique de la forêt dense à Gilbertiodendron dewevrei dans la région de l'Uele*. Publ. INEAC (Bruxelles), Sér. sci., n° 87, 1960, 159 p.
- GERMAIN, R.; ÉVRARD, C. Caractères structurels du groupement à *Brachystegia laurentii* (D. Wild) Louis ex Hoyle dans la région de Yangambi (Congo belge). In: *Proc. 8th Int. Bot. Congress*, Sect. 7-8, 1954, p. 148-151.
- *—; —, *Étude écologique et phytosociologique de la forêt à Brachystegia laurentii*. Publ. INEAC (Bruxelles), Sér. sci., n° 67, 1956, 105 p.
- *GLORIOD, G.; LANLY, J. P. *Inventaire de 100 000 hectares de forêt dense dans la région de Kango (République gabonaise)*. Nogent-sur-Marne, CFTF, 1964, 189 p.
- *GODRON, M. Un modèle pour la courbe aire-espèces. *Le naturaliste canadien*, 97, 1970, p. 491-492.
- *—, Comparaison d'une courbe aire-espèces et de son modèle. *Oecologia Plantarum*, vol. 6, n° 2, 1971, p. 189-195.
- , Trois problèmes posés par l'extension des observations relatives à la production d'un écosystème forestier. In: *Productivité des écosystèmes forestiers* (Actes du Colloque de Bruxelles, 1969), p. 579-581. Paris, Unesco, 1971, 707 p.
- GOLDSTEIN, R. A.; GRIGAL, D. F. Definition of vegetation structure by canonical analysis. *J. Ecology*, vol. 62, no. 2, 1972, p. 277-284.
- *GOLLEY, F. B.; MCGINNIS, J. T.; CLEMENTS, J. R. G.; CHILD, G. Y.; DUEVER, M. J. The structure of tropical forests in Panama and Colombia. *Bio-Science*, vol. 19, no. 8, 1969, p. 693-696.
- *GOODALL, D. W. Quantitative aspects of plant distribution. *Biol. Rev.*, 27, 1952, p. 194-245.
- *GOUNOT, M. Les méthodes d'inventaire de la végétation. *Bull. Serv. carte phytogéogr.*, Sér. B, vol. 6, n° 1, 1961, p. 7-73.
- *GRUBB, P. J.; LLOYD, J. R.; PENNINGTON, T. D.; WHITMORE, T. C. A comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador. I. The forest structure physiognomy and floristics. *J. Ecology*, vol. 51, no. 3, 1963, p. 567-599.
- GUÉNEAU, P. Contraintes de croissance. *Cahiers scientifiques n° 3, Bois et Forêts des Tropiques* (Nogent-sur-Marne), 1973, 52 p.
- *GUILLAUMET, J. L. *Recherches sur la végétation et la flore de la région du Bas Cavally (Côte d'Ivoire)*. Mém. Office de la recherche scientifique et technique outre-mer (ORSTOM), n° 20, 1967, 247 p., 30 phot.
- *HALLÉ, N., LE THOMAS, A., GAZEL, M. Trois relevés botaniques dans les forêts de Bélinga. Nord-Est du Gabon. *Biologica Gabonica*, vol. 3, n° 3, 1967, p. 3-16.
- *HALLÉ, F., OLDEMAN, R. A. A. *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. Paris, Masson, 1970, 178 p.
- *—; OLDEMAN, R. A. A.; TOMLINSON, P. B. *Tropical trees and forests. An architectural analysis*. Berlin, New York, Springer Verlag, 1978, 450 p.
- HAVEL, J. J. New Guinea forests. Structure, composition and management. *Australian Forestry*, vol. 36, no. 1, 1972, p. 24-37.
- *HEALD, E. J. *The production of organic detritus in a south Florida estuary*. Univ. of Miami, Coral Gables, Fla., Ph. D. thesis, 1969, VIII+110 p.
- HEGYI, F. *Forest valuation survey on the right bank Takutu River, left bank Mazaruni River*. Arch. Forestry Dpt. Guiana (Georgetown), 1962, 13 p.
- , *Forest valuation survey of the Amakura-Koriabo watershed, south of Wauna Creek, N.W. District*. Forestry Dpt. (Georgetown), 1963a, no. 38-63.
- , *Forest valuation survey of the Waini-Manawarin watershed, N.W. District, Kwabanna Survey Area*. Forestry Dpt. (Georgetown), 1963b, no. 39-63.
- HEINSDIJK, D. *Begroeiing en luchtfotografie in Surinam*. Centr. Bur. Luchtkaat. Paramaribo, Publ. 13, 1953.
- *—, *Forest inventory in the Amazon Valley*. FAO report no. 601, part 1, Region between Rio Tapajós and Rio Xingú, 1957, 135 p.
- *—, The upper story of tropical forests. *Tropical Woods*, no. 107, 1957, p. 66-84; no. 108, 1958, p. 31-45.
