

8 La forêt naturelle : biologie, régénération et croissance des arbres

Introduction

Délimitation du thème; rapports avec la mise en valeur
Les changements dans les forêts tropicales

Le milieu vivant

Biologie et régénération des forêts de type équatorial

Phase adulte (stade évolué)
Caractéristiques de la canopée
Phénologie
Biologie de la pollinisation
Biologie de la fructification
Chorologie
Dormance
Germination et implantation
Physiologie de la régénération
Diversité spécifique
Variations altitudinales
Forêts exposées aux vents
Phases d'ouverture et de reconstitution
Petites clairières
Grandes clairières
Catastrophes occasionnelles
Galeries forestières
Variations édaphiques
Variations altitudinales
Diversité spécifique

Biologie et régénération des forêts de climat contrasté

Types et délimitations
Le feu
Phase adulte (stade évolué)
Caractéristiques structurales de la canopée
Phénologie
Feuillage
Floraison
Biologie de la floraison
Fructification
Chorologie
Dormance
Germination et implantation
Diversité spécifique
Variations altitudinales
Phase d'ouverture

Mangroves

Croissance des arbres

Introduction
Cernes de croissance
Précision des mesures de croissance
Taux de croissance absolus

Effets de l'hydratation et de la déshydratation
Fluctuations brèves
Fluctuations saisonnières
Corrélations de croissance
Conclusions

Résumé et conclusions

Forêts des climats tropicaux contrastés

Les recherches nécessaires et les priorités

Méthodes
Recherches recommandées
Synécologie
Autécologie
Collecte et diffusion des données
Application des recherches
Sylviculture
Exploitation des ressources génétiques
Aménagement et conservation

Bibliographie

Publications importantes
Autres publications
Publications relatives à la croissance des arbres

Introduction

Délimitation du thème ; rapports avec la mise en valeur

Ce chapitre résume l'état des connaissances sur les processus de changement et d'évolution au sein des pluviisylves, à la fois dans le temps et dans l'espace. Il s'agit des changements saisonniers (feuillaison et chute des feuilles, floraison, fructification et variations interannuelles de ces phénomènes), des modifications de composition spécifique résultant des cycles de développement des arbres et de la concurrence, ainsi que des perturbations causées par des catastrophes naturelles comme les typhons et les éruptions volcaniques ; il s'agit également des modifications spatiales de la composition spécifique, en rapport avec l'évolution et la signification fonctionnelle de la diversité spécifique, qui distinguent la pluviisylve de tous les autres écosystèmes.

L'aménagement des forêts doit être fondé sur la compréhension de leur dynamique interne. Dans plusieurs pays d'Afrique, la croissance des essences de bois d'œuvre a déjà été étudiée dans les conditions naturelles ou en plantations ; on y a même étudié des forêts entières, en équilibre dynamique et après extraction des grumes. Ces études avaient pour but de calculer la période de rotation de manière à évaluer les productions futures en bois commercialisable ou bien les effets de certains traitements sylvicoles. On n'est pas encore capable d'assurer une bonne régénération naturelle après les coupes ; il faudrait pour cela connaître en détail la phénologie de la floraison et de la fructification, les processus et conditions de la germination et d'implantation des semis ainsi que les phénomènes de concurrence et les modalités de croissance des espèces intéressantes. Des problèmes de conservation des éléments nutritifs, de prolifération de ravageurs et d'amélioration des espèces ligneuses se révéleront évidents à l'avenir, lorsque les forêts régénérées et améliorées atteindront leur maturité ; on ne pourra les résoudre qu'en connaissant la dynamique de ces forêts.

Les intérêts de l'exploitation commerciale sont incompatibles avec la préservation de toutes les propriétés de la pluviisylve tropicale primaire, car les techniques sylvicoles visant à accroître la production grumière conduisent inévitablement à l'appauvrissement et à la disparition de la flore non productive et à des modifications importantes de la densité des populations animales. Comme on réalise

de plus en plus que la diversité de ces pluviisylves représente en fait une source de richesse pour l'avenir de l'agriculture et de la sylviculture, la diversification des peuplements ligneux dans les tropiques humides ainsi que l'étude de la reproduction, de la phénologie, de l'autécologie et de la physiologie des arbres de ces forêts ont pris une nouvelle importance. Il devient également clair que les régions d'altitude moyenne des tropiques humides (surtout en zone équatoriale) ne peuvent en général pas se prêter à des cultures herbacées permanentes et intensives. Il faut cependant reconnaître qu'à ces altitudes, les systèmes agricoles traditionnels ont parfaitement réussi pendant des siècles, mais ils font toujours intervenir des périodes de jachère permettant de reconstituer la fertilité du sol (voir chapitre 9). Les espèces de la jachère proviennent des clairières qui se forment au cours du cycle de reconstitution de la forêt primaire et il est essentiel de comprendre leur biologie ainsi que la dynamique du peuplement pour mener à bien les recherches dans cet important domaine. Non seulement dans le cas des forêts manipulées et des plantations qui sont exploitées pour la production de bois d'œuvre, mais aussi dans celui des forêts primaires intactes qui sont des réservoirs de gènes, on conçoit maintenant qu'un aménagement rationnel et une politique de protection sont essentiels pour la survie même de l'homme dans les hautes terres tropicales et qu'ils font par conséquent partie intégrante de la politique d'utilisation des terres. Il est indispensable pour cela de connaître la dynamique interne de ces forêts et plus particulièrement leur structure démographique et leurs modes de reproduction.

Les changements dans les forêts tropicales

La pluviisylve est généralement si grande et si complexe qu'elle paraît invariable et statique. Mais il s'agit là d'une apparence trompeuse, car la pluviisylve se modifie constamment au point que ses éléments constitutifs meurent et se renouvellent au bout d'un intervalle de temps compris entre 40 et 100 ans.

Les modalités de ce changement et de cette évolution sont extrêmement complexes car elles dépendent de divers processus agissant à des échelles différentes ; certains affectent des individus, d'autres des populations et cela à des échelles variables selon les espèces ; d'autres enfin peuvent concerner la totalité ou une partie de la forêt ou encore les forêts d'une région entière. Au bas de l'échelle de temps, les changements concernent la phénologie, c'est-à-dire les modifications saisonnières ou périodiques de la feuillaison, de la floraison et de la fructification, propres à chaque espèce. Ainsi, l'époque et le mode de production et de dissémination des semences influent sur la répartition et la composition des stades de régénération et donc de la future forêt. Cela sera également fonction en partie des propriétés compétitives héréditaires des espèces, y compris leurs caractéristiques intrinsèques d'évolution et de variation concernant leur feuillage, leur comportement et leur phénologie depuis le semis jusqu'au stade adulte (ontogenèse) ; cela sera fonction enfin des facilités d'installation créées par la mort fortuite

d'un arbre émergent. A plus long terme, la sélection naturelle interférera avec ces processus pour déterminer l'évolution future. En fait, la forêt entière se modifie progressivement par le jeu des relations réciproques liant l'écosystème vivant à son environnement. Ce qu'on observe à présent est le résultat d'une série continue et souvent ancienne d'événements, fortuits ou prédéterminés, dont dépendront en grande partie la composition et les modalités de changement dans un proche et lointain avenir. La répartition des espèces et des forêts variera aussi dans l'espace et dans le temps en fonction des limites imposées par les facteurs mésologiques.

Bien que l'aménagement et la transformation des pluviisylves tropicales aient pour but de maîtriser les processus dynamiques à l'échelle d'une vie humaine, ils doivent tenir compte des dangers de régression à long terme ou envisager la possibilité d'une catastrophe finale. Celle-ci s'est déjà produite dans un nombre croissant de régions. La possibilité de prévoir et d'interpréter la réaction de la forêt à diverses alternatives dépend de notre capacité à définir et à interpréter l'éventail actuel des variations. Mais la difficulté réside dans la détermination de l'importance relative des divers facteurs en jeu.

Le chapitre 9 traite des changements induits par l'homme, alors que celui-ci passe en revue les connaissances concernant l'évolution de la structure et de la composition spécifique de la pluviisylve tropicale, d'abord dans les conditions naturelles des tropiques humides, puis dans celles où les facteurs édaphiques ou climatiques sont plus limitants ou imprévisibles; le cas des forêts de climat contrasté est également envisagé.

Le milieu vivant

La dynamique forestière doit être analysée en considérant la canopée comme une entité qui change en permanence. Au-dessus de la canopée, le climat varie au cours de la journée; si les variations saisonnières de température sont relativement faibles, celles de pluviosité peuvent être marquées ou non.

La structure et la densité de la canopée varient en fonction de l'âge et de l'architecture des individus qui la composent; ainsi, la réflexion, l'absorption et la conversion en chaleur du rayonnement solaire incident varieront en fonction de la nébulosité et du déplacement des taches d'ombre et de lumière pendant la journée. Le trajet de la lumière, son intensité et sa composition spectrale varieront également selon la structure de la canopée, et cela à travers le sous-bois et au sol (voir chapitre 2). La disposition des feuilles sous la canopée dépendra en grande partie de la lumière disponible et de la répartition des arbres du sous-bois; celle-ci est elle-même fonction des conditions d'éclaircissement et de la concurrence au niveau des racines depuis le moment de l'installation des plantes; en définitive, tout dépend des arbres de la canopée.

Il faut d'abord définir les entités au niveau desquelles on souhaite suivre les variations à l'intérieur de la canopée. On pourrait évidemment se placer au niveau de

l'espèce, mais, dans l'état actuel des connaissances, il semble trop ambitieux et irréaliste de suivre et d'interpréter les variations spatiales d'un élément aussi fortement déterminé. Un changement cyclique naturel dû à l'apparition d'une trouée s'accompagne d'une succession d'espèces qui, à chaque stade, partagent une certaine gamme de caractéristiques biologiques. La plupart des écologistes qui ont étudié ce problème, ont intuitivement regroupé les espèces selon ces caractéristiques. Cette classification a tout simplement suivi la dichotomie empirique séparant les espèces sciaphiles des espèces héliophiles (Jones, 1950, 1955, 1956). D'autres auteurs se sont basés sur la longévité, les vitesses de croissance, la densité du bois, les mécanismes de dissémination, la régularité de la fructification, la production de semences et leur pouvoir germinatif ainsi que sur la fréquence d'apparition des espèces au cours des divers stades de la succession (Richards, 1952; Ross, 1954).

Les modalités de la phénologie, de l'élongation des rameaux et donc l'architecture permettent souvent de distinguer les espèces à chaque stade et sont évidemment importantes pour comprendre les processus biologiques qui sous-tendent les changements cycliques naturels; à cet égard, il faut signaler les études remarquables de certains morphologistes (voir Corner, 1949; Scaronne, 1957; Koriba, 1958; Roux, 1964/65; Prévost, 1966; et la synthèse complète de Hallé et Oldeman, 1970), mais on n'a pas encore pu pleinement apprécier leur signification écologique. Lié à la taille et à la disposition des feuilles, l'indice de surface foliaire (LAI) est l'un des principaux facteurs de la production et il varie à chaque stade du cycle forestier; il faudrait étendre aux tropiques le travail de Horn (1972) portant sur des forêts de feuillus en zone tempérée.

A tout moment, n'importe quel endroit est susceptible d'être occupé par l'une quelconque d'un certain nombre d'espèces pionnières, ou typiques d'une succession ou caractéristiques du stade adulte. Les variations spatiales intrinsèques seront étudiées en fonction du degré d'ouverture de la canopée; on suivra en cela Whitmore (1975), car il s'agit là d'un caractère essentiel de la canopée adulte. On passera d'abord en revue les caractéristiques de la phase adulte de la canopée et de ses constituants, on abordera ensuite le problème de la succession à l'intérieur de clairières de plus en plus grandes. Whitmore a défini trois phases successives dans les forêts tropicales à canopée fermée: la clairière apparaissant à la suite d'une brèche dans la canopée (suivant la terminologie forestière, cette phase dure tant que les régénérations n'atteignent pas 2,7 m de hauteur); la phase de reconstitution pendant laquelle les arbres croissent de façon logarithmique, la relation étant presque linéaire entre les augmentations de hauteur et de circonférence, c'est-à-dire lorsque les plus grands arbres ont une circonférence comprise entre 0,3 et 0,9 m (GBH); la phase adulte durant laquelle l'élongation diminue jusqu'à ce que soit atteinte la hauteur maximale alors que la croissance en épaisseur se poursuit, mais à une intensité plus faible.

Du fait de sa durée importante, la phase adulte occupe la majeure partie de la surface forestière. Poore (1968)

considère, par exemple, que les clairières n'occupent que 10 % de la superficie de la réserve forestière de Jengka en Malaisie. La taille et la surface totale des clairières dépendent entre autres du degré de développement de la canopée, de sa structure et de son profil aérodynamique et de la sensibilité de la forêt aux vents et aux tornades (Jones, 1956). Dans les forêts qui ne sont pas soumises à des catastrophes périodiques, la canopée adulte impose, au niveau de la structure, un certain ordre, une relative uniformité et souvent une nette stratification qui a été parfois contestée (voir chapitre 5).

La phénologie, en particulier celle de la canopée, joue un rôle important dans la dynamique forestière, surtout dans les régions à alternance saisonnière; la chute des feuilles et leur repousse modifient le climat du sous-bois, la floraison détermine les modalités de la reproduction et la fructification conditionne la dissémination des diaspores (et donc de la reproduction) ainsi que la germination et l'implantation des plantules.

Dans les trois grandes zones tropicales, l'hétérogénéité intrinsèque de la canopée varie en fonction du climat et des conditions édaphiques. Le concept de la pluvisylve monolithique et climatiquement uniforme est une simplification excessive qui entrave la compréhension profonde des facteurs de la dynamique forestière.

La diversité spécifique est si grande, surtout sous les climats sans saisons nettes, que beaucoup d'espèces semblent spatialement complémentaires à l'intérieur d'une phase du cycle forestier. Ce renouvellement des espèces et les mécanismes qui maintiennent des effectifs de population faibles, mais apparemment stables, constituent un aspect de la dynamique qui sera analysé séparément.

Biologie et régénération des forêts de type équatorial

Phase adulte (stade évolué)

Caractéristiques de la canopée

Les caractéristiques décrites ci-dessous correspondent à des forêts poussant sur des sols bien approvisionnés en eau, bien drainés, de fertilité moyenne (voir aussi chapitre 5).

La structure est hétérogène. Le houppier hémisphérique des arbres émergents à ramification sympodiale (cas des Légumineuses partout en zone tropicale) est plus ou moins dégagé et se dresse au-dessus de la canopée principale, pas très bien délimitée. La hauteur et la densité de celle-ci sont variables; elle est surtout composée d'arbres à houppier plus ou moins étroit, d'architecture variée mais généralement sympodiale. Les lianes et les épiphytes ne sont pas très abondantes. Ainsi, l'irrégularité de la voûte de la canopée peut accroître la turbulence locale de l'air et abaisser la température des feuilles en augmentant la transpiration. D'autre part, les houppiers des arbres émergents, surtout en forme de dôme, font de l'ombre sur la canopée principale; à tout moment de la journée, ils

sont eux-mêmes en partie au soleil, en partie à l'ombre; cela devrait réduire la transpiration vers le milieu de la journée et l'accroître, le matin et le soir, en augmentant aussi la durée de la photosynthèse, dans les houppiers des émergents (Brünig, 1970, 1971).