- *—, *Region between Rio Xingú and Rio Tocantins*. FAO report no. 949, part 2, 1958a, 94 p.
- *—, *Region between Rio Tapajós and Rio Madeira*. FAO report no. 969, part 3, 1958b, 83+17 p.
- *—, *Region between Rio Tocantins and Rios Guamá and Capim*. FAO report no. 992, part 4, 1958c, 72+17 p.
- *—, *Region between Rio Caete and Rio Maracassume*. FAO report no. 1250, part 5, 1960a, 677 p.
- HEINSDIJK, D. *Dryland forest on the Tertiary and Quaternary south of the Amazon River*. FAO report no. 1284, 6 parts, 1960b, 2+28+15+16+24+25 p.

- *—; MIRANDA BASTOS, A. de. *Forest inventories in the Amazon*. FAO report no. 2080, 1965, 78 p.
- *HLADIK, A. Importance des lianes dans la production foliaire de la forêt équatoriale du Nord-Est du Gabon. *C. R. Acad. Sci. Paris, Série D*, 8 avril 1974, p. 1-4.
- *HOLMES, C. H. The broad pattern of climate and vegetational distribution in Ceylon. In: *Proc. Kandy Symposium*, p. 99-114. Paris, Unesco, 1958, 226 p.
- HOLDRIDGE, L. R., GRENKE, W. C., HATHEWAY, W. H. et al. Forest environments in tropical life zones. In: *Pergamon Press*, Oxford (G. B.), 1971, 747 p.
- *HOZUMI, K.; YODA, K.; KOKAWA, S.; KIRA, T. Production ecology of tropical rain forest in Southwestern Cambodia. 1. Plant biomass. *Nature and Life in South-East Asia*, 6, 1969, p. 1-51.
- HUFFEL, G. *Économie forestière*. Paris, 1919-1926, 3 vol.
- HUTTEL, C. *Écologie forestière en Basse Côte d'Ivoire*. ORSTOM, Centre d'Adiopodoumé, 1967, 33 p. multigr., 2 profils, 8 graph.
- . *Rapport d'activité pour l'année 1961*. ORSTOM, Côte d'Ivoire, Centre d'Adiopodoumé, 1969, 37 p. multigr.
- *JACK, W. H. The spatial distribution of tree stems in a tropical high forest. *Empire For. Rev.*, 40, 1961, p. 234-241.
- *JENÍK, J. Root structure and underground biomass in equatorial forests. In: *Productivity of forest ecosystems* (Proc. Brussels Symposium, 1969), p. 323-331. Paris, Unesco, 1971, 707 p.
- *—; MENSAH, K.O.A. Root systems of tropical trees. *Preslia*, 39, 1967, p. 59-65.
- JOHNSON, P. L. Hemispherical photographs at El Verde. In: Odum, H. T.; Pigeon, R. F. (eds.). *A tropical rain forest. A study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico*, p. 309-311. Division of Technical Information, U.S. Atomic Energy Commission (USAEC, Oakridge, Tenn.), 1970, 1 678 p.
- ; VOGEL, T. C. *Evaluating forest canopies by a photographic method*. US Army Cold Regions Research and Engineering Laboratory, Research Report 253, 1967.
- JONES, E. W. The structure and reproduction of the virgin forest of the north temperate zone. *New Phytol.*, 44, 1945, p. 130-148.
- *— . Ecological studies in the rain forest of Southern Nigeria. IV. The plateau forest of the Okomu forest Reserve. Part 1. The environment, the vegetation types of the forest and the horizontal distribution of species. *J. Ecology*, 43, 1955, p. 564-594; Part 2. The reproduction and history of the forest. *J. Ecology*, 44, 1956, p. 83-117.
- KAHN, F. *La reconstitution de la forêt tropicale après culture traditionnelle (sud-ouest de la Côte-d'Ivoire)*. Thèse de spécialisation, Université de Paris-Sud (Orsay), 1981, 176 p. (sous presse à l'ORSTOM), 24, rue Bayard, 75008. Paris).
- KEAY, R. W. J. *An outline of Nigerian vegetation*, 3rd ed. 1959, 46 p.
- . Increment in the Okomu Forest Reserve, Benin. *Nigerian Forestry Information Bulletin (new series)* no. 11, 1961, 33 p.
- *KERFOOT, C. The root systems of tropical forest trees. *Commonwealth Forestry Review*, 42, 1963, p. 19-26.
- *KIRA, T.; OGAWA, H. Assessment of primary production in tropical and equatorial forests. In: *Productivity of forest ecosystems* (Proc. Brussels Symposium, 1969), p. 309-321. Paris, Unesco, 1971, 707 p.
- *KLINGE, H. Struktur und Artenreichtum des zentralamazonischen Regenwaldes. *Amazoniana*, vol. 4, no. 3, 1973a, p. 283-292.
- *KLINGE, H.; RODRIGUES, W. A. *Phytomass estimation in a Central Amazonian rain forest*. In: Young, H. E. (ed.), *IUFRO biomass studies*, p. 339-350. Orono, Univ. of Maine, 1974.
- KOOP, H. *Vegetatiestructuur en dynamiek van twee natuurlijke bossen : het Neuenburger en Hasbrucher Urwald*. (en néerlandais, résumé anglais), Wageningen, PUODC, 1981, 112 p.
- *KORIBA, K. On the periodicity of tree growth in the tropics, with reference to the mode of branching, the leaf-fall and the formation of the resting bud. *Gardens Bull. Sing.*, vol. 17, no. 1, 1958, p. 11-81.
- *KRAJICEK, J. E.; BRINKMAN, K. E.; GINGRICH, S. F. Crown competition. A measure of density. *Forest Science*, vol. 7, no. 1, 1961, p. 35-42.
- *LAMPRECHT, H. Über Strukturuntersuchungen im Tropenwald. *Zeitschr. für Weltforstw.*, vol. 17, n° 5, 1954, p. 162-168.
- . Über Profilaufnahmen im Tropenwald. In: *12th Congr. IUFRO* (Oxford), Sect. 23/5, 1956, p. 35-43.
- *— . Der Gebirgs-Nebelwald des venezolanischen Anden. *Schweiz. Zeitschr. f. Forstw.*, 2, 1958, p. 1-27.
- . Tropenwälder und tropische Waldwirtschaft. *Soc. For. Suiss.*, Suppl. n° 32, 1961, 110 p.
- . Ensayo sobre unos métodos para el analisis estructural de los bosques tropicales. *Acta Científica Venezolana*, vol. 13, n° 1, 1962, p. 57-65.
- *— . Ensayo sobre la estructura florística de la parte sur-oriental del bosque universitario 'El Caimital'. Estado Barinas. *Revista For. Venezolana*, vol. 6, n° 11-12, 1964, p. 77-119.
- . Einige Strukturmerkmale natürlicher Tropenwaldtypen und ihre waldbauliche Bedeutung. *Forstwissenschaftliches Zentralblatt*, vol. 91, no. 4, 1972, p. 270-277.
- ; VEILLON, J. P. La Carbonera. *El Farol*, 168, 1957, p. 17-24.
- LEBRUN, J. Observations sur la morphologie et l'écologie des contreforts du *Cynometra alexandri* au Congo belge. *Bull. Inst. Roy. Col. belge*. vol. 7, n° 3, 1936, p. 573-584, 1 pl., 1 phot.
- . *La végétation de la plaine alluviale au sud du lac Édouard*. Inst. Parcs Nat. Congo belge, 2 vol., 1947, 800 p., 104 phot., 2 cartes.
- *— . A propos des formes biologiques des végétaux en régions tropicales. *Bull. Acad. Roy. Sc. Outre-Mer, Belgique*, 1964, p. 926-937.
- *—; GILBERT, G. *Une classification écologique des forêts du Congo*. Publ. INEAC (Bruxelles), Sér. sci., n° 63, 1954, 89 p.
- *LE CACHEUX, P. Applications des méthodes statistiques à l'étude des forêts équatoriales. In: *Proc. 4th World For. Congress*, vol. 3, 1954, p. 698-709.
- . Analyse statistique de la forêt tropicale en vue de son utilisation pour la production de la cellulose. *J. Agric. Trop. Bot. Appl.* (Paris), vol. 2, n° 1-2, 1955, p. 1-17.
- LEIBUNDGUT, H. Beispiel einer Bestandesanalyse nach neuer Baumklassen. (Empfehlungen für die Baumklassenbildung und Methodik bei Versuchen über die Wirkung von Waldpflegemassnahmen. In: *12th Congr. IUFRO* (Oxford), vol. 2, Sect. 23, 1956, p. 92-103.
- LEIBUNDGUT, H. Über Zweck und Methodik der Struktur und Zuwachsanalyse von Urwäldern. *Schweiz. Zeitschr. f. Forstwesen*, vol. 110, n° 3, 1959, p. 111-124.
- LÉONARD, J. Les divers types de forêts du Congo belge. In: *Symposium Bruxelles* (Association pour l'étude taxonomique de la flore de l'Afrique tropicale, AETFAT), 1950, p. 81-93.
- LEROY-DEVAL, J. Les liaisons et anastomoses racinaires. *Bois et Forêts des Tropiques* (Nogent-sur-Marne), n° 152, 1973, p. 37-49, 5 fig., 7 phot.
- . *Structure dynamique de la rhizosphère de l'okoumé dans ses rapports avec la sylviculture*. Nogent-sur-Marne, CTFT, thèse Ingénieur Docteur, 1974, 113 p.