Les classes de taille des feuilles ont été présentées au chapitre 5. Il semble établi que la sensibilité des stomates des feuilles des arbres émergents est généralement faible lorsque celles-ci ont terminé leur développement; les arbres transpirent alors comme de gigantesques mèches (Kenworthy, 1971). Elles possèdent cependant des adaptations permettant de réduire leur transpiration. La plupart sont sclérophylles, avec d'épaisses cuticules et des stomates surtout répartis à la face inférieure. Elles ont également un fort schérenchyme et leurs faisceaux cribro-vasculaires sont souvent encadrés de cellules « pierreuses » (sclérites); cela rend les feuilles rigides et fragmente la mésophylle. La face supérieure de la plupart des feuilles est brillante et cireuse, ce qui leur confère un grand pouvoir réflecteur; à la face inférieure, des écailles et des poils de couleur claire permettent de réduire les phénomènes de diffusion dans l'air. Les feuilles s'orientent généralement par rapport à la direction moyenne du rayonnement incident de façon à réduire la quantité d'énergie reçue par unité de surface (Brünig, 1970). De ce fait, l'ensemble de la canopée possède un grand pouvoir de réflexion (albedo); elle laisse néanmoins passer une grande partie de la lumière et ces forêts sont souvent très structurées et ont une densité foliaire élevée (surface foliaire moyenne par unité de volume) sous la canopée.

De même que le houppier de chaque individu, la canopée permet une pénétration modérée de la lumière et l'on constate une répartition équilibrée des taches d'ombre et de lumière à la surface du sol pendant les quatre heures autour de Midi.

Sur des sols bien arrosés, mais non marécageux, la densité des émergents s'accroît. On trouve également un plus grand nombre d'épiphytes et de lianes dans la canopée. Il semble que cela soit lié à l'augmentation de l'indice de surface foliaire de la canopée et à une nette diminution de l'intensité lumineuse et des taches de lumière dans le sous-bois; celui-ci est moins dense, nettement plus riche en macrophylls et son indice de surface foliaire est plus faible. Le houppier des émergents est dense, il peut absorber plus d'énergie et, par suite, avoir durant la journée une température et une intensité de transpiration plus élevées que dans le cas des forêts du type précédent.

Lorsque les sols sont peu fertiles, notamment les sols pauvres et peu profonds et les sols siliceux trop drainés, on observe une diminution de la hauteur et de la densité des émergents; ceux-ci disparaissent souvent et l'on a alors affaire à une canopée uniforme, aérodynamiquement lisse. Mais les conifères sont souvent présents, les grands individus restant monopodiques et émergeant de la canopée de façon souvent proéminente (Brünig, 1970). Sur ces sols pauvres, la taille des feuilles des arbres diminue et on constate une majorité de notophylles et un net accroissement des microphylls; on observe également un fort accroissement de la sclérophylle, de l'albedo et des indu-

menta épidermiques de différents types. Ces particularités de la canopée et des feuilles sont accompagnées d'une très nette augmentation de l'intensité lumineuse et de la densité des plages ensoleillées à la surface du sol de la forêt, surtout vers midi ; la densité et l'indice de surface foliaire des sous-bois augmentent aussi beaucoup. Les épiphytes d'ombre et les myrmécophytes peuvent devenir courants. Les caractéristiques foliaires tendent également à réduire l'intensité de la transpiration, encore que la structure uniforme de la canopée puisse se comporter comme un piège d'air humide au sein du sous-bois. Ces caractères retentissent certainement sur la dynamique de la canopée et du sous-bois.

Phénologie

Les espèces typiques du stade évolué (phase adulte), les Diptérocarpées par exemple, ne commencent généralement à fleurir que lorsqu'elles atteignent la canopée ; en culture, beaucoup fleuriront cependant avant cinq ans mais ne fructifieront que rarement (Ng, 1966).

Les seules observations systématiques faites dans une pluvi sylve évoluée, l'ont été sur des espèces de la canopée dans des stations mésophiles. Beaucoup d'informations de ce type restent confinées dans des archives forestières et méritent d'être rassemblées et publiées. Styles (1972) a fait des observations sur la phénologie et la biologie florale des Méliacées. On ne peut accorder foi aux observations faites auparavant sur des espèces élevées en plantation et ayant atteint leur maturité, probablement à cause des diverses conditions microclimatiques régnantes. Bien que les variations du feuillage et les phases reproductives de l'ensemble de la forêt ne soient souvent qu'à peine saisonnières, elles se conforment à plusieurs types différents et la plupart des individus d'une population fleurissent ensemble. Rares sont les espèces de la canopée qui fleurissent fréquemment à contre-phase (Ashton, 1969). Les espèces de la canopée ne perdent ni ne produisent des feuilles de façon continue. L'abscission des feuilles est généralement liée à un dessèchement (Wycherlay, 1973) ; elle est cependant en rapport avec la longueur du jour chez les cacaoyers de sous-bois (Alvim, 1964 ; Greenwood et Posnette, 1969) et l'on a mis en évidence expérimentalement que le débourrage des bourgeons dépendait des mêmes facteurs chez des espèces de régions tropicales à alternance saisonnière (Longman et Jeník, 1974). Les jeunes pousses apparaissent généralement plus ou moins en même temps ou avant la chute des feuilles. Il n'existe qu'un pourcentage relativement faible d'espèces caducifoliées, même pour un temps court. Beaucoup d'espèces ont plusieurs pousses par an et seulement très peu les ont branche après branche (Koriba, 1958). Les jeunes feuilles sont souvent pendantes, d'un rouge brillant (anthocyanes) et nettement plus chaudes que les feuilles adultes situées en plein soleil (Smith, 1909). On ne connaît pas le rôle de la coloration et l'on ne sait donc pas si celle-ci est responsable de l'élévation de température des feuilles ou si l'on doit attribuer cette dernière à une plus grande sensibilité

stomatique. La vie de la plupart des feuilles de la canopée est probablement inférieure à 18 mois.

La floraison de l'ensemble de la canopée est plutôt régulière qu'apériodique, mais son intensité présente de fortes variations interannuelles. Sous la canopée, un certain nombre d'espèces, faible mais notable, croissent et donnent des pousses de façon continue ; aucune n'est caducifoliée. Quelques genres du sous-bois semblent fleurir de façon plus ou moins continue. On comprend encore mal l'étiologie de l'initiation florale, l'influence des mécanismes endogènes (horloges biologiques) et exogènes variant probablement selon les espèces et les milieux. On a identifié par ailleurs certains facteurs exogènes : une sécheresse suivie d'une pluie légère chez les Diptérocarpées par exemple, mais on n'a pu mettre en évidence de corrélation avec certaines sécheresses exceptionnelles (Whitehead, 1969) (Wycherley, 1973) a montré que les années de floraison semblaient très probablement liées à un seul facteur exogène, une forte insolation associée à des périodes de grande amplitude thermique diurne jouant un rôle secondaire mais généralement corrélatif.

Il n'existe pas d'observations phénologiques comparées et détaillées pour des forêts poussant sur des sols différents. Contrairement aux prévisions initiales, il y a une nette augmentation du nombre des espèces caducifoliées dans les stations fertiles et bien arrosées *Firmiana*, *Pterocymbium*, *Alstonia scholaris*, *Octomeles* spp., essences caducifoliées pendant un temps court, sont liées à ces stations sous les climats hyperhumides de Malaisie. Certains faits suggèrent que la longévité des feuilles est plus courte dans les stations mésophiles ; on n'y connaît pas de différences phénologiques quant à la floraison.

Biologie de la pollinisation

Les recherches dans cet important domaine sont récentes dans le cas des forêts naturelles des tropiques humides. Ashton (1969) a proposé pour la phase adulte les caractéristiques suivantes.

Les émergents ont une floraison abondante ; leurs fleurs sont généralement petites et discrètes, mais odorantes et portent souvent des nectaires saillants. Elles sont en général hermaphrodites et moins de 10 % possèdent des adaptations morphologiques favorisant l'allogamie. Étant donné le caractère synchrone de cette abondante floraison, irrégulière ou périodique, les organismes pollinisateurs (rarement identifiés pour les espèces de la phase terminale véritable) sont surtout de petits insectes non spécialisés : mouches, thrips, coléoptères et abeilles. L'autogamie semble être de règle chez les émergents. C'est contraire à l'opinion de Faegri et Van der Pilj (1971) qui estimaient que les fleurs des émergents étaient spécialisées, souvent apparentes, et attireraient les pollinisateurs ; il s'agissait en fait d'espèces appartenant pour la plupart aux forêts secondaires, aux forêts-galeries et aux régions tropicales à alternance saisonnière. Cependant, *Bertholletia excelsa*, espèce émergente typique des forêts d'Amérique du Sud, est pollinisée par de grands insectes comme les *Bombus* qui sont assez puissants pour soulever l'androphore qui recouvre les stigmates

des fleurs hermaphrodites. Comme la plupart des autres arbres de la canopée, cette essence ne fleurit qu'à un certain moment de l'année; ses pollinisateurs ne doivent donc pas être spécialisés et, pour se nourrir, dépendent des autres espèces quand *B. excelsa* n'est pas en fleur. La disparition de certaines espèces animales ou végétales affecte par conséquent la vie des autres espèces et peut perturber le fonctionnement de l'écosystème naturel. On pourrait ainsi citer bien d'autres exemples montrant à cet égard la complexité des forêts tropicales mélangées. Chez la plupart des espèces, les pétales tombent aussitôt après l'anthèse.

Dans le sous-bois, plus de 40 % des espèces sont dioïques ou bien possèdent d'autres adaptations morphologiques favorisant l'allogamie; à cet égard, les principales espèces de la canopée ont un comportement intermédiaire, tandis que d'autres ressemblent aux émergents. La morphologie et la taille des fleurs sont plus variables : beaucoup de familles possèdent de grandes fleurs, souvent peu ou très peu nombreuses, parfois fortement colorées (surtout de rouge et de blanc) ou encore violacées, brunâtres ou verdâtres, ayant une odeur d'abats ou de fruit pourrissant. Il devrait en résulter une plus grande diversité des pollinisateurs et, du fait du nombre relativement important d'espèces fleurissant à de rapides intervalles ou de façon continue, une plus grande spécialisation des agents vecteurs (des lépidoptères, des coléoptères, des diptères et d'autres insectes ont été surtout identifiés) ainsi qu'une panmixie assez générale.

Si la biologie florale des lianes ligneuses se conforme à celle des arbres émergents, celle des épiphytes et des parasites des houppiers en diffère notablement. Leurs grandes fleurs aux couleurs brillantes, de formes très variées et produites de façon plus ou moins continue, devraient faire appel à des vecteurs très spécialisés.

On n'a pu observer de variations liées au sol. Quelques espèces caducifoliées de la canopée, poussant sur des sols de régime thermique tempéré¹, portent de brillantes fleurs tubulaires qui apparaissent lors de la chute des feuilles et qui sont souvent pollinisées par des oiseaux (*Firmiana*, par exemple) et des abeilles (*Wightia*, par exemple); les conifères et les Casuarinacées, surtout anémochores, sont souvent grégaires et cantonnés aux sols de plaine squelettiques et podzolisés.

Biologie de la fructification

Bien que les émergents puissent produire de grandes quantités de fruits de temps à autre, ceux-ci ne proviennent que d'une infime proportion des fleurs d'origine. On a attribué cela à un défaut de fécondation, à des précipitations au cours de la floraison, à des phénomènes physiologiques endogènes et à la prédation. Les espèces du sous-bois produisent souvent des fruits peu nombreux, mais de grande taille. Très peu de genres d'arbres ou de lianes de la canopée ou émergents ont des fruits ou des diaspores légères et ailées (comme *Koompassia* et *Engelhardtia* en Asie du Sud-Est, à comparer aux forêts à alternance saisonnière d'Afrique occidentale). On ne sait pas comment ces diaspores sont réellement disséminées dans un milieu où il n'y a

généralement pas de vent, ni comment leurs plantules peuvent se développer dans un milieu aux ressources nutritives si faibles.

On ne connaît pas l'importance de l'agamospermie chez les arbres de la pluviersylve bien que les graines de certaines Diptérocarpacées et d'*Eugenia* renferment plusieurs embryons. Les théories de la spéciation doivent en tenir compte.

Dans l'ensemble de la forêt, on observe chaque année une fructification plus ou moins importante et régulière, mais certaines années donnent lieu à une grosse fructification occasionnelle qui concerne beaucoup de genres et espèces fructifiant généralement à des intervalles plus longs. C'est ainsi que des Diptérocarpacées à floraison échelonnée dans le temps formaient leurs fruits à des vitesses différentielles de façon à aboutir à un certain synchronisme (Holmes, 1942; Wood, 1956; McClure, 1966; Ashton, 1969; Medway, 1972). Une telle périodicité ne doit entretenir qu'un petit nombre de prédateurs de fruits, communs toutefois, et accroître ainsi la proportion de semences qui survivent. Au niveau génétique, une spécialisation biochimique pourrait maintenir une grande spécificité proie-prédateur et, par suite, une prédation générale plus faible (Janzen, 1974).

Les études menées en Afrique sur la fructification sont très éparées. On trouvera des renseignements dans les travaux floristiques de Capon (1947) pour le Zaïre, et surtout de De la Mensbrughe (1966) pour la Côte-d'Ivoire. Les connaissances acquises concernent le rythme de fructification : 2 fois par an, 1 fois par an, 1 fois tous les 3 ou 4 ans ; la période de fructification maximale se situe au cours de la grande saison sèche, soit de décembre à mars (Côte-d'Ivoire). Les périodes de fructification de près de 350 espèces ont été relevées pour la Côte-d'Ivoire (De la Mensbrughe 1966). Les essences à fructifications nombreuses et abondantes sont en principe favorisées. Les espèces à gros fruits, makoré par exemple, en donnent peu ; leur multiplication est donc plus réduite. La dissémination des graines est assurée par des agents externes ou non et les animaux ont une action néfaste, s'ils se nourrissent des graines, ou favorable, s'ils aident à la dissémination et accélèrent la germination.

Chorologie

Beaucoup d'espèces caractéristiques du stade évolué (phase adulte) de la forêt ne possèdent aucun moyen connu de dissémination, leurs fruits tombant sous le houppier ou dans un proche rayon de celui-ci. Cela provoque des rassemblements de plantules et une répétition possible de la

1. Il s'agit du terme *mesic* qui désigne, dans la nomenclature américaine, des sols dont la température moyenne annuelle est comprise entre 8 et 15 °C et où, à 50 cm, la différence entre les températures estivale et hivernale est supérieure à 5 °C. Voir : *Soil taxonomy: basic system of soil classification for making and interpreting soil surveys*. Washington, D. C., USDA, Soil Conservation Service, Agricultural Handbook n° 436, 1975, 754 p.

composition floristique dans le temps ; en favorisant une endogamie temporaire chez quelques individus partageant une parenté commune, cela peut aussi conduire à une rapide diversification d'écotypes (Ashton, 1969). Cependant, pour quelques espèces, on a noté qu'une prédation spécifique, en dispersant au loin les diaspores, favorisait la survie des plantules (Janzen, 1970).