- *LETOUZEY, R. *Étude phytogéographique du Cameroun*. Paris, Lechevalier, 1968, 508 p.
- *—, *Manuel de botanique forestière*. Nogent-sur-Marne, CTFT, 2 vol. en 3 fasc., 1969, 1970, 1972, 189+461 p.
- *LINDEMAN, J. C.; MOOLENAAR, S. P. *Preliminary survey of the vegetation types of northern Surinam*. The vegetation of Surinam, 2. Utrecht, 1959, 45 p.
- LIOCOURT, F. de. De l'aménagement des sapinières. *Bull. Soc. For. de Franche-Comté et Belfort* (Besançon), vol. 4, n° 6, 1898, p. 396-409.
- *LOETSCH, F.; HALLER, E.; HENNING, N. Beitrag zur mathematischen Formulierung abnehmender Stammzahlverteilung. In: *14th Congr. IUFRO* (Munich), Sect. 25, 1967, p. 168-181.
- LOUIS, J. Contribution à l'étude des forêts équatoriales congolaises. In: *C.R. Semaine agr. Yangambi*, Publ. INEAC (Bruxelles), hors série, 2, 1947, p. 902-923.
- *MACABEO, M. E. Correlation of crown diameter with stump diameter, merchantable length and volume of white Lauan, *Pentacme contorta* (Vid.) Merr et Rolfe in Tagkawayan forests, Quezon Province. *Philip. J. For.*, vol. 13, no. 1-2, 1957, p. 99-117.
- *MANGENOT, G. Étude sur les forêts des plaines et plateaux de la Côte d'Ivoire. *Études éburnéennes*, 4, 1955, p. 5-81.
- *—, Réflexions sur les types biologiques des plantes vasculaires. *Candollea*, vol. 24, n° 2, 1969, p. 279-294.
- *MARSHALL, R. C. *Silviculture of the trees of Trinidad and Tobago*. Oxford Univ. Press, 1939, 247 p.
- *MAYO MELENDEZ, E. *Algunas características ecológicas de los bosques inundables de Darien, Panamá*. Turrialba, M. Sci. thesis, 1965, 158 p.
- *MCARTHUR, R. H.; HORN, H. S. Foliage profile by vertical measurements. *J. Ecology*, vol. 50, no. 5, 1969, p. 802-804.
- *MENSAH, K. O. A.; JENÍK, J. Root system of tropical trees. *Preslia*, 40, 1968, p. 21-27.
- MERVART, J. *Frequency curves of the growing stock in the Nigerian high forests*. Federal Department of Forestry (Ibadan), 1971, 12 p.
- , Growth and mortality rates in the natural high forest of Western Nigeria. *Nigeria Forestry Information Bull.* (new series, Ibadan), 22, 1972, 28 p., 14 diagr., 50 tabl.
- MEYER, H. A. Eine mathematisch-statistische Untersuchung über den Aufbau des Plenterwaldes. *Schweiz Zeitschr. f. Forstwesen*, 84, 1933, p. 33-46; 88, p. 124-131.
- *—, Structure, growth and drain in balanced uneven-aged forests. *J. For.*, vol. 50, no. 2, 1952, p. 85-92.
- MEYER, H. A.; STEVENSON, D. D. The structure and growth of virgin Beech-Birch-Maple-Hemlock forests in Northern Pennsylvania. *Journ. Agric. Res.*, vol. 67, no. 12, 1943, p. 465-484.
- *MILDBREAD, J. Ein Hektar Regenwald auf Fernando Po. *Notizbl. Bot. Gart. Berlin*, vol. 11, n° 109, 1933, p. 946-949.
- *MILDE, R. de; GROOT, D. *Inventory of the Ebini-Itaki area*. Techn. Rep. no. 9, UNDP Forest Industry Development Survey, 1970, 106 p.
- *MILLIER, C.; POISSONNET, M.; SERRA, J. Morphologie mathématique et sylviculture. In: *3^e Conférence du Groupe consultatif des statisticiens forestiers IUFRO* (1970), p. 287-307. INRA, 1972, 332 p.
- MOONEY, J. W. C. Classification of the vegetation of the high forest zone of Ghana. In: *Tropical soils and vegetation*, p. 85-86. Paris, Unesco, 1961, 115 p.
- MORALES, U. J. A. *Estudios estructurales en el Rodal 3 del Bosque Universitario San Eusebio. Edo Mérida*. Mérida, ULA, Fac. Ciencias forestales, tesis de grado, 1966, 84 p.
- NELSON-SMITH, J. H. Forest associations of British Honduras. *Caribbean Forester*, vol. 6, no. 1-2, 1945, p. 45-61; no. 3, p. 131-147.
- *NEYMAN, J. On a new class of 'contagious' distribution applicable in entomology and bacteriology. *Ann. Math. Statist.*, 10, 1939, p. 35-57.
- ODUM, H. T. Rain forest structure and mineral cycling homeostasis. In: Odum, H. T.; Pigeon, R. F. (eds.). *A tropical rain forest. A study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico*, p. H 3-H 52. Division of Technical Information, U.S. Atomic Energy Commission (USAEC, Oakridge, Tenn.), 1970, 1 678 p.
- *—; COPELAND, B. J.; BROWN, R. Z. Direct and optical assay of leaf mass of the lower montane rain forest of Puerto Rico. *Proc. Nat. Acad. Sci.* (Washington), 49, 1963, p. 429-434.
- *OGAWA, H.; YODA, K.; OGINO, K.; KIRA, T. Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation in Thailand. 2. Biomass. *Nature and Life in South-East Asia*, 4, 1965a, p. 49-80.
- *—; —; KIRA, T.; OGINO, K.; SHIDEI, T.; RATANAWONGSE, D.; APASUTAYA, C. Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation in Thailand. 1. Structure and floristic composition. *Nature and Life in South-East Asia*, 4, 1965b, p. 13-48.
- OLBERG, A. Über die Kennzeichnung der Bestandesstruktur. *Allgem. Forst- Jagd Zeitung*, vol. 124, no. 8; vol. 125, 1952-1953.
- *OLDEMAN, R. A. A. *L'architecture de la forêt guyanaise*. Paris, Mémoire ORSTOM 73, 1974, 204 p.
- , L'architecture de la végétation ripicole forestière des fleuves et criques guyanais. *Adansonia*, Sér. 2, vol. 12, n° 2, 1972b, p. 253-265, 31 fig.
- , Ecotopes des arbres et gradients écologiques verticaux en forêt guyanaise. *Terre et Vie*, 28, 4, 1974, p. 487-520.
- , Architecture and energy exchange of dicotyledonous trees in the forest. In: TOMLINSON, P. B. and ZIMMERMANN, M. H. (éd.), *Tropical trees as living systems*, Cambridge University Press, 1978, p. 535-560.
- , *Schaal, grootschaligheid en kleinschaligheid in de bosbouw (Large and small-scale forestry)*. Nederlands Bosbouw Tijdschrift, 53, 3, 1981, p. 71-81 (résumé et légendes en anglais).
- , *Reaping the interest of the genetic forest capital*. Texte présenté à la réunion d'experts FAO/UNEP/UNESCO, janvier 1982 à Rome; LH-Bosteelt, Wageningen (Pays-Bas), 1982, 10 p.
- OVINGTON, J. D.; OLSON, J. S. Biomass and chemical content of El Verde lower montane rain forest plants. In: Odum, H. T.; Pigeon, R. F. (eds.). *A tropical rain forest. A study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico*, p. H 53-H 77. Division of Technical Information, U.S. Atomic Energy Commission (USAEC, Oakridge, Tenn.), 1970, 1 678 p.
- *PAIJMANS, K. Een voorbeeld van interpretatie van Luchtfoto's van oerwoud: Het Maliliccomplex op Celebes (Interpretation of aerial photographs in a virgin forest complex: Malili, Celebes, Indonesia). *Tectona*, 41, 1951, p. 111-135.
- PEREIRA, J. A. *Silvicultura y manejo de bosques tropicales*. Informe técnico 6, PNUD/FAO, 1970, 160 p.
- *PEREZ, J. W. Relation of crown diameter to stem diameter in forests of Puerto Rico, Dominica and Thailand. In: Odum, H. T.; Pigeon, R. F. (eds.). *A tropical rain forest. A study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico*, p. B 105-B 122. Division of Technical Information, U.S.

- Atomic Energy Commission (USAEC, Oakridge, Tenn.), 1970, 1 678 p.
- PIDGEON, I. M.; ASHBY, E. A new quantitative method of analysing of plant communities. *Austr. J. Sci.*, 5, 1942, p. 19-21.
- *PIELOU, E. C. The measurement of diversity in different types of biological collections. *J. Theoret. Biol.*, 13, 1966, p. 131-144.
- *PIERLOT, R. *Structure et composition des forêts denses d'Afrique centrale, spécialement celles du Kivu*. Bruxelles, Mémoires Acad. Roy. Sci. Outre-Mer, nouvelle série, vol. 16, n° 4, 1966a, 367 p.
- . La relation entre le nombre de tiges à l'hectare et leur diamètre. In: *6^e Congrès forestier mondial* (Madrid), 1966b.
- . Une technique d'étude de la forêt dense en vue de son aménagement : la distribution hyperbolique des grosseurs. *Bull. Soc. Roy. For. Belgique*, 2, 1968, p. 122-130.
- *POISSONNET, P. Relation entre le nombre d'espèces par échantillon et la taille de l'échantillon dans une phytocénose. *Oecologia Plantarum*, vol. 6, n° 3, 1971, p. 289-296.