Beaucoup de diaspores sont zoochores : disséminées surtout par des singes ou d'autres mammifères arboricoles et des oiseaux. Les fruits sont généralement très colorés à maturité, souvent rouges mais aussi noirs, blancs, jaunes ou bleus. Ils possèdent souvent un péricarpe, un mésocarpe, un endocarpe charnu ou bien des arilles ou arillodes qui, après déhiscence de l'enveloppe protectrice sèche, laissent voir une partie interne colorée et juteuse (Corner, 1949, 1952, 1956). Les graines elles-mêmes sont souvent toxiques et elles sont rejetées ou bien ingérées sans dommages par l'organisme vecteur (Ridley, 1930). Ce mode de dissémination plus large peut être associé à des taux de spéciation plus faibles (Ashton, 1969) et à des variations locales de la composition floristique d'un type de forêt (Rollet, 1974). Cela n'implique pas une alternance régulière d'associations répétitives comme le pensait Aubréville (1938), car on n'en a pas la preuve nette dans les forêts naturelles non perturbées.

Dormance

En général, les graines des essences caractéristiques du stade évolué (phase adulte) n'ont pas de période de dormance bien que Koopman et Verhoef (1938) aient trouvé que les graines de *Eusideroxylon zwageri* conservaient un bon pouvoir germinatif au bout d'un an. Quelques petites graines anémochores de *Koompassia malaccensis* et de *Dyera costulata* ont respectivement germé 56 et 130 jours après leur semis (Wyatt-Smith, 1963) ; au contraire, la dormance des graines de Diptérocarpacées n'a pu être allongée que de quatre semaines par la seule dessiccation ou en combinant dessiccation et refroidissement (Tang, 1971 ; Tang et Tamari, 1973). Les graines des essences africaines *Terminalia ivorensis* et *Triplochiton scleroxylon* ne sont plus viables après un quelconque stockage ; la période de dormance des graines de 350 espèces ligneuses provenant de divers milieux de la Côte-d'Ivoire varie entre moins de deux semaines et trois ans (De La Mensbruge, 1966).

Germination et implantation

C'est entre la floraison et l'implantation des semis que la mortalité est la plus forte et il est capital de l'évaluer correctement si l'on veut mettre en place des méthodes satisfaisantes de régénération naturelle des forêts exploitées (Wyatt-Smith, 1963). On ne sait cependant pas dans quelle mesure la mortalité est davantage fonction du hasard que de facteurs sélectifs particuliers. Les conditions de germination et d'installation des essences du stock évolué de la forêt sont presque toujours très étroites et c'est ce qui

gêne surtout leur réinstallation après l'abattage de la forêt (Gómez-Pompa *et al.*, 1972). L'humidité nécessaire à la réussite de la germination est souvent très variable d'une espèce à l'autre ; cela peut expliquer les variations spatiales intra- et interspécifiques de la composition floristique de la forêt. Brunck (*in* De La Mensbruge, 1966) a constaté que les graines d'okoumé ouest-africain (*Aucoumea klaineana*) ne germaient plus si l'humidité relative variait de plus de 8 % ; il est cependant possible de les conserver plusieurs années en abaissant à la fois la température et l'humidité (se reporter aux forêts des régions à alternance saisonnière). Burgess (non publié) a pu montrer que les graines de *Shorea curtisii*, espèce émergente des forêts malaises de crête, avaient besoin pour germer d'une humidité plus forte que celles de *S. leprosula* et *S. parvifolia* sur les collines. Après son installation, *Shorea curtisii* était plus tolérante à de faibles intensités lumineuses et pouvait donc bien se régénérer sous l'épaisse couverture produite par *Eugeissona tristis*, palmier sans stipe, qui abonde dans les mêmes stations et qui crée des conditions d'humidité et d'éclairement telles que seule cette espèce de *Shorea* est capable de survivre et de se développer. Pour s'installer avec succès sur des sols de régime thermique quasi tempéré, les essences du stade évolué ont besoin d'une humidité constante ; un faible éclairement n'est pas un facteur limitant et il est certain que les jeunes plants ont en général besoin d'ombre pour ne pas se dessécher.

La prédation est un facteur de sélection important. Dans les forêts de Budongo en Ouganda, Synnott (1973) a étudié la régénération d'*Entandrophragma utile* sous un couvert forestier évolué de *Cynometra alexandri*, *Entandrophragma* spp. et *Khaya* spp. Lors d'expériences de chute de graines simulées, environ 40 % d'entre elles étaient mangées par les rongeurs avant ou juste après la germination, et près de 30 % des jeunes plants étaient broutés par les antilopes dans les deux années suivantes. La pourriture des graines, les dégradations causées par les champignons et les insectes étaient responsables, avec la dessiccation, d'autres pertes. Au bout de deux ans, le taux de survie était de 2 %. Chan (non publié) a observé que 83 % des fleurs ne formaient pas de graines chez *Shorea ovalis* Korth., probablement à la suite d'une pollinisation défectueuse ; plus de 90 % des graines néanmoins formées étaient attaquées sur place par un seul insecte prédateur et trois autres insectes détérioraient 16 % de celles qui parvenaient au sol. Il a également observé que la prédation diminuait à mesure qu'on s'éloignait du pied mère. Ces prédateurs ne montrent pas une spécificité à l'égard de l'hôte, mais c'est le cas dans d'autres situations et l'on examinera plus loin leur importance comme agents du maintien de la diversité.

On ne possède pas de données comparées sur la germination et l'installation des plantules dans différents types de forêt. On n'a pas trouvé de différences notables quant à la biologie de la fructification entre diverses forêts croissant dans des stations fertiles moyennement et bien arrosées. Dans les stations aux sols pauvres et surtout xériques (crêtes et podzols), on note une augmentation des espèces aux diaspores sèches, déhiscents, à petites graines et anémochores, comme celles appartenant aux genres *Cra-*

toxylon, *Austrobuxus*, *Ctenolophon*, *Allantosperrum*, *Axinnandra*, *Agathis* et *Casuarina* en Asie du Sud-Est. Cette situation est prévisible dans les milieux plus ventilés et dont les conditions d'éclairement au sol permettent un départ rapide de la photosynthèse.

La microflore de la rhizosphère est un autre aspect important et mal étudié. On sait très bien maintenant (Edmiston in Odum et Pigeon, 1970) que beaucoup de familles de la pluvisylve sont associées à des mycorhizes (des Diptérocarpacées par exemple, certaines Tiliacées, des Sterculiacées aux mycorhizes ectotrophes et des Myrtacées aux mycorhizes vésiculaires et arbusculaires). Comme dans la zone tempérée, les mycorhizes sont plus répandues et jouent un rôle physiologique plus important dans les sols pauvres. Elles pourraient être un facteur déterminant de la composition spécifique, au moment de l'installation des plantules.

La production, la dissémination, la dormance des graines et les problèmes d'installation des semis semblent être comparables pour les lianes et les arbres, mais ils sont nettement différents pour les épiphytes qui produisent généralement de petites graines avec peu de réserves, disséminées aussi bien par les mouvements de l'air que par les animaux.

L'intérêt de la blastogénie (étude de la germination) dans les études de systématique végétale amène à une meilleure compréhension des espèces, des genres et de leur phylogénie. Dans l'étude des Cynometreae et Amherstieae (Caesalpinioideae) africaines, Léonard constate qu'il y a une nette corrélation entre les caractères morphologiques et les caractères blastogéniques. Cette très importante donnée mérite d'être soulignée.

Physiologie de la régénération

Du fait de l'abondance de leurs graines et de leur forte production périodique de fruits, les pluvisylves sont caractérisées par une forte densité de semis et de jeunes plants dont la répartition est irrégulière et souvent groupée. Cette caractéristique importante en sylviculture a été observée pour les forêts mélangées à Diptérocarpacées de la Malaisie occidentale (De Leeuw, 1936 ; Soepono et Ardiwinata, 1957 ; Wyatt-Smith, 1963), dans les forêts mélangées de plaine de l'Irian (Loekito et Hardjono, 1965), au Venezuela (Rollet, 1974), au Suriname (Schulz, 1960), à Trinidad (Beard, 1946), dans les forêts mélangées marécageuses de Sumatra (Rakoén, 1955), dans les forêts à *Araucaria* de Nouvelle-Guinée (Gray, 1975) et dans les *heath forests* de Kalimantan (Soebidja, 1955). Les exemples africains manquent. Toutes les espèces n'obéissent cependant pas à cette règle, surtout dans les forêts édaphiques subclimatiques dominées par une seule espèce comme, par exemple, *Hopea mengarawan* Miq. à Sumatra (Thorenaer, 1924) et *Shorea albida* Sym. à Sarawak (Anderson, 1961). Le système uniforme de régénération des forêts à Diptérocarpacées de basse altitude de Malaisie (*Malayan uniform system*) repose sur cette hypothèse. Néanmoins, l'immense majorité des plantules meurt dans les premières années qui suivent

la chute des fruits. Les survivants peuvent être en partie ceux qui, par chance ou à cause de leur génotype, sont capables de résister à la concurrence au niveau des systèmes radicaux. On sait qu'une augmentation de l'éclairement à la suite d'une ouverture partielle de la canopée provoque une rapide élévation des plantules ; beaucoup d'entre elles peuvent cependant jaunir et ne plus croître en cas d'abattage du couvert forestier. Wadsworth et Lawton (1968) ont étudié les effets de l'intensité d'éclairement sur la croissance des plantules de certaines essences forestières tropicales ; ils ont conclu que la seule espèce susceptible d'avoir une croissance valable sous un éclairement égal à 1 % seulement du rayonnement diurne était *Khaya grandifolia* et que *Pinus caribaea* était l'espèce la moins adaptée à l'ombre. Sunderland (non publié) a comparé les intensités photosynthétique et respiratoire de *Shorea maxwelliana*, espèce sciaphile à croissance lente de Malaisie, à celles de *Shorea leprosula*, espèce héliophile à croissance rapide typique du stade évolué. Il a montré que :

Aucune d'elles n'était capable d'assimiler plus qu'elle ne respirait en l'absence d'un bon éclairement ;

La réaction stomatique des deux était immédiate, les stomates restant fermés à l'ombre et s'ouvrant en quelques secondes sous l'effet d'un rayon de soleil ;

L'espèce sciaphile avait un point de compensation inférieur mais elle n'avait pas une intensité photosynthétique aussi élevée que celle de l'espèce héliophile placée en plein soleil.

Certains auteurs (Brown et Matthews, 1914 ; Richards, 1952) interprètent le stade relativement jeune de certaines espèces des Philippines comme une période de « dormance » permettant à des espèces héliophiles de survivre à l'ombre, sans croissance notable, jusqu'à l'apparition d'une trouée. Cette période de « dormance » ne semble pas exister en Amazonie ; il est probable que les données obtenues ailleurs soient mal interprétées du fait de la confusion d'observations faites dans des forêts évoluées ou dans des coupes et sur des espèces héliophiles ou sciaphiles.

L'architecture du houppier, la disposition et l'anatomie des feuilles des arbres et des jeunes plants du sous-bois sont conformes aux résultats obtenus par Sunderland. Le houppier est diffus, plus haut que large, et possède donc un indice de surface foliaire élevé. Les feuilles sont en général horizontales, minces, plus grandes que celles de la canopée ; elles ont un acumen et un pétiole longs et étroits. Le renouvellement des feuilles est progressif et celles-ci semblent vivre plus longtemps que dans la canopée ; l'élévation continue des rameaux n'est pas courante, mais cependant plus fréquente que dans la canopée.

Quand ils ont dépassé le stade de jeune plant, les arbres cessent parfois de répondre aux variations existant dans la canopée, au-dessus et autour de leur houppier ; cela a été à la fois observé en Afrique occidentale (Lowe, 1968) et aux îles Salomon (Whitmore, 1974), et explique pourquoi les systèmes de coupe sélective et d'éclaircies d'amélioration n'ont jamais pu réussir.

Diversité spécifique

Le tableau 1 rappelle les définitions et les généralisations concernant la diversité spécifique et génétique (voir aussi les chapitres 4 et 5).

La diversité spécifique intrinsèque, celle des arbres en particulier, gêne l'interprétation de la sélection naturelle dans les forêts tropicales et partant celle de leur dynamique et de leur génétique. Janzen (1970, 1971) a insisté sur la diversité biochimique (phytotoxines) des arbres des synusies de la pluviisylve ; il l'a interprétée comme la conséquence de pressions de prédation (s'exerçant surtout sur les graines, les plantules et les jeunes plants) déterminant la coévolution des prédateurs et de leurs hôtes de façon très spécifique (voir aussi Connell, 1970 ; Wilson et Janzen, 1972 ; Center et Johnson, 1974). Cela engendre un mécanisme d'ajustement des densités qui pourrait expliquer la complémentarité écologique dans l'espace des espèces arborées de la pluviisylve et représenter un phénomène de sélection naturelle qui n'apparaît pas dans les distributions spatiales et les associations récurrentes. L'époque de l'attaque du prédateur ou du ravageur et son comportement alimentaire peuvent cependant modifier la répartition des survivants et, par conséquent, les modalités de variation des peuplements ligneux et, à long terme, leur génécologie. Les travaux de Janzen et d'autres chercheurs ont surtout porté sur des arbres appartenant à des genres différents dans les régions tropicales à alternance saisonnière ; il ne semble pas qu'il y ait de différences biochimiques et de spécificité au niveau de l'hôte entre espèces sympatriques appartenant à des genres importants ; c'est ainsi que cette spécificité n'existe pas chez les coléoptères prédateurs des fruits de Diptérocarpacées (Daljeet Singh, 1974). D'où l'hypothèse que le processus de

spéciation chez les arbres est généralement, peut-être toujours (Ashton, 1969), allopatrique en réponse à des pressions de sélection plus classiques, mais que les différences biochimiques au niveau des genres et des familles maintiennent la diversité floristique de ces forêts. Cette hypothèse repose cependant sur des preuves indirectes provenant du comportement d'espèces particulières poussant en monoculture (Harper, 1969 ; Janzen, 1971) ou dans des zones protégées de leurs prédateurs naturels Janzen (1974) a aussi observé qu'on trouvait plus de phytotoxines dans les sols pauvres et lorsque la forêt avait atteint le stade évolué. La diversité spécifique est cependant maximale sur les sols de qualité moyenne ou médiocre (Ashton, non publié). L'instabilité écologique de la dominance monospécifique qu'on peut trouver sur les sols déficients est démontrée par l'augmentation de la fréquence des épidémies causées par un défoliateur s'attaquant aux peuplements purs de *Shorea albida* (Diptérocarpacées) des tourbières marécageuses de Bornéo (Anderson, 1961). *Hevea brasiliensis* est un des exemples sur lesquels on possède le plus de renseignements ; il en existe de bonnes plantations monospécifiques en Malaisie, mais dans son pays d'origine, le Brésil, des épidémies de ravageurs autorisent seulement des plantations mixtes (Purseglove, 1968 ; Harper, 1969). De même, au Queensland, la monoculture de certaines espèces de la pluviisylve n'a pu réussir à cause des dommages causés aux plantules par les rats, les insectes et les maladies fongiques (Webb, 1968).

Webb *et al.* (1967) ont fait des recherches sur l'échec de la monoculture de *Grevillea robusta*, espèce de pluviisylve, dans l'est de l'Australie ; ils ont montré que les radicules actives inhibaient la croissance de leurs propres plantules. Certains exsudats foliaires produisaient aussi le même résultat. Au Brésil, les plantations de *Dinizzia excelsa*

TABLEAU 1. Diversités spécifique et génétique

Définition

Diversité spécifique : nombre d'espèces par unité de surface.