- *PRESTON, F. W. The commonness and rarity of species. *Ecology*, 29, 1948, p. 254-283.
- *—. The canonical distribution of commonness and rarity. *Ecology*, vol. 43, no. 2, 1962, p. 183-215; no. 3, p. 410-432.
- PRODAN, M. Die theoretische Bestimmung des Gleichgewichtszustandes im Plenterwald. *Schweiz Zeitschr. f. Forstwesen*, 1949, p. 81-99.
- *RAUNKIAER, C. *The life forms of plants and statistical plant geography*. Oxford (being the collected papers of Raunkiaer), 1934, 14+632 p.
- RAY, R. G. *Six forest inventories in the tropics. Report no. 5. Nigeria. Summary of the final report*. Directorate of Program coordination, Department of Fisheries and Forestry (Ottawa), 1971, 18 p.
- REDHEAD, J. F. *Stand tables of Nigerian Forest Reserves*. Department of Forestry, University of Ibadan, 1964 (unpublished).
- REFFYE, Ph. de. *Modélisation de l'architecture des arbres par des processus stochastiques*. Thèse ès science, Paris, Université de Paris-Sud, 1979, 194 p.
- *RICHARDS, P. W. Ecological observations on the rain forest of Mount Dulit, Sarawak. *J. Ecology*, vol. 24, no. 1, 1936, p. 1-37; p. 340-360.
- *—. Ecological studies on the rain forest of Southern Nigeria. The structure and floristic composition of the primary forest. *J. Ecology*, 27, 1939, p. 1-61.
- *—. *The tropical rain forest: an ecological study*. Cambridge Univ. Press, 1952, 450 p. 4th reprint with corrections, 1972.
- . The upland forests of Cameroons Mountain. *J. Ecology*, vol. 51, no. 3, 1963, p. 529-554.
- *—; TANSLEY, A. G.; WATT, A. S. The recording of structure, life forms and flora of tropical forest communities as a basis for their classification. *J. Ecology*, 28, 1940, p. 224-239.
- *ROBBINS, R. G. The use of the profile diagram in rain forest ecology. *The Journal of Biological Sciences*, vol. 2, no. 2, 1959, p. 53-63.
- . The biogeography of tropical rain forest in South-East Asia. In: *Proc. Symposium Recent Adv. Trop. Ecology*, part 2, 1968, p. 521-535.
- *ROBBINS, R. G.; WYATT-SMITH, J. Dryland forest formations and forest types in the Malayan Peninsula. *Malayan Forester*, vol. 27, no. 3, 1964, p. 188-216.
- *RODRIGUES, W. A. Aspects phytosociologiques des pseudo-caatingas et forêts de várzea du Rio Negro. In: Aubréville, A., 1961, p. 209-265. Cf. plus haut.
- *ROLLET, B. *Études sur les forêts claires du Sud indochinois*. Recherches forestières (Saigon), 1952, 250 p.
- *ROLLET, B. *Inventaire forestier de l'Est Mékong*. Rapport FAO n° 1500, 1962, 184 p.
- *—. *Introduction à l'inventaire forestier du Nord Congo*. Rapport FAO, 2 vol., n° 1782, 1963, 142+111 p.
- *—. *Inventario forestal de la Guyana venezolana*. Informe 3. Caracas, Ministerio de Agricultura y Cria, 1967, 352 p.
- *—. Étude quantitative de profils structuraux de forêts denses vénézuéliennes. Comparaison avec d'autres profils de forêts denses tropicales de plaine. *Adansonia*, vol. 8, n° 4, 1968, p. 523-549.
- . La régénération naturelle en forêt dense humide sempervirente de plaine de la Guyane vénézuélienne. *Bois et Forêts des Tropiques* (Nogent-sur-Marne), 124, 1969, p. 19-38.
- *—. *Études quantitatives d'une forêt dense humide sempervirente de plaine de la Guyane vénézuélienne*. Thèse doctorat, Faculté des Sciences, Toulouse, 1969, 473 p. +annexe (173 p.), 94 fig., 9 pl., 239 tabl.
- . *L'architecture des forêts denses humides sempervirentes de plaine*. Nogent-sur-Marne, CIFF, 1974, 298 p., 8 pl., 155 tabl. + annexes.
- *—; CAUSSINUS, H. Sur l'utilisation d'un modèle mathématique pour l'étude des structures des forêts denses humides sempervirentes de plaine. *C.R. Acad. Sci. Paris*, vol. 268, sér. D, 14, 1969, p. 1853-1855.
- ROOSMALEN, M. G. M. van. *Habitat preferences, diet, feeding strategy and social organization of the black spider monkey (Ateles paniscus paniscus (linneaus 1758) in Surinam*. RIN-rapport 80/13, Leersum (Pays-Bas), 1980, 175 p.