Diversité génétique : nombre d'allèles par locus pour une population donnée.

Généralisations

1. La diversité spécifique et la diversité génétique sont toutes deux élevées dans des zones variées du point de vue géologique.
2. Lorsque la latitude augmente, la diversité spécifique décroît et la diversité génétique croît.
3. L'hétérogénéité spatiale favorise une sélection par à-coups et donc la spéciation ; les diversités spécifique et génétique sont grandes.
4. Les diversités spécifique et génétique augmentent lorsqu'on se rapproche des écotones et des interfaces dans le milieu physique.
5. Les espèces terrestres ont tendance à présenter une diversité génétique plus élevée que les espèces insulaires.
6. Théorie du temps géologique : plus une région est ancienne sur le plan géologique, plus la diversité spécifique y est grande.
7. Théorie du temps écologique : après une perturbation du milieu, la diversité spécifique augmente avec le temps.
8. Lors des successions, la diversité spécifique augmente d'abord, puis décroît à mesure qu'on se rapproche du climax.

donnaient naissance en dix ans à un humus très noir et très acide qui autorise dans le sous-bois la croissance d'espèces très spécialisées. De même, *Simaruba amara* et *Bertholletia excelsa* qui semblent avoir une régénération très difficile ou nulle sous leur propre couvert, pourraient produire une litière contenant des autotoxines. En Afrique occidentale, Mangenot (1958) a noté aussi l'absence de régénération sous *Scaphopetalum amoenum*. D'autres espèces de la

pluviisylve, dites non grégaires, ont un comportement analogue, aussi bien en plantation monospécifique qu'en conditions naturelles. Si l'on trouvait dans la nature une confirmation générale de ces résultats, cela apporterait la preuve de changements cycliques à long terme en accord avec la théorie d'Aubréville (1938).

Ashton (1964) a noté à Brunei une dégradation probable à longue échéance de la forêt primaire ; il a observé

l'existence de manchons de sol décoloré autour des racines principales de *Dryobalanops aromatica* (Diptérocarpacées), dont les feuilles sont riches en phénols. De tels changements à long terme sont peut-être universels sur les terrains stables des tropiques hyperhumides, mais ne se prêtent pas à des recherches approfondies.

Variations altitudinales

L'évolution des forêts de montagne a été peu étudiée et il n'en existe que peu d'analyses comparées. Bien qu'Ashton ait observé une diminution de la croissance avec l'altitude on prétend généralement que l'inverse est vrai d'après les travaux faits en Afrique ; dans ce cas, cependant, l'augmentation de la croissance avec l'altitude correspondrait en partie à une élévation de l'humidité et à un caractère saisonnier moins marqué de la pluviosité dans les montagnes des régions tropicales à alternance saisonnière (voir chapitre 4).

Dans la zone des nuages et dans des conditions de très forte humidité, les arbres rabougris se couvrent d'hépatiques et d'autres épiphytes. Ces hépatiques forment une masse spongieuse au pied des grands arbres, s'élargissant et s'unissant jusqu'à ce que sol et strate arborée se distinguent mal l'un de l'autre. Des animaux terrestres entretiennent des rigoles, surtout le long des crêtes, dans lesquelles la litière s'accumule et empêche le développement des mousses. L'installation des jeunes plants peut donc se faire sur deux substrats totalement différents qui n'offrent pas les mêmes chances de survie aux différentes espèces.

Aucun arbre de la pluviisylve ne résiste au gel lorsqu'il est jeune. Aux altitudes où les gelées deviennent fréquentes, la forêt cède le pas aux prairies altimontaines dans lesquelles des espèces ligneuses pachycaules, non forestières et très spécialisées, forment des populations diffuses (*Cyathea* en Nouvelle-Guinée, *Rhododendron zeylanicum* à Sri Lanka, des Broméliacées dans les Andes, des Composées et des lobélies en Afrique et en Amérique du Sud, etc.). La lisière forêt-prairie est nette et souvent accentuée par les feux. A l'altitude limite de la forêt, la canopée est uniforme mais dense et semble protéger du gel le sous-bois.

Forêts exposées aux vents

Dans certaines régions, le climat hyperhumide est modifié par les alizés porteurs de pluie qui soufflent pendant plusieurs mois de l'année ; ils sont caractérisés par leur constance et sont souvent assez violents. A ce climat correspond une forêt dense basse et schérophylle, où les émergents, s'ils sont présents, se dressent à peine au-dessus de la canopée. Les houppiers sont en général de petite taille et laissent entre eux de larges espaces dus aux vents. Ces forêts ne doivent pas être confondues avec les forêts des zones soumises aux tornades et ouragans.

Phases d'ouverture et de reconstitution

En dehors de la mort totale ou partielle de certains individus de la canopée, la forêt ne possède pas de mécanisme

intrinsèque capable d'engendrer autre chose qu'une variation phénologique. La canopée aurait alors un recouvrement total et seules les plantules sciaphiles pourraient croître au-dessous. Une situation aussi statique n'apparaît évidemment jamais, car la continuité de la canopée est toujours interrompue par deux sortes de perturbations. L'une concerne l'environnement immédiat d'un individu et provient de la chute d'une branche maîtresse ou d'un arbre sénescant miné par la vieillesse ou la maladie. L'autre résulte de certains phénomènes naturels, comme les tempêtes ou les glissements de terrain, ou même de l'action de grands mammifères. La rupture consécutive de la canopée est alors l'occasion d'un changement. La canopée adulte possède une hétérogénéité intrinsèque et les clairières sont plus ou moins indéterminées ; mais, dans les forêts dominées par une seule espèce, il est possible d'apprécier l'étendue totale de ces clairières.

On possède peu de données quantitatives sur la régénération naturelle dans les clairières et l'on s'accorde donc mal sur les facteurs qui influent sur le résultat du processus. Van Steenis (1958) pense que le hasard joue un grand rôle dans la plupart des cas et que les agrégats monospécifiques ne résultent que de la présence d'un pied mère à proximité d'une clairière nouvellement créée dans la canopée. Poore (1968) a suggéré que, dans ces trouées, la régénération reposait d'abord sur des semis et des jeunes plants déjà installés au moment de la formation de la trouée ; la présence de semis et de jeunes plants déterminés dépend évidemment de plusieurs facteurs comme la proximité des parents, l'efficacité du mode de dissémination, la dormance, la périodicité de la floraison et de la fructification et du degré de sciaphilie. Webb *et al.* (1972) ont conclu que beaucoup de facteurs affectaient la composition finale de la clairière et que ce résultat était surtout aléatoire. De nombreuses études complémentaires sont nécessaires pour comparer l'importance des divers facteurs susceptibles d'affecter la composition spécifique finale des clairières.

La taille de ces clairières ou trouées varie de quelques mètres carrés à plusieurs hectares. Elle conditionne le type de régénération, l'intensité et le sens du changement entraîné par cette perturbation.

Petites clairières

Ce sont les plus fréquentes dans les forêts peu exposées aux vents violents, aux glissements de terrain ou à d'autres catastrophes naturelles non prévisibles. Deux phénomènes en sont principalement la cause :

1. Mort naturelle d'arbres émergents ou appartenant à la canopée. En règle générale, le houppier meurt par suite du pourrissement interne du tronc, puis tombe en créant une trouée plus ou moins étroite à travers la canopée.

2. La foudre. Ce sont généralement les émergents qui sont frappés et qui meurent immédiatement. Les jeunes plants et les individus du sous-bois sont aussi tués et quelques arbres de la canopée peuvent l'être en partie ou totalement dans un rayon de 20 m autour de la base du tronc atteint ; on pense que cela résulterait de la transmission du

choc par les racines. Ils tombent généralement de la même manière que les autres arbres morts. La foudre produit donc des dégâts plus graves que le premier phénomène, mais les trouées sont du même ordre de grandeur.

Le mode de régénération est assez différent dans les deux cas :

1. Les jeunes plants ne sont pas tués et réagissent rapidement à l'augmentation de l'éclairement par une élongation. La dominance apicale se conserve jusqu'à ce que l'individu dominant émerge de la canopée principale; il adopte alors une ramification sympodiale, généralement accompagnée de l'épanouissement des fleurs (voir cependant Hallé et Oldeman, 1970), qui aboutit à la forme définitive du houppier. Pendant ce temps, la concurrence réduit le nombre de pieds poussant dans la trouée. Bien que des essences strictement caractéristiques du stade évolué occupent ces petites clairières, les espèces à croissance rapide (comme *Shorea leprosula*) sont avantagées et les essences sciaphiles, à croissance lente, se frayent un passage vers la canopée principale à l'ombre de celle-ci. Il est donc peu probable que ces petites clairières entraînent des modifications immédiates dans la composition floristique globale de la canopée. Cependant, en l'absence de données démontrant qu'un individu de la canopée est remplacé par un autre de la même espèce, il est probable que la régénération dans ces petites clairières entraînera une modification de la répartition horizontale des espèces de la canopée. Sur une longue période, la régénération y produit une canopée composée par un flux d'espèces appartenant au stade évolué. Cette régénération continue d'espèces sciaphiles dans les petites clairières a été décrite par Van Steenis (1958) et qualifiée de diffuse.

2. En tombant, la foudre élimine toute régénération existante. Les clairières ainsi constituées demeurent souvent vides pendant de longues périodes, et peuvent même devenir semi-permanentes dans les stations qui sont, pour des raisons physiographiques, fréquemment frappées par la foudre. Généralement, les trouées sont d'abord colonisées par des plantes herbacées, y compris *Pandanus* spp., des graminées forestières et des fougères, puis par les germinations et les plantules des espèces plus héliophiles du stade évolué, accompagnées parfois de quelques espèces ligneuses pionnières, généralement transitoires.

Grandes clairières

Elles peuvent être provoquées par un certain nombre de facteurs naturels comme les coups de vent localisés, les glissements de terrain, les éruptions volcaniques et les typhons (pour les deux derniers, voir plus loin le paragraphe sur les catastrophes occasionnelles). Le premier et le dernier phénomène différent des autres en ce qu'ils n'éliminent pas la régénération. Les grandes clairières se distinguent fondamentalement des petites trouées par leur durée et par la quantité de lumière qu'elles laissent pénétrer dans les strates inférieures. Elles ne peuvent se combler que par des individus appartenant à une strate inférieure et il est possible qu'une plantule puisse se développer jusqu'à atteindre la canopée, avec un houppier recevant en

permanence la lumière incidente. Les forestiers y reconnaissent les conditions optimales de croissance des plantules et des jeunes plants et tâchent alors de les reproduire. En ouvrant la canopée d'une pluvisylve en Ouganda, Philip (1968) a pu augmenter la régénération des espèces héliophiles, y compris les essences intéressantes appartenant à la famille des Méliacées, alors que dans la forêt intacte les plantules appartenaient surtout à des espèces très sciaphiles. Le fait que la régénération des Méliacées ait lieu dans de jeunes communautés mélangées à la lisière forestière confirme l'opinion de Eggeling (1947) et celle de beaucoup de chercheurs en Afrique occidentale, qui pensent que les forêts riches en acajous sont secondaires. Comme le sous-bois n'est pas détruit, le sol est rapidement recouvert et les plantules survivantes appartenant au stade évolué sont souvent dépassées par des arbres et des lianes ligneuses à croissance rapide se rattachant à un élément floristique forestier distinct, souvent appelés pionniers ou « nomades biologiques » (Van Steenis, 1958). Ces derniers constituent le premier stade des successions à l'intérieur de la forêt et dominent les successions précoces quand le sol a été gratté.

D'après les expériences faites par Keay (1960) au Nigéria, les graines de beaucoup d'espèces pionnières seraient photosensibles et resteraient dormantes dans le sol, à l'ombre, pendant de longues périodes. Cette expérience simple mais importante, doit être répétée et étendue, car les résultats, s'ils sont corrects, permettent de mieux prédire la composition spécifique des premiers stades de reconstitution.

Les espèces pionnières sont caractérisées par les propriétés suivantes :

Graines légères (< 1 mg, par exemple, chez *Musanga cecropioides* et *Anthocephalus chinensis*), possédant peu de réserves et bien disséminées par le vent et les oiseaux; Graines dormantes; cela demande à être mieux connu, quoique certainement exact pour *Anthocephalus chinensis* et *Albizia falcataria*;

Germination provoquée par la lumière et/ou la température, ce qui doit être encore précisé par des expériences complémentaires (voir Olatoye, 1968);

Photosynthèse apparaissant aussitôt après la germination; Rapide départ d'une phase de croissance logarithmique et sa poursuite jusqu'à une mort plus ou moins brutale;

Croissance impliquant la formation de nombreux rameaux verticaux ou inclinés, vigoureux et puissants, portant de grandes feuilles et formant une canopée dense d'une seule strate; cela élimine dès le début d'autres plantes concurrentes et porte la température au maximum au cœur de la journée et donc, en même temps, l'intensité de la transpiration et de la photosynthèse; cela mérite une étude physiologique approfondie (Combe et Hadfield, 1962);

Feuilles changeant d'orientation au cours de la journée afin de réduire le degré d'insolation;

Vitesses de croissance élevées;

Pour quelques espèces, accumulation des éléments nutritifs des horizons supérieurs du sol dans les feuilles et parfois dans la litière, par exemple, K chez *Musa* et

Manihot et *P* chez *Mallotus resinoides* (Sajise, communication personnelle);

Fréquente association avec des fourmis; cela peut augmenter les éléments nutritifs par l'intermédiaire des excréta, protéger des herbivores les feuilles souvent non toxiques et même éliminer directement les lianes envahissantes qui, dans le cas contraire, pourraient étouffer les houppiers (Janzen, 1969);

Floraison rapide, plus ou moins continue; forte production de fruits;

Intolérance à l'ombre;

Faible durée de vie.

On peut citer parmi les arbres, *Musanga* en Afrique mais aussi *Macaranga* spp., *Dillenia suffruticosa*, *Mallotus paniculatus* en Asie du Sud-Est; *Cecropia* en Amérique du Sud et, parmi les lianes, *Uncaria*, *Marremia* et *Ipomoea* en Asie du Sud-Est.

Dans cet enchevêtrement, bon nombre d'espèces du stade évolué survivent. Au bout d'un certain temps, ne dépassant pas quinze ans chez *Homalanthus* (Kellman, 1970), les espèces pionnières commencent à mourir, souvent après que leurs vigoureuses branches ascendantes se sont brisées sous leur propre poids. Les espèces du stade évolué peuvent alors prendre le dessus, mais elles sont souvent précédées par un autre groupe d'espèces arborées, plus ou moins distinct, qui atteignent leur développement maximal dans les dernières phases de la succession et sont caractérisées par :

Une dominance apicale permettant une rapide élongation (certains individus peuvent parfois devenir émergents);

Des branches horizontales portant de grandes feuilles de forme semi-losangique, disposées en couches denses superposées, plus ou moins distantes;

Des vitesses de croissance élevées;

Des systèmes raciaux profonds, avec des racines principales puissantes;

Une forte activité fixatrice d'azote chez certaines espèces comme *Anthocephalus chinensis* (au niveau des feuilles) et *Albizia* (au niveau des racines); ce point mérite d'être approfondi;

Une intolérance à l'ombre;

Une durée de vie moyenne, dépassant quelquefois cent ans. Ce groupe partage la plupart des caractères des espèces pionnières, mais ses éléments se montrent souvent plus tolérants à l'ombre. Beaucoup d'espèces sont caducifoliées pendant de courtes périodes (par exemple *Octomeles*, *Terminalia*, *Bombax*, *Ceiba*, *Alstonia* et *Sterculia* spp.). La taille et la disposition des feuilles s'associent pour favoriser au maximum les intensités d'assimilation à l'intérieur du houppier et accélérer l'élongation. Au stade évolué, les houppiers sont hémisphériques, assez diffus, et produisent un microclimat favorable au développement des espèces. Les arbres de cette synusie particulière, avec leurs racines absorbantes profondes et peut-être une très active fixation d'azote, semblent jouer un rôle important dans le rétablissement de la fertilité du sol et du cycle des éléments minéraux en forêt. Chez les genres *Albizia* et *Samanea* (Légumineuses), par exemple, le rameau principal peut parfois devenir horizontal par transfert de la dominance apicale

vers un rameau axillaire; leurs folioles changent de position au cours de la journée pour réduire le rayonnement incident au minimum.

Les divers stades évoqués (stade pionnier, dernières séries de la succession, stade évolué) dépendent de toute une gamme de caractéristiques biologiques. Dans les conditions naturelles, cette gamme n'est évidemment pas discontinue et les divers arrangements possibles autorisent toutes sortes de tactiques de croissance liées à la lumière et à la concurrence; cela ajoute une dimension supplémentaire et subtile aux processus de sélection naturelle qui conditionnent les modalités de variation intrinsèques de la forêt. Ainsi, *Homalanthus*, *Trema*, *Muntingia* et *Anthocephalus* combinent la longévité des pionniers à l'architecture du houppier des espèces des dernières séries de la succession; par ailleurs, la distinction entre ces dernières espèces et celles, héliophiles, du stade évolué n'est pas toujours claire (chez *Terminalia*, *Alstonia*, *Dyera* et *Pterocymbium* spp., par exemple). D'un autre côté, les espèces du stade évolué continuent de régénérer avec seulement de faibles perturbations naturelles; cette régénération est cyclique à l'intérieur de ce groupe d'espèces vicariantes et la composition de la canopée adulte devient, dans ce sens, déterminée. Au contraire, les dernières espèces secondaires ne peuvent survivre sans une perturbation notable, et leur répartition se fait au hasard chez celles ne présentant pas une dormance des graines; de petits peuplements monospécifiques peuvent alors apparaître.

La fréquence et l'étendue des glissements de terrain et des effondrements qui provoquent de larges clairières dans lesquelles le sol et la végétation sont totalement détruits sont liées à des facteurs tels que l'intensité des pluies, la pente, l'angle des couches (si la roche-mère est sédimentaire), les propriétés physiques du sol (notamment la structure) et le type de végétation. Si les tremblements de terre sont fréquents, des glissements de terrain peuvent se produire même sur des pentes modérées et la superficie de sol enlevé est beaucoup plus grande que celle emportée par des pluies torrentielles. Bien que les limites des glissements de terrain puissent rester visibles pendant de nombreuses années, la surface de sol partiellement dénudé se couvre rapidement de végétation. Le nord du Queensland enfin montre, à titre d'exemple, les conséquences de glissements de terrain. Sur des sols formés à partir de granites ou de schistes, situés sur des pentes supérieures à 15° environ, on a observé la chute de grands arbres aux racines peu profondes, surtout par grand vent et lorsque de fortes pluies avaient saturé le sol. Les arbres sont plus vulnérables et les sols plus instables quand la déclivité augmente brusquement; on a alors tendance à trouver des zones ondulées formées d'anciens cratères de racines dans des situations topographiques particulières sur les versants montagneux (Williams *et al.*, 1969a).

Dans les grandes clairières, quand le stade évolué de la forêt a totalement disparu, la dernière série de la succession est parfois envahie par des espèces principalement issues des groupements du stade évolué; celles-ci conservent leur faible vitesse de croissance et leur gamme

d'architectures de houppier, et sont caractérisées par l'efficacité de la dissémination de leurs diaspores, surtout par les animaux.

A quoi conduit une certaine composition spécifique ? Des modes de répartition particuliers à certains individus apparaissent très rapidement au cours de la régénération. Certains sont dus à des facteurs du milieu, en particulier des différences microstationnelles, d'autres à des facteurs non mésologiques comme la localisation des graines (Greig-Smith, 1952; Ross, 1954; Richards, 1955; Williams *et al.*, 1969). Il y a peu de données qui permettraient de corréliser ces types de distribution à des répartitions préexistantes dans la végétation originelle ou à des discontinuités produites par la localisation des perturbations. Jusqu'à quel point ces distributions floristiques se retrouvent-elles dans les phases successives ? Ce problème a été étudié pendant les 12 premières années de la régénération d'une forêt notophylle complexe à espèces lianescentes dans le sud-est du Queensland. Williams *et al.* (1969) ont montré que la toute première phase était caractérisée par un rapide changement d'espèces dans le temps. L'ensemble de la régénération variait en même temps, même si la distribution de ces premiers colonisateurs n'était pas due au hasard. La phase pionnière mettait en évidence des différences microstationnelles qui étaient apparues au cours du processus initial d'éclaircie. Ces distributions changeaient avec le temps. La dispersion des espèces de forêt primaire qui s'installaient n'était pas due aux variations spatiales du milieu (Webb *et al.*, 1972). Les espèces d'une phase ne semblent donc pas affecter la composition floristique des phases successives. Cependant, Williams *et al.* ont bien montré que *Lantana camara*, espèce introduite, était capable de bloquer complètement la succession, ce qui est bien connu ailleurs en région tropicale pour les forêts en cours de régénération. Les effets à long terme de l'occupation d'une station par une telle espèce sont inconnus.

Catastrophes occasionnelles

Les principaux types de catastrophes naturelles qui peuvent modifier des régions forestières entières sont les typhons et les éruptions volcaniques. Ils sont peu fréquents en Afrique mais méritent d'être signalés ici en raison de leur impact révélateur dans d'autres régions du monde. Les cyclones provoquent des vents dont la vitesse dépasse 200 km/h et leurs effets peuvent être aggravés localement par la topographie et des tourbillons ; ils se reproduisent à peu d'années d'intervalle en plusieurs endroits de la zone cyclonique, sur les bordures ouest des grands océans, à plus de 5° de l'équateur climatique (en particulier le nord-est des Philippines, Guam, le Queensland, la Mélanésie et les Caraïbes). Cette zone coïncide en partie avec celle des forêts exposées aux vents.

Les cyclones sont plus dévastateurs dans les régions où ils ne se produisent qu'à de longs intervalles. Dans le nord du Queensland, les zones de pluviersylvie particulièrement touchées par les cyclones ont été cartographiées à partir de photographies aériennes et observées par hélicoptère (Webb et Tracey, non publié). Elles se trouvent

pour la plupart à des altitudes inférieures à 700 m, au niveau des crêtes et des éperons des cordillères du corridor côtier qui accélère la vitesse des vents. Ces zones ont des formes irrégulières et leur superficie varie de moins d'un hectare à plusieurs hectares ; elles peuvent prendre la forme de bandes irrégulières et de layons de quelques centaines de mètres de large et de plusieurs kilomètres de long. Les effets des cyclones se font sentir de façon très irrégulière sur l'ensemble de la forêt ; ils défolient les grands arbres, brisent les fortes branches et déracinent surtout les espèces à enracinement superficiel ou à contreforts. La pénétration de la lumière au niveau des strates inférieures de la forêt libère les plantules jusque-là réprimées et provoque un développement dense de plantes lianescentes dans le sous-bois et jusqu'au-dessus des houppiers des arbres restés debout, formant alors de véritables colonnes de lianes. L'humus et les réserves de graines de la forêt demeurent intacts et les débris se décomposent rapidement. La canopée des pluviersylvies du nord du Queensland, endommagées de temps à autre par les cyclones, est très irrégulière, et la régénération consécutive de *Calamus* spp. et d'autres lianes héliophiles du sous-bois rend ces forêts impénétrables, d'où leur dénomination de fourrés « cycloniques ».

Bien qu'on fasse mention dans la bibliographie des effets des cyclones ou des ouragans dans les pluviersylvies (voir Webb, 1958), les relations détaillées relatives aux conséquences de nature biologique ainsi que l'évaluation quantitative de l'échelle des perturbations provoquées sont encore rares (voir cependant Whitmore, 1974). Sous-bois et régénération ne sont pas éliminés, bien que la forêt puisse présenter durant plusieurs années et peut-être même des siècles après le passage du cyclone une apparence uniforme, les espèces héliophiles étant dominantes (Wyatt-Smith, 1963 ; Whitmore, 1974, 1975). Les coups de vent et les glissements de terrain seraient, d'après Gray (1975), nécessaires à la régénération réussie et donc à la survie des peuplements de *Araucaria* spp. en Nouvelle-Guinée.

Des éruptions volcaniques se produisent dans les forêts des Philippines, de l'ouest de Java, dans certaines régions de la Papouasie - Nouvelle-Guinée et dans d'autres îles de la zone à andésites du Pacifique sud. Les effets destructeurs de tels phénomènes et la réaction de la végétation sont bien connus grâce aux travaux de Van Leuwen (1936) sur le Krakatoa. Les zones dévastées peuvent être très grandes et s'étendre sur plusieurs kilomètres carrés, mais les épisodes volcaniques ne sont que des facteurs exceptionnels quant à l'évolution de la pluviersylvie. Dans le cas extrême mais bien connu du Krakatoa, on a d'abord noté une longue phase de colonisation par des bryophytes, des fougères et parfois des graminées qui formèrent un horizon humique ; une succession lente mais normale de plantes ligneuses intervint par la suite, les espèces présentes dépendant de l'approvisionnement en graines. Quand le volcanisme se manifeste dans des pluviersylvies sises à l'intérieur des terres et que les sols sont jeunes, comme ceux dérivés de matériaux pyroclastiques en Papouasie - Nouvelle-Guinée, on observe des dominances locales d'espèces arborées appartenant aux

dernières séries de la succession. L'abondance en certains sites d'espèces comme *Anisoptera thurifera* (par exemple, sur le mont Victory, dans la Hydrographers Range, sur la côte de Ioma-Popondetta et de Morobe) et *Pometia pinnata* (par exemple, en Nouvelle-Bretagne) est peut-être liée à d'anciens épisodes de pluies de cendres volcaniques.

Galerias forestières

Des galeries forestières naturelles se trouvent au bord de l'eau. Comme dans les clairières, un fort éclaircissement atteint le sol, mais ici de façon semi-permanente. Ces conditions, notamment le long des berges, permettent le développement de nombreuses espèces ayant envahi les milieux secondarisés et de plusieurs autres également associées aux clairières.

Beaucoup d'espèces sont hydrochores ou zoochores (poissons), comme quelques *Ficus*, *Dysoxylum* spp., *Sandoricum borneense* et un nombre notable comme *Octomeles* ou *Casuarina* spp. sont pollinisées par le vent et anémochores. Les houppiers oblongs et exposés portent de grandes fleurs très voyantes.

Variations édaphiques

Cette description de l'évolution des clairières s'applique le mieux aux forêts poussant sur des sols de régime thermique tempéré, dans lesquelles les macrophylls peuvent largement dominer, même dans des clairières relativement petites et où les espèces héliophiles du stade évolué trouvent des conditions édaphiques propres à la reconquête du terrain. Du fait de la densité de la canopée, les espèces sciaiphiles à croissance lente tendent à dominer progressivement le stade évolué, car elles sont capables de survivre et de croître à l'ombre de la canopée adulte, encore à ses débuts. Ce phénomène accentue le contraste entre les clairières et le stade évolué de la forêt.

Sur des sols pauvres, squelettiques et/ou podzolisés ainsi que sur les tourbières, l'horizon superficiel se dessèche. Ce dessèchement est encore plus marqué dans les grandes clairières, en particulier lors de glissements de terrain, car l'humus s'y oxyde ou disparaît de la même façon que la forêt où se trouvent la plupart des éléments nutritifs disponibles. Bien qu'on trouve quelques macrophylls spécialisés, généralement à feuilles cireuses ou tomenteuses (comme *Ficus grossularioides* ou *Macaranga pruinosa* en Asie du Sud-Est), la plupart des espèces de ces clairières existent lors du stade évolué sur ces sols. Les principales différences entre ces deux stades sont d'ordre quantitatif, les clairières favorisant des espèces à croissance assez rapide, à forte production de graines et à bonne dissémination. Dans les grandes clairières sur sols podzolisés, le retour au stade évolué est en fait très lent; on a de bonnes raisons de penser que ces sols sont souvent appauvris irréversiblement et encore plus podzolisés (Ashton, 1964; Brünig, 1970); sur les sols podzolisés et squelettiques, la succession peut même être déviée plus ou moins définitivement vers un type de fourré.

Variations altitudinales

En dehors des observations remarquables de Kramer (1926, 1933), on ne possède pas de détails sur la phase

d'ouverture de la canopée en montagne. Ses modalités varient avec l'altitude, peut-être parce que l'eau y est moins un facteur limitant, malgré une augmentation de l'acidité du sol. La régénération de la forêt de haute altitude et des forêts rabougries des crêtes aux altitudes inférieures est tout à fait comparable à celle observée sur les sols pauvres de plaine; toutefois, la canopée conserve toujours une gamme appauvrie de macrophylls dont certaines n'existent pas en plaine. Le travail de Kramer sur la régénération dans des clairières artificielles faites dans la pluvii sylve de montagne du mont Gede, dans l'ouest de Java, a montré que celle-ci se déroulait de la même façon que dans les clairières naturelles. Il a trouvé que les dominants de la forêt primaire survivaient et croissaient correctement dans les clairières artificielles inférieures à 0,1 ha. Dans celles ayant 0,2 à 0,3 ha, la régénération et la croissance des dominants de la forêt primaire étaient réprimées par le développement dense d'espèces secondaires. La régénération ultérieure dépendait des espèces arborées et de la taille des clairières. Au bout de cinq ans, les cimes de ces espèces atteignaient le niveau inférieur du houppier des arbres survivants de la canopée adjacente.

Diversité spécifique

La diversité spécifique est partout moindre dans les clairières que dans les forêts ayant atteint leur stade évolué. Les feuilles de plusieurs espèces pionnières ou appartenant aux derniers stades de la succession (*Anthocephalus*, *Octomeles* spp., *Shorea leprosula*, par exemple) et poussant dans des sols de régime thermique tempéré ou presque, sont rapidement réduites à l'état de squelettes par les insectes herbivores. Il semble que les produits de la photosynthèse soient destinés à permettre une croissance maximale et que la longévité des feuilles importe peu; les espèces de la phase d'ouverture canalisaient moins d'énergie en vue de la production de toxines. Une preuve en est fournie par le fait bien connu que les mammifères broutent de préférence les espèces de la phase d'ouverture.

Comme au stade évolué, la flore de la phase d'ouverture s'appauvrit dans les clairières isolées de faible superficie.

Biologie et régénération des forêts de climat contrasté

Types et délimitations

On n'examinera que les seuls aspects de l'évolution des forêts de climat contrasté qui diffèrent de ceux des forêts équatoriales sempervirentes. Outre la défoliation, les deux grandes différences concernent leur phénologie, en particulier celle de la floraison et de la fructification, et leur diversité; toutes deux découlent des modalités fondamentalement différentes de leur évolution.