- ROSEVEAR, D. R.; LANCASTER, P. C. Historique et aspect actuel de la sylviculture en Nigéria. *Bois et Forêts des Tropiques* (Nogent-sur-Marne), 28, 1953, p. 3-12.
- *SAINT-AUBIN, G. de. Aperçu sur la forêt du Gabon. *Bois et Forêts des Tropiques* (Nogent-sur-Marne), 78, 1961, p. 3-17.
- . *La forêt du Gabon*. Publ. CIFF, 21, 1963, 208 p.
- *SALANDY GUEVARA, C. *Inventario sobre los manglares comprendidos en la región oriental de Venezuela. Plan de manejo y aprovechamiento*. Caracas, Ministerio de Agricultura y Cria, 1964, 42 p.
- SANDRASEGARAN, K. Height-diameter-age multiple regression models for *Rhizophora apiculata* Bl. (syn. *Rhizophora conjugata* Linn.) in Matang mangroves, Taiping, West Malaysia. *Malayan Forester*, vol. 34, no. 4, 1971, p. 260-275, 8 tabl.
- SCHAEFFER, A.; GAZIN, A.; D'ALVERNY. *Sapinières. Le jardinage par contenance*. Paris, Presses universitaires de France, 1930.
- SCHNELL, R. Remarques préliminaires sur les groupements végétaux de la forêt dense ouest-africaine. *Bull. IFAN*, vol. 12, n° 2, 1950a, p. 297-314.
- . *La forêt dense*. Paris, Lechevalier, 1950b, 323 p.
- SCHULZ, J. P. Ecological studies on rain forest in Northern Suriname. Proc. Kon. Ned. Akad. Wetenschappen, *afd. Natuurk.*, série 253 (1), 1-267, 1960.
- SKELLAM, J. G. Studies in statistical ecology. 1. Spatial pattern. *Biometrika*, 39, 1952, p. 346-362.
- SMIT, I. G. *Inventario de bosques con fotografías aéreas de la región Rio Carare, Rio Opón, Santander, Colombia*. 1964, 48 p.
- SMITH, R. F. The vegetation structure of a Puertorican rain forest before and after short-term gamma irradiation. In: Odum, H. T.; Pigeon, R. F. (eds.). *A tropical rain forest. A study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico*, p. D 103-D 140. Division of Technical Information, U.S. Atomic Energy Commission (USAEC, Oakridge, Tenn.), 1970, 1 678 p.
- *STEENIS, C. G. G. J. Van. Tropical lowland vegetation: the characteristics of its types and their relation to climate. In:

- Proc. 9th Pacific Science Congress* (Bangkok, 1957), 20, 1958, p. 25-37.
- *—. Rejuvenation as a factor for judging the status of vegetation types: the biological nomad theory. In: *Proc. Kandy Symposium*, p. 212-218. Paris, Unesco, 1958, 226 p.
- *STEHLÉ, H. Les types forestiers des Iles Caraïbes. *Caribbean Forester*, 6, suppl. 1^{re} partie, 1945, p. 273-468.
- *—. Les types forestiers des Iles Caraïbes. *Caribbean Forester*, 7, suppl. 2^e partie, 1946, p. 337-709.
- STEVENSON, N. S. Forest associations of British Honduras. *Caribbean Forester*, vol. 3, no. 4, 1942, p. 164-172.
- *TAKEUCHI, M. The structure of the Amazonian vegetation. Tropical rain forest. II. *J. Fac. Sci. Univ. Tokyo*, Sect. 3:8, 1961, p. 1-26.
- *—. Idem. IV. High Campina forest of the upper Rio Negro. Sect. 3:8, 1962a, p. 279-288.
- *—. Idem. V. Tropical rain forest near Uaupès. Sect. 3:8, 1962b, p. 289-296.
- *TANSLEY, A. G.; CHIPP, T. F. *Aims and methods in the study of vegetation*. London, 1926, 383 p.
- TAYLOR, C. J. La régénération de la forêt tropicale dense dans l'Ouest africain. *Bois et Forêts des Tropiques* (Nogent-sur-Marne), 37, 1954, p. 19-26.
- *—. *Synecology and silviculture in Ghana*. Univ. College of Ghana, 1960, 417 p.
- *THAI-VAN-TRUNG, *Écologie et classification de la végétation forestière du Vietnam*. Inst. Bot. Leningrad, 1-41, 1962, 1 carte (en russe).
- *THOMAS, M. A theory for analysing contagiously distributed populations. *Ecology*, 27, 1946, p. 329-341.
- TIXIER, P. *Flore et végétation orophile de l'Asie tropicale. Les épiphytes du flanc méridional du massif sud-annamitique*. Paris, SEDES, 1966, 240 p.
- TORQUEBIAU, E. *Analyse architecturale de la forêt de Los Tuxtlas (Veracruz, Mexique)*. Thèse de 3^e cycle, Université de Montpellier, Ecologie terrestre, 1981, 185 p.