Dans les zones normalement occupées par la forêt hyperhumide, les collines calcaires sont couvertes de forêts

présentant des caractères saisonniers; à l'inverse, dans les zones de formations caducifoliées, des forêts de type hyperhumide peuvent se développer sur des basaltes et des alluvions fertiles. Dans les deux cas, l'évolution et la phénologie foliaire peuvent en grande partie se conformer à celles des types hyperhumides normaux, mais ces forêts restent floristiquement plus pauvres et ont souvent tendance à être dominées par une seule espèce; la floraison et la fructification sont cependant des phénomènes annuels plus prévisibles.

Le feu

La présence ou l'absence de feu a de telles conséquences fondamentales, en particulier sur la structure, la germination, l'installation des jeunes plants, la composition floristique et donc sur l'évolution des écosystèmes forestiers tropicaux qu'il faut distinguer deux types de forêts de climat contrasté: les forêts denses et les savanes. Les savanes ne sont pas considérées ici, mais elles se sont largement étendues dans les zones de forêt dense à climat contrasté, à la suite des interventions humaines, surtout sur les sols peu profonds et bien drainés.

Les effets des feux de brousse sur les forêts humides tropicales et subtropicales donnent lieu à des controverses, mais ils semblent toujours en rapport avec les activités humaines.

Le feu ne paraît pas pouvoir attaquer et détruire la forêt dense humide. Une saison exceptionnellement sèche peut cependant favoriser l'extension des feux de savane ou d'essartage voisins, ceci d'autant plus facilement que le type de forêt est moins hygrophile. Plusieurs auteurs ont signalés de telles attaques de lisière (Schnell, 1971, en Basse Guinée; Koechlin, 1961, au Congo dans les environs de Brazzaville; Devineau, 1975, dans les savanes piréforestières de Côte-d'Ivoire). Schnell, 1971, signale, toujours en Guinée mais cette fois dans la région des Monts Nimba, avoir vu, lors d'une saison exceptionnellement marquée, les feux pénétrer des fourrés secondaires, qui ne sont, normalement, pas plus inflammables que la forêt.

Dans le Sud-Ouest de Madagascar, les incendies de forêt, d'un type sec très marqué, sans abattage préalable, sont exceptionnels (Morat, 1973). Cet auteur rappelle l'incendie de la forêt de Behimane (Ankazoabo) qui s'était produit à partir d'abattis (Aubréville, 1971). Le feu, relaté par Vignal (1956), qui, dans une forêt d'altitude, s'était propagé dans la matière organique morte avant de se transmettre aux arbres, reste très exceptionnel.

Dans tous ces cas, la forme de remplacement fut une végétation secondaire.

Sous les climats saisonniers les plus humides et sous les climats hyperhumides, les feux répétés conduisent à des savanes floristiquement pauvres dominées par des espèces pérennes grossières (comme *Imperata* en Afrique, voir les chapitres 9 et 20).

Phase adulte (stade évolué)

Caractéristiques structurales de la canopée

Dans les forêts de climat très peu contrasté, la structure de la canopée typique des forêts hyperhumides est conser-

vée, avec des émergents plus ou moins isolés, une canopée principale dense et un sous-bois à plusieurs niveaux. Ces forêts se trouvent dans des régions recevant en moyenne au moins 75 mm de pluie par mois et comprennent en Afrique les pluviisylves sempervirentes. Lorsque la saison sèche s'allonge, la puissance de la forêt diminue, les émergents deviennent épars et parfois même disparaissent, la canopée devient uniforme et les épiphytes, mais non les lianes, sont moins nombreux.

Phénologie

Le domaine des forêts caducifoliées se caractérise par une seule saison sèche, plus ou moins longue. Dans le miombo, au Zaïre, Malaisse (1974) distingue cinq saisons différentes sur le plan phénologique: deux périodes sèches, une chaude suivant une fraîche et trois périodes humides, une précoce et une principale suivies d'une tardive moins nette.

Feuillage

Bien que le caractère caducifolié soit un phénomène dominant en climat tropical contrasté, il n'est pas universel et dépend d'abord de la fertilité du sol et non du climat comme on le suppose généralement. Quand cette fertilité est modérée ou élevée, la tendance à la caducité s'accroît, d'abord chez les émergents, puis dans la canopée principale et même dans l'ensemble de la forêt si la saison sèche est plus marquée.

La chute des feuilles est le principal critère d'identification des types de végétation forestière intertropicale et il est d'usage général de distinguer entre forêt sempervirente, forêt semi-décidue ou semi-caducifoliée, forêt décidue ou caducifoliée (coll. de Yamgambi, 1956) selon le degré de défoliation de l'ensemble de la forêt.

Il y a une relation évidente entre la durée et le nombre de saisons sèches et ce caractère du feuillage. Par le jeu des compensations écologiques, le sol peut compenser cette dépendance (Guillaumet et Adjanohoun, 1971).

Notons que les strates inférieures des forêts semi-décidues et même décidues ont toujours une tendance marquée à la sempervirence. Enfin il faut signaler que l'absence de synchronisme dans la chute des feuilles n'exclut pas, mais au contraire renforce, l'existence d'un rythme endogène spécifique ou même individuel ne dépendant pas du rythme des saisons.

Comme l'a observé Vidal (1966) en Indochine, la chute des feuilles précède généralement l'arrivée de la mousson, à la fois chez les plantes terrestres et chez les épiphytes. Ho (non publié) rapproche ce phénomène de l'augmentation de l'humidité atmosphérique qui intervient à ce moment-là; on a évoqué une montée de l'eau du sol par capillarité, mais on ne connaît pas de mécanisme qui pourrait l'expliquer. Chaque espèce perd ses feuilles pour une période donnée et variable selon le climat; dans une forêt, il est fréquent que des individus d'une même espèce aient des périodes de défoliation différentes (Legris et Blasco, 1972). Quand l'humidité du sol augmente, il arrive que les arbres des forêts caducifoliées ne perdent pas totalement leurs feuilles.

Sous ces climats, on note cependant l'existence de forêts sempervirentes sur des sols pauvres et drainés.

Les forêts littorales sur podzols (Leneuf et Ochs, 1956) de Côte-d'Ivoire caractérisées par *Afrolicania elaeosperma* et *Cephaelis abouabouensis* sont essentiellement sempervirentes (Guillaumet et Adjanohoun, 1971).

Au Gabon la forêt à *Piptadenia duparquetiana*, qui, bien que sempervirent, a un couvert clair, possède un sous-bois dont les feuilles jaunissent durant la saison sèche (Trochain, 1980).

Par contre les dômes granitiques ou « inselbergs » si fréquents dans certaines régions forestières sont bien souvent couronnés d'une forêt décidue à *Newboudia laevis*, *Stereospermum acuminatissimum*, *Hymenodictyon floribandum*, etc... (Adjanohoun, 1964 ; Bonardi, 1966 ; Guillaumet, 1967 ; Miège, 1955 ; Richards, 1957 ; Schnell, 1952, etc.).

On trouvera dans Taylor (1960) de nombreuses informations sur la phénologie d'arbres africains.

Morphologie et anatomie des feuilles. Les feuilles des espèces sempervirentes ont un comportement comparable à celui des forêts hyperhumides. Ferri (1963) a confirmé que ces feuilles sempervirentes continuaient à transpirer librement durant toute la saison sèche dans les cerrados brésiliens et il semble établi que même ici la régulation stomatique est faible après que les feuilles eurent atteint leur maturité.

En revanche, les feuilles des espèces caducifoliées ont des comportements variés. Au cours de leur phase feuillée en saison des pluies, beaucoup d'espèces adoptent le même type de croissance que les espèces de la phase d'ouverture des forêts hyperhumides ; cependant, à cause des fluctuations saisonnières dans la vitesse de formation du xylème et donc de sa densité, les espèces à bois tendre sont rares dans les climats plus secs. Beaucoup ont néanmoins de grandes feuilles minces, portées par des pétioles longs et fins ; elles forment plutôt des houppiers irréguliers, en forme de losange ou de dôme, que denses et aplatis comme ceux des *Bombax*, *Terminalia*, *Alstonia* spp. et des jeunes *Ceiba* spp., qui dominent dans la phase d'ouverture des forêts semi-caducifoliées de climat à peine contrasté. Il ne semble pas qu'on ait encore fait beaucoup d'observations d'ordre physiologique sur ces espèces caducifoliées, surtout au niveau des réactions stomatiques dont on peut cependant supposer la grande sensibilité. On retiendra en Afrique les recherches sur les feuilles d'ombre et de lumière, en prenant en considération des mouvements stomatiques (Lemée, 1957) la teneur en chlorophylle (Lemée, 1959) la respiration et l'anatomie (Mulher et Nielsen, 1965).

Floraison

Les études phénologiques détaillées sur la floraison en climat tropical à alternance saisonnière sont rares ; cependant, de nombreuses observations occasionnelles sont isolées ou incluses dans des rapports floristiques ou forestiers, comme celles de Capon (1947) au Zaïre et De la Mensbrugge (1966) en Côte-d'Ivoire. La plupart des arbres de ces forêts fleurissent tous les ans, la majorité après la chute des feuilles et les autres soit avant (cas général des

espèces caducifoliées) soit pendant ou après le débourrage suivant (cas général des espèces sempervirentes). La floraison a lieu en général au début ou vers la fin de la saison sèche (Vidal, 1966 ; Longman et Jenik, 1974).

En forêt dense de Côte-d'Ivoire, les floraisons seraient surtout abondantes durant la petite saison sèche (juillet-août), beaucoup plus que pendant la grande saison sèche (janvier-février). Elles redeviennent abondantes au début de la saison des pluies (mars-avril) pour diminuer ensuite en mai-juin. Certaines espèces peuvent fleurir presque toute l'année, alors que la floraison d'autres est liée à la défeuillaison. On sait que la floraison ne se produit qu'à un intervalle de plusieurs années chez certaines espèces ; d'autres peuvent fleurir 2 fois par an : *Combretodendron africanum*, *Guarea cedrata*, *Khaya ivorensis*, *Turraeanthus africanus* (Aubréville, 1938).

Il peut aussi ne pas y avoir de synchronisation entre les individus d'une même espèce et sur les branches d'un seul individu, comme chez le fromager (*Ceiba pentandra*).

Contrastant avec celles des régions équatoriales sans alternance saisonnière, plusieurs espèces, surtout mais pas seulement celles fleurissant après la chute de leurs feuilles, portent de grandes fleurs aux couleurs brillantes. Dans le miombo zaïrois, Malaisse (1974) a observé que les diverses synusies ligneuses des forêts claires semi-caducifoliées à *Brachystegia* possédaient des rythmes de floraison différents. Le sous-bois présente un maximum de floraison bien marqué pendant la saison sèche et chaude, mais certains arbustes fleurissent vers la fin de la saison des pluies ; la strate herbacée possède deux maximums dont le plus important, concernant surtout les hémicryptophytes, se situe au cœur de la saison des pluies et l'autre, bien net et intéressant les géophytes, se place à la fin de la saison sèche et chaude. Comme le note Malaisse, la floraison peut être reculée ou tassée selon la date des feux. Beaucoup d'espèces sempervirentes fleurissent irrégulièrement, mais toujours de façon synchrone, en climat hyperhumide, le font tous les ans dans les climats contrastés : c'est le cas de *Hevea brasiliensis* (Euphorbiacées), *Dipterocarpus gracilis* (Diptérocarpacées) et *Terminalia catappa* (Combrétacées). Bien qu'au niveau général des espèces la floraison soit annuelle, une partie seulement des populations de beaucoup de forêts de climat à peine contrasté fleurit chaque année, car de nombreux individus s'abstiennent souvent de fleurir pendant deux années successives. Florence (1964) a comparé la floraison et la production de graines dans six peuplements d'*Eucalyptus pilularis*, espèce tropicale australienne, et constaté qu'il y avait de larges variations de la période de floraison à l'intérieur de zones apparemment homogènes. Quand la floraison n'était pas très forte, on ne distinguait pas clairement de maximum de production de graines alors que ce dernier était net durant l'été suivant une floraison intense. Florence émet l'hypothèse que ces variations relatives à l'époque et à l'intensité de la floraison tradiraient, pour chaque espèce, la grande diversité génétique résultant de la sélection du milieu.

Triplochytton scleroxylon, espèce arborée d'Afrique occidentale, possède une floraison et une fructification périodiques. Une abondante floraison est souvent en rap-

port avec une faible pluviosité en juillet-août; elle peut être aussi liée à une défoliation par des insectes dont les pullulements peuvent évidemment dépendre du climat (Jones, 1974, 1976). Cette espèce fleurit tous les ans, mais avec une intensité très variable dans son aire de répartition. L'intensité de la floraison et de la fructification varie d'une année à l'autre dans toutes les forêts de climat contrasté (Champion et Seth, 1968). Longman et Jenik (1974) ont clairement montré l'influence de la photopériode et de la thermopériode sur la floraison et le débourrage des bourgeons foliaires dans les régions tropicales à alternance saisonnière.

Biologie de la floraison

Bawa (1974) a montré que la grande majorité des arbres des forêts semi-caducifoliées du Costa Rica étaient à fécondation croisée et possédaient souvent des mécanismes d'auto-incompatibilité. Le teck (*Tectona grandis*), espèce adaptée à une large gamme de climats et typique de la phase d'ouverture dans la partie de son aire de répartition, est allogame (Bryndum et Hedegart, 1969; Hedegart, 1976). Il convient de remarquer que l'hybridation dans les conditions naturelles et les variations morphologiques continues ne sont pas rares dans les forêts denses de climat contrasté et sont même caractéristiques de beaucoup de genres de ces forêts et des savanes, par exemple, *Brachystegia*, *Monotes* spp. en Afrique.

Il semble qu'on trouve en climat tropical à alternance saisonnière bien plus d'arbres pollinisés par des vecteurs spécialisés, de grande taille et volant loin, que dans la zone hyperhumide; parmi ces pollinisateurs il faut citer les grandes abeilles (par exemple pour *Cassia* spp. et beaucoup d'autres Légumineuses, *Tabebuia*, *Lagerstroemia* spp.) et les oiseaux (pour *Bombax*, *Butea*, *Erythrina*, *Firmiana* spp.).

Les connaissances sont incontestablement plus développées sur la biologie de la floraison des arbres tropicaux cultivés que sur celle des espèces sauvages.

Fructification

Bien que la diversité soit grande, beaucoup d'espèces se comportent comme celles du stade évolué des forêts hyperhumides; plus la saison sèche est longue, plus la production de fruits est grande (souvent grâce à une baisse de la mortalité après fécondation) et moins ils sont gros. En général, la fructification a lieu vers la fin de la saison sèche, mais on connaît de nombreuses exceptions. De La Mensbruge (1966) a noté l'époque de fructification chez 350 espèces d'une forêt semi-caducifoliée de Côte-d'Ivoire; il a trouvé qu'il y avait beaucoup plus d'espèces à fruits nombreux et petits que d'espèces donnant quelques gros fruits, mais il est possible que cela corresponde en partie au dernier stade secondaire des forêts plus humides. La production de fruits varie beaucoup d'une année à l'autre: Malaisie (non publié) avait récolté 160 kg/ha de fruits (matière sèche) dans le miombo zaïrois en 1968, et 2 t/ha en 1972, année très sèche et ensoleillée faisant suite à une année pluvieuse. On ne connaît pas d'exemple de développement

embryonnaire irrégulier dans les forêts caducifoliées; on a cependant trouvé des cas de polyembryonie chez la Diptérocarpacée sempervirente *Hopea odorata* des forêts ripicoles indochinoises (Maury, 1970).

Chorologie

Il y a moins de fruits charnus dans les régions où la saison sèche est plus marquée. En revanche, les diaspores sèches, ailées ou minuscules et anémochores, augmentent notablement. En Afrique occidentale (Longman et Jenik, 1974) la proportion d'espèces anémochores dans la canopée des pluviisylves est bien supérieure à ce qu'elle est en Asie du Sud-Est. Il est probable que le transport à longue distance se fasse régulièrement dans de nombreuses familles (Gómez-Pompa *et al.*, 1972); l'endémisme local est limité, sauf chez quelques espèces très spécialisées comme celles des forêts sèches sempervirentes (*Diospyros* spp., par exemple), et certaines essences ont une aire de répartition très vaste, voire pantropicale, allant parfois d'Afrique aux Moluques. Ces espèces semblent posséder une grande plasticité écologique.

Dormance

Alors que la plupart des espèces des forêts semi-caducifoliées n'ont pas de graines dormantes, leur proportion augmente dans les régions à saison sèche marquée et à saison des pluies de plus en plus irrégulière (Troup, 1921; Dent, 1942); beaucoup ont une faculté germinative plus forte pendant plusieurs mois après la chute des fruits (*Adina cordifolia*, *Albizia lebbek*, *Cassia fistula*, *Terminalia chebula* et *Trewia nudiflora*, par exemple). En Afrique, on a observé que la dormance pouvait être prolongée sous certaines conditions d'humidité relative; selon Brunk (dans De La Mensbruge, 1966), les graines d'okoumé conservent leur pouvoir germinatif pendant un an si on les conserve à température normale entre 6 et 8 % d'humidité relative, et pendant plusieurs années si l'humidité tombe à 2 % (Gauchette, 1958).

Germination et implantation

Forêts fermées. Lorsque la périodicité de la pluviosité devient de plus en plus marquée, la saison défavorable à la germination et au développement des semis s'allonge; dans les forêts caducifoliées, ce phénomène est compensé par les conditions d'éclairement particulièrement favorables au niveau du sol pendant la saison sèche.

En général, la germination suit la chute des fruits, tôt en saison des pluies; les plantules croissent rapidement et s'éclaircissent elles-mêmes pendant la défoliation des forêts humides semi-caducifoliées dans lesquelles nombreux sont les jeunes plants qui restent sempervirents. Ces derniers deviennent souvent caducifoliés dans les forêts sèches, et leur croissance devient saisonnière et limitée à la période humide. Les principales causes de mortalité sont:

L'irrégularité de la pluviosité, surtout au début de la saison des pluies suivante (notamment dans les forêts plus sèches, voir Rollet, 1962);

Une forte sécheresse au cours de la première saison sèche qui suit l'installation des plantules;

Le broutage;
L'auto-éclaircie.

Les semis sont donc relativement éphémères dans la plupart des forêts de climat contrasté et il faut généralement utiliser des méthodes sylvicoles de reproduction par graine lorsqu'on veut éviter de planter des pieds; les pluvisylves sempervirentes saisonnières en constituent l'exception la plus courante mais non universelle.

Le document FAO (1955) est une bonne synthèse de la phénologie et des propriétés des graines d'une grande gamme d'espèces arborées des régions tropicales à climat contrasté. Pour une analyse détaillée de la dormance, de la germination et du développement des plantules dans les forêts saisonnières sempervirentes et semi-caducifoliées d'Afrique, on se reportera à Gilbert (1938), Jones (1950, 1956) et De La Mensbrugge (1966); certaines études particulières ont été faites sur *Brachystegia laurentii* (Germain et Evrard, 1956), *Gilbertiodendron dewevrei* (Gérard, 1960) et sur diverses autres essences commerciales (monographies du CTFT).

Diversité spécifique

La diversité spécifique diminue brutalement à la limite des zones équatoriales. En Malaisie, 10 ha de forêt hyperhumide sur des sols de fertilité moyenne peuvent contenir 550 espèces; on en trouve au maximum 100 dans les forêts sempervirentes saisonnières de Thaïlande, sur des sols équivalents. Outre les aspects historiques se rapportant au Pléistocène, cela peut en grande partie expliquer la faible diversité spécifique des forêts d'Afrique, comparée à celle observée dans les forêts de Malaisie occidentale. Cependant, la diversité des genres est conservée dans les forêts sempervirentes saisonnières et il en serait de même pour la diversité biochimique (Janzen, 1971). Toutes deux paraissent baisser très rapidement dans les forêts caducifoliées.

Variations altitudinales

La ceinture de nuages qui existe dans les montagnes des régions tropicales à climat contrasté marque, pour la végétation, une transition brutale et analogue à celle observée dans les milieux comparables de la zone hyperhumide. Elle explique probablement que l'accroissement de la circonférence des troncs sur les montagnes d'Afrique soit supérieur à celui noté dans les basses terres adjacentes à saison sèche marquée.

Phase d'ouverture

Dans les forêts de climat contrasté, la distinction entre le stade évolué et la phase d'ouverture n'est pas très claire, car peu d'entre elles ont été abattues. Cela se vérifie notamment en Afrique occidentale et centrale où les espèces de la canopée principale ne pouvaient régénérer sous leur propre couvert (Jones, 1956; Longman et Jenik, 1974); cela a conduit Aubréville (1938) à proposer sa théorie de la régénération cyclique ou par mosaïque. L'explication la plus probable est que ces forêts se trouvent au tout

dernier stade de la succession dans lequel les espèces sciaphiles remplacent encore leurs prédécesseurs, plus héliophiles. Dans les forêts primaires sempervirentes, la phase d'ouverture obéit aux mêmes principes que dans les forêts hyperhumides bien que, sur des sols comparables, le nombre d'espèces caducifoliées y augmente. Des espèces typiques de la phase d'ouverture des forêts humides saisonnières et caducifoliées d'Afrique (Taylor, 1960; Longman et Jenik, 1974) viennent occuper des niches du stade évolué dans les forêts sèches caducifoliées; les espèces caducifoliées sont surtout présentes vers la fin de la phase d'ouverture des forêts semi-caducifoliées. Dans les forêts d'Afrique occidentale, on a observé une phase initiale composée d'espèces herbacées à croissance rapide qui envahissent les grandes clairières, ce qui peut durer et gêner la régénération d'essences commerciales.

Mangroves

Les mangroves se trouvent en zone tropicale sur des vases ou dans les baies sableuses protégées; leur répartition en latitude n'est limitée que par les gelées. Sur les côtes d'Afrique occidentale, du fleuve Sénégal au fleuve Longa en Angola, les îles du golfe de Guinée comprises, on trouve des mangroves dominées par *Rhizophora racemosa*, *R. harrisonii* et *R. mangle*; *Avicennia nitida* pousse parfois derrière la zone à *Rhizophora*. Les plus grandes mangroves se trouvent dans le delta du Niger. On rencontre aussi ces espèces sur les côtes atlantiques de l'Amérique tropicale et aux Caraïbes (voir chapitre 4).

Les mangroves de Madagascar et des côtes orientales d'Afrique présentent de fortes affinités avec celles d'Asie. On en trouve de place en place depuis la mer Rouge, vers 15° de latitude N, jusque vers 32° de latitude S. Les espèces importantes sont: *Rhizophora mucronata*, *Sonneratia caseolaris*, *Ceriops tagal*, *Bruguiera gymnorrhiza* (toutes des Rhizophoracées) et *Avicennia marina*.

Toutes les espèces de mangroves sont sempervirentes. Leur physiologie est encore très mal connue, mais elle semble dépendre de l'absorption constante et de l'exsorption ou de la sécrétion de sel, de sorte que la pression osmotique à l'intérieur des cellules soit toujours supérieure à celle de l'eau où baignent les racines. Un arrêt dans l'absorption de sel (par exemple, à la suite du gel ou de la défoliation) est aussitôt fatal.

Les modifications du feuillage, la floraison et la fructification ont lieu, pour la plupart des espèces, selon des cycles fréquents à intervalles plus ou moins réguliers tout au long de l'année. Les fruits sont généralement hydrochores et certains possèdent des adaptations spéciales (par exemple, l'élongation précoce d'un hypocotyle photosynthétisant chez beaucoup de Rhizophoracées) qui facilitent leur installation dans les boues. Lorsqu'elles sont traumatisées, certaines espèces seulement régénèrent par rejets; cela représente un problème important pour la régénération des forêts détruites (Watson, 1928).

Croissance des arbres

Introduction

On conçoit habituellement la pluviisylve tropicale comme un type de végétation à capacité de reproduction extraordinaire, à croissance rapide, luxuriant et doté d'un énorme potentiel. Depuis Hannon, cette conception a été propagée par les voyageurs et elle provient d'une certaine connaissance des marges de la pluviisylve, des bordures des clairières et des rives des cours d'eau. Des chercheurs contemporains comme Longman et Jeník (1974) continuent d'évoquer « cette grande masse, luxuriante et riche, qu'est la forêt tropicale ». De fait, la pluviisylve tropicale s'étend encore sur de vastes surfaces (voir chapitre 1). En multipliant ces superficies par la biomasse ou la production nette, on obtient évidemment des nombres très élevés. Mais on manque encore de beaucoup d'observations précises pour être en mesure d'affirmer que ces valeurs traduisent les énormes capacités de la pluviisylve.

Les espèces pionnières et envahissantes qui régénèrent dans les trouées, les clairières et les terrains abandonnés par l'homme — « nomades biologiques » selon Van Steenis (1958) — sont certainement capables de donner d'importants accroissements en volume. Mais, en général, les essences forestières âgées de 40 ans ou plus ne poussent pas particulièrement vite. On raconte que bien des forestiers devaient procéder à des mesures de vérification, « tant il était évident qu'une croissance aussi lente ne pouvait être considérée comme exacte dans la pluviisylve » (Wadsworth, cité dans Baur, 1962). Les forêts tropicales sont cependant remarquables par les fortes biomasses qu'elles sont capables d'élaborer même sur des sols naturellement pauvres (voir chapitre 10).

On montre qu'il y a une grande variation dans la vitesse de croissance des espèces. Redhead (1968) au Nigéria et Cousens (1965) en Malaisie ont estimé la durée de vie de quelques espèces :

| Durée de vie (années) | Nigéria | Malaisie |
|-----------------------|---|----------------------------|
| 20-40 | <i>Musanga, Macaranga</i> spp. | |
| 50-100 | <i>Albizia, Ceiba, Pycnanthus, Ricinodendron</i> spp. | |
| 100-300 | <i>Anonidium, Celtia, Myrianthus, Pentaclethra</i> spp. | |
| 300-400 | <i>Gossweilerodendron, Guarea, Chlorophora</i> spp. | <i>Shorea leprosula</i> |
| 1 400 | | <i>Balanocarpus heimii</i> |

Cela complète notre compréhension des variations temporelles pour une distribution spatiale intrinsèque donnée. On a estimé que l'âge maximal de *Lophira alata* et *Guarea cedrata* en Afrique occidentale était de 300 à 350 ans (Jones, 1956).

Heinsdijk (1963) a analysé la structure d'un peuplement de 120 000 arbres de la pluviisylve amazonienne. Il a avancé que l'arbre moyen de la classe de diamètre

25-35 cm devait accroître son diamètre de 8 mm/an ; qu'entre 25 et 155 cm cet accroissement devait se situer entre 8 et 3,7 mm/an et que l'âge moyen hypothétique de ces arbres, était compris entre 27 ans pour la classe 25-35 cm et 418 ans pour la classe 145-155 cm. Il est hasardeux de déduire des vitesses de croissance à partir de la structure du peuplement, car celle-ci peut résulter en partie de vitesses de croissance variant avec l'âge et en partie de fluctuations à long terme dans la reconstitution de la forêt à une échelle locale (ce qu'on peut souvent mettre en évidence) ou régionale ; pour une analyse détaillée du problème, on se reportera à Schulz (1960) et à Rollet (1974). L'existence fréquente de peuplements denses de grands arbres d'une espèce particulière n'abritant qu'une régénération faible ou nulle, pourrait être le résultat d'une ancienne perturbation. C'est le cas de nombreuses forêts d'Afrique occidentale. Ces groupements pourraient être également caractéristiques d'une longue succession comme dans les tourbières marécageuses à *Shorea albida* de Sarawak (Anderson, 1961) ou encore, pour les forêts à canopée dense et en équilibre, résulter d'une concurrence à l'intérieur de la canopée due à des espèces à croissance lente et à longue durée de vie. Ce dernier type de forêt est fréquent dans les stations fertiles bien arrosées.

Les tableaux 2 et 3 montrent pour des stations d'Afrique et d'autres stations du monde la supériorité de la croissance des essences en plantation (avec des densités plus ou moins contrôlées et surtout sur les riches sols volcaniques d'Indonésie) par rapport à la forêt primaire. En plantation, certaines espèces produisent jusqu'à 28 t/ha/an. Sur des sols plus répandus et moins fertiles, la production atteint 9 t/ha/an (Dawkins, 1963), avec une moyenne de l'ordre de 3 à 6 t.