- TREGUBOV, S. S. *Les forêts vierges montagnardes des Alpes dinariques. Massif de Klakovatcha-Guermetch*. Montpellier, thèse, 1941, 118 p.
- *TROCHAIN, J. L. Nomenclature et classification des types de végétation en Afrique noire occidentale et centrale. *Ann. Univ. Montpellier, suppl. scientif., sér. Botanique*, 2, 1946, p. 35-41.
- . Nomenclature et classification des types de végétation en Afrique noire française. *Bull. Inst. Étud. Centr.*, nouvelle série, 2, 1951, p. 9-18.
- *TURNBULL, K. J. *Population dynamics in mixed forest stands. A system of mathematical models of mixed stand growth and structure*. Univ. Washington, Ph. D. thesis, 1963, 196 p.
- *TUXEN, R. Bibliographie zum Problem des Minimi-Areals und der Art-Areal Kurve. *Excerpta Botanica*, B, vol. 10, n^o 4, 1970, p. 291-314.
- *VARESCHI, V. Sobre las formas biológicas de la vegetación tropical. *Bol. Soc. Venezolana Ciencias Naturales*, vol. 26, no. 110, 1966, p. 504-518.
- *—. Comparación entre selvas neotropicales y paleotropicales en base a su espectro de biotipos. *Acta Botanica Venezuelica*, 3, 1968, p. 239-263.
- VEGA, L.; GOMEZ, G. *Muestro lineal de la regeneración natural en el bosque hidrofítico de Carare*. Inst. Invest. Proyectos Forestales y Madereros, Univ. Dist. Francisco J. de Caldas, Bogotá, 1966.
- VEILLON, J. P. *Coníferas autóctonas de Venezuela. Los Podocarpus*. Universidad de Los Andes (Mérida), 1962, 156 p.
- *—. Variación altitudinal de la masa forestal de los bosques primarios en la vertiente nor occidental de la cordillera de los Andes, Venezuela. *Turrialba*, vol. 15, no. 3, 1965, p. 216-224.
- *VINCENT, A. J. A quantitative analysis of buttress dimensions of *Shorea leprosula* Miq. (*Meranti tembaga*). *Malayan Forester*, 23, 1960, p. 288-313.
- VOORHOEVE, A. G. Some notes on the tropical rain forest of the Yoma-Gola national forest near Bomi Hills, Liberia. *Commonwealth Forestry Review*, vol. 43, no. 1, 1964, p. 17-24.
- WALKER, F. S. Diagnostic sampling in Eastern Nigeria. *Malayan Forester*, 25, 1962, p. 123-139.
- . Volume table for *Triplochiton scleroxylon*, *Chlorophora excelsa*, *Pycnanthus angolense*, *Khaya* spp., *Terminalia Ivorensis* and *Azelia* sp. *Bulletin of Nigerian Forest Department*, April 1964, p. 9-10, 6 graphs.
- *WEBB, L. J. A physiognomic classification of Australian rain forest. *J. Ecology*, vol. 47, no. 3, 1959, p. 551-570.
- ; TRACEY, J. G. Current quantitative floristic studies in Queensland tropical rain forest. In: *Symposium on ecological research in humid tropics vegetation* (Kuching, Sarawak, 1963), p. 257-261. Unesco Science Co-operation Office for South-East Asia, 1965, 376 p.
- *WHITE, H. H. Jr. Variation of stand structure correlated with altitude in the Luquillo Mountains. *Caribbean Forester*, vol. 24, no. 1, 1963, p. 46-52.
- *WITHMORE, T. C. The social status of *Agathis*, in a rain forest in Melanesia. *J. Ecology*, vol. 54, no. 2, 1966, p. 285-301.
- *WILLIAMS, C. B. *Patterns in the balance of nature and related problems in quantitative ecology*. London, N.Y., Academic Press, 1964, 324 p.
- *WOMERSLEY, J. S. The *Araucaria* forest of New Guinea. A unique vegetation type in Malaysia. In: *Proc. Symposium on humid tropics vegetation* (Tjiawi, Indonesia), p. 252-257. Unesco Science Co-operation Office for South-East Asia, 1958, 312 p.
- *WYATT-SMITH, J. *Manual of Malayan silviculture for inland forests. History (part 1). Environmental factors (part 2). Silviculture and forest management (part 3)*. Malayan For. Rec., 23, 1963, 400 p.
- *ZÖHRER, F. Ausgleich von Häufigkeitsverteilungen mit Hilfe der Beta-Funktion. *Forstarchiv.*, vol. 40, n^o 3, 1969, p. 37-42, 6 fig.
- *—. The Beta-distribution for best fit of stem-diameter distributions. In: *3^e Conférence du groupe consultatif des statisticiens forestiers* (IUFRO, 1970), p. 91-106, 4 fig. INRA, 1972, 332 p.