En plantation, les meilleurs résultats sont obtenus sur des sols riches, à des latitudes ou des altitudes élevées et avec des espèces à houppier étroit. Les fortes productivités enregistrées dans les plaines extra-tropicales ou sur les hauts plateaux tropicaux s'expliquent par le lessivage moins intense des sols et par la théorie des nuits froides. On pense que la forte amplitude thermique entre le jour et la nuit réduit les pertes très sensibles de la production brute dues à une respiration continue : 75 % d'après Müller et Nielsen (1965), 55 % d'après Weck (1960). Dans des forêts primaires mélangées à Diptérocarpées de Sarawak (Ashton, non publié), les accroissements moyens par classe de circonférence variaient d'abord en fonction de l'altitude, ce qui masquait les petites variations dues aux conditions édaphiques. A l'opposé de ce qu'on observe en plantation, cet accroissement est égal, à 500 m d'altitude (pour toutes les classes de diamètre), à la moitié de ce qu'il est chez les arbres au niveau de la mer (16 et 28 mm pour la classe de diamètre 10-20 cm, 25 et 56 mm pour la classe 40-50 cm). Il est évident qu'il y a plus de pieds par unité de surface pour les espèces à houppier étroit que pour celles à houppier étalé. Dawkins (1963) a trouvé qu'à l'intérieur d'une gamme allant de 4 à 36 m²/ha une augmentation globale de la surface terrière s'accompagnait généralement d'une production plus forte alors que la croissance en diamètre de chaque pied diminuait. Cela pourrait expliquer l'obser-

TABLEAU 2. Évaluations de la biomasse épigée

| Station | Type de forêt | Altitude (m) | Volume (m ³ /ha) | Matière sèche (t/ha) | Auteurs |
|---|--|--------------|-----------------------------|----------------------|------------------------------|
| Siak/Mandai, Riau, Sumatra | Forêt de plaine à Diptérocarpacées | 0-150 | 198 | 143 | Dilmy, 1971 |
| Dumai, Riau, Sumatra | — | — | 219 | 164 | — |
| Duri, Riau, Sumatra | — | — | 239 | 183 | — |
| Semangus, Bianchi, Sumatra | — | — | 188 | 128 | — |
| Nunukan, NE Kalimantan | — | — | 434 | 293 | — |
| Tarakan, NE Kalimantan | — | — | 320 | 214 | — |
| Sangkulirang, NE Kalimantan | — | — | 246 | 170 | — |
| Sampit, centre de Kalimantan | Forêt sur tourbière marécageuse | — | 193 | 132 | — |
| Sampit, centre de Kalimantan | Forêt à <i>Agathis borneensis</i> | — | 429 | 233 | — |
| Gede-Pangerango ouest de Java | Pluviisylve altimontaine à <i>Altingia excelsa</i> | 1 100-1 500 | 796 | 549 | — |
| Ghana | Forêt secondaire | Plaine | | 370 | Greenland et Kowal, 1960 |
| Anguédédou Côte-d'Ivoire | Forêt presque naturelle à <i>Turraeanthus</i> sp. | Plaine | 421 | 240 | Müller et Nielsen, 1965 |
| Malaisie | Plantation d'hévéas greffés (7 ans) | Plaine | | 138 | Wycherley, 1969 |
| Malaisie | Plantation de palmiers à huile (7 ans) | Plaine | | 43 | — |
| Malaisie | Plantation d'hévéas greffés (30 ans) | Plaine | | 170 | Wycherley et Templeton, 1969 |
| Malaisie | Pluviisylve évoluée | Plaine | | 400 | — |
| Malaisie | Forêt de plaine à Diptérocarpacées | Plaine | 490-700 | | Wong, 1967 |
| Évaluation pour les tropiques, en général | Forêt tropicale | | | 450 (60 à 800) | Longman et Jenik, 1974 |
| Région malaise | Forêt mélangée à Diptérocarpacées | | | 960 | Brünig, 1967 |

TABLEAU 3. Évaluations de la production nette épigée

| Station | Type de forêt | Altitude (m) | Volume (m ³ /ha/an) | Poids (t/ha/an) | Auteurs |
|---------------------------|--|--------------|--------------------------------|-----------------|----------------------------------|
| Indonésie | Plantation de <i>Michelia velutina</i> (20 ans) | | 28 | 13 | Ardikosoema <i>et al.</i> , 1955 |
| Anguédédou, Côte-d'Ivoire | Forêt presque naturelle à <i>Turraeanthus</i> sp. | Plaine | 13,1 | 7,5 | Müller et Nielsen, 1965 |
| Malaisie | Plantation d'hévéas greffés (7 ans) | Plaine | | 20,4 | Wycherley, 1969 |
| | (4 ans) | | | 35,5 | |
| Malaisie | Plantation de palmiers à huile (7 ans) | Plaine | | 6,4 | Wycherley, 1969 |
| » | Plantation de <i>Gmelina arborea</i> | Plaine | | 13,9 ± 1,0 | Wycherley, 1969 |
| » | Plantation d' <i>Albizia falcata</i> | Plaine | | 26,6 | Wycherley, 1969 |
| » | Plantation d' <i>Eucalyptus robusta</i> | Plaine | | 10,2 | Wycherley, 1969 |
| » | Forêt à <i>Pinus merkusii</i> | Plaine | | 13,7 | Wycherley, 1969 |
| » | Forêt à <i>Pinus caribaea</i> | | | 6,3 | Wycherley, 1969 |
| » | Forêt à <i>Pinus kesiya</i> | | | 9,6 | Wycherley, 1969 |
| » | Forêt à Diptérocarpacées (<i>Dryobalanops aromatica</i>) | Plaine | | 8,2 ± 1,1 | Wycherley, 1969 |
| » | Plantation de <i>Dipterocarpus</i> spp. | | | 10,1 ± 0,8 | Wycherley, 1969 |

TABLEAU 3. Évaluations de la production nette épigée (suite)

| Station | Type de forêt | Altitude (m) | Volume (m ³ /ha/an) | Poids (t/ha/an) | Auteurs |
|---|--|--------------|--------------------------------|-----------------|------------------------------|
| Indonésie | Plantation d' <i>Agathis loranthifolia</i> (35 ans) | > 300 | 42 | 20 | Sudarmo, 1956 |
| » | Plantation d' <i>Agathis loranthifolia</i> (25 ans) | > 300 | 29 | 14 | Sudarmo, 1956 |
| » | Plantation d' <i>Altingia excelsa</i> (15 ans) | > 300 | 24 | 16 | Wulfing, 1949 |
| » | Plantation d' <i>Altingia excelsa</i> (55 ans) | > 300 | 9 | 6 | Wulfing, 1949 |
| » | Plantation d' <i>Anthocephalus chinensis</i> (6 ans) | | 24 | 11 | Sudarmo, 1947 |
| » | Plantation d' <i>Anthocephalus chinensis</i> (24 ans) | | 16 | 7 | Sudarmo, 1957 |
| » | Plantation de <i>Dalbergia latifolia</i> (20 ans) | Plaine | 37 | 28 | Wulfing, 1949 |
| » | Plantation de <i>Dalbergia latifolia</i> (45 ans) | Plaine | 19 | 15 | Wulfing, 1949 |
| » | Plantation d' <i>Ochroma bicolor</i> (2 ans) | | 132 | 16 | Wulfing, 1949 |
| » | Plantation d' <i>Ochroma bicolor</i> (4 ans) | | 61 | 7 | Wulfing, 1949 |
| » | Plantation de <i>Pinus merkusii</i> (20 ans) | > 300 | 46 | 25 | Wulfing, 1949 |
| Indonésie | Plantation de <i>Pinus merkusii</i> (25 ans) | > 300 | 24 | 13 | Wulfing, 1949 |
| Malaisie | <i>Shorea leprosula</i> (table de production : 64 ans) | Plaine | 24 | 12 | Noakes, 1937 |
| Indonésie | Plantation de <i>Swietenia macrophylla</i> (15 ans) | > 300 | 46 | 21 | Wulfing, 1949 |
| » | Plantation de <i>Swietenia macrophylla</i> (35 ans) | > 300 | 16 | 7 | Wulfing, 1949 |
| » | Plantation de <i>Tectona grandis</i> | | 23 | 15 | Wulfing, 1949 |
| » | Plantation de <i>Tectona grandis</i> | | 14 | 9 | Wulfing, 1949 |
| » | Plantation de <i>Tectona grandis</i> | | 9 | 6 | Wulfing, 1949 |
| Évaluation moyenne pour les tropiques | Pluviisylve | | | 3,0 à 3,5 | Weck, 1961 |
| Sumatra et Kalimantan | Forêt à Diptérocarpacées | Plaine | | 5,8 | Soerianegara, 1965 |
| Gede-Pangerango ouest de Java | Pluviisylve altimontaine | 1 100-1 500 | | 12,4 | Soerianegara, 1965 |
| Ghana | Forêt secondaire | Plaine | | 8 | Greenland et Kowal, 1960 |
| Malaisie | Plantation de palmiers à huile | Plaine | Taux maximal | 30,3 | Wycherley et Templeton, 1969 |
| Évaluation pour les tropiques, en général | Forêt tropicale | | | 20 (10 à 50) | Longman et Jenik, 1974 |

Les valeurs de volume et de poids données pour une même station sont empruntées à Dawkins (1963). Les volumes correspondent aux taux maximaux tirés des tables de production.

vation d'Ashton qui a également trouvé que l'accroissement en volume de peuplements naturels variait plus en fonction des sols que de l'altitude. Les arbres de grande taille ne se rencontrent que sur des stations de fertilité moyenne à bonne et leur densité est maximale dans ce dernier cas. Dans les stations aux sols pauvres et xériques, le volume de bois sur pied (y compris les rameaux) est égal à la moitié de ce qu'il est dans les stations fertiles; mais leur accroissement annuel en volume peut rester le même car leur sous-bois est beaucoup plus dense. Les forêts situées sur

des terrains de fertilité moyenne ont à la fois des volumes sur pied et des accroissements supérieurs à ce qu'ils sont dans les deux cas précédents. Le point critique au niveau de l'aménagement de la forêt serait en rapport avec la diminution de l'exposition du houppier et l'accroissement de ses contacts. Il serait difficile de déterminer ce point pour une quelconque combinaison d'espèces, de type de station et d'âge du peuplement; on a besoin d'une démarche beaucoup plus pragmatique dans le cas des forêts tropicales à forte variabilité.

Brünig (1967) fait remarquer que les houppiers qui s'étaient largement ont un rapport surface assimilatrice/volume respirant faible ; les arbres à houppier étroit auraient une production plus élevée.

Le chapitre 10 traite des techniques de mesure de la biomasse et de la production. Des chercheurs travaillant en zone tempérée ont proposé des formules pour évaluer la productivité au niveau mondial à partir des données climatiques. Bien que ces tentatives puissent présenter un certain intérêt pour comparer divers domaines au sein d'une région (Theron, 1973; Kingston, 1974), la plupart des chercheurs en forêt tropicale préfèrent utiliser la méthode la plus directe (Jones, 1959; Dawkins, 1963; Brünig, 1967).

Les données de biomasse sur pied et de production ne forment qu'une partie des données de croissance. La plupart des valeurs se trouvent dans des rapports non publiés des services forestiers. Ces données ont été surtout recueillies pour évaluer : a) les effets des traitements sylvicoles; b) les volumes de bois commercialisables.

La plupart des données relèvent en fait du second objectif et, plus particulièrement, servent à calculer la durée des rotations. La rotation est un concept difficile à appliquer aux forêts tropicales. Les forestiers ont en réalité besoin de mesurer la longueur du cycle des coupes, c'est-à-dire l'intensité des coupes forestières dans le cadre d'une politique de rendement soutenu (Wyatt-Smith, 1968).

Les forestiers sont surtout intéressés par le volume en place et son accroissement par unité de surface pour de grandes superficies. Il n'est pas possible de les mesurer directement; il faut choisir et mesurer des paramètres plus directement accessibles, mais restant étroitement liés aux deux paramètres recherchés par les forestiers. Les principaux paramètres choisis sont le diamètre (DBH) ou la circonférence (GBH), mesurés généralement à 1,3 m au-dessus du sol ou des contreforts, et, moins souvent, la hauteur. On peut également mesurer le diamètre à différents niveaux du tronc, l'épaisseur du houppier et son diamètre. On a retenu d'autres caractères qui ne se prêtent pas à une mesure simple, et le succès obtenu a été, à cet égard, variable.

Cernes de croissance

Cela fait de nombreuses années qu'en Europe et en Amérique du Nord, on connaît les effets autorégressifs de la croissance passée sur les accroissements ultérieurs (Gevorkiantz et Duerr, 1938). L'étude de la croissance passée par examen des cernes annuels de croissance est une opération de routine pour la plupart des forêts tempérées. Si ce même travail pouvait être fait en forêt tropicale, le forestier pourrait évaluer la croissance beaucoup plus rapidement qu'il ne le fait maintenant. Malheureusement, de nombreuses essences de valeur ne forment pas de cernes annuels de croissance reconnaissables de façon nette et facile. Hummell (1946) pensait pouvoir distinguer des bandes concentriques de parenchyme qui se formaient au début de chacune des deux saisons de croissance dans le cas d'un pied de *Entandrophragma angolense* au Ghana ;

par ailleurs, il ne pouvait distinguer de cernes sur le tronc d'un *Khaya grandifoliola*.

Lowe (1961, 1968) a montré qu'une coloration à l'iode pourrait mettre en évidence l'amidon au niveau des cernes annuels probables chez *Triplochiton scleroxylon*, au Nigéria, mais seulement dans l'aubier et il ne put ainsi couvrir qu'une vingtaine d'années. Dans la réserve forestière de Gambari, sur 6 arbres âgés de huit ans, les 4 plus grands possédaient bien 8 cernes mais les 2 autres seulement 6. Lowe pensait que la replantation pour compenser la mortalité dans le peuplement d'origine pouvait être responsable de cet écart. Les cernes qui n'étaient pas nettement délimités ou au niveau desquels il n'y avait pas d'amidon dans le bois tardif, étaient considérés comme des artefacts et n'étaient pas pris en compte. Il fit le même travail sur 3 arbres de la réserve forestière de Sapoba, âgés de 21 ans ; deux d'entre eux présentaient 19 cernes plus 3 autres dans le cœur et le troisième 15 plus 9 dans le cœur. La région de Sapoba reçoit une pluviosité voisine de 2 030 mm/an et celle de Gambari 1 125 mm/an, toutes deux n'ayant qu'une seule saison sèche. Onochie (1947, cité dans Lowe, 1961, 1968), travaillant aussi dans le sud du Nigéria, avait prouvé l'existence de cernes annuels de croissance chez *Triplochiton* en plantation et dans les conditions naturelles. Roberts (1961) a examiné des carottes prélevées chaque mois dans 30 arbres (*Triplochiton*) de la réserve forestière de Ofram Headwaters, au nord-ouest de Kumasi, au Ghana. Il remarqua que les cernes n'étaient pas toujours bien définis, mais sa technique était plus grossière que celle employée par Lowe et certaines différences anatomiques n'ont pu être distinguées. Lowe (1968) a prouvé l'existence d'une croissance non saisonnière au Ghana, en étudiant pendant quatre ans l'augmentation de circonférence de deux *Triplochiton* dans l'arbo-retum de Bobiri, près de Kumasi.

D'autres espèces d'Afrique occidentale ont été étudiées par Amobi (1973) dans une forêt d'Ibadan, au Nigéria. Des carottes ont été prélevées chaque semaine sur un arbre pendant 9 à 17 mois ; les espèces concernées étaient *Bombax buonopozense*, *Bosquesia angolensis*, *Daniellia ogea*, *Hildegardia barteri*, *Monodora tenuifolia* et *Riciodendron heudelotii*. Les cernes de croissance étaient périodiques, pas toujours nets, généralement annuels et présentaient des différences d'une espèce à l'autre. L'équipe du Centre technique forestier tropical a procédé à un nouvel examen de plusieurs bois d'essences d'Afrique occidentale : *Azelia* sp., *Entandrophragma* sp. et *Isobertia doka* présentent des bandes parenchymateuses qui limitent les périodes de croissance. Comme chez *Tectona grandis*, ces bandes sont plus nettes sous les climats à alternance saisonnière marquée. Chez *Acacia albida*, *Cassia siamea* et *Pterocarpus erinaceus*, on observe des variations de taille et d'espacement dans les bandes ; chez *Aucoumea klaineana* et *Khaya ivorensis*, les fibres du bois tardif sont aplaties. Mariaux (1967, 1969), en présentant ces travaux, a signalé plusieurs techniques autres que l'examen anatomique (traitement chimique à la phloroglucine et à l'iode, rayonnements ultra-violets, densimétrie aux rayons bêta), mais aucune n'a donné de résultats

parfaits. Même quand les arbres semblent être circulaires, les cernes sont souvent ondulés, discontinus et peu nets.

Il n'est pas sûr que les pins tropicaux produisent des cernes annuels. En utilisant la densimétrie aux rayons bêta, Harris (1973) a trouvé qu'à une petite zone de duramen au bois tardif peu développé, succédaient rapidement de nombreuses bandes de bois très dense à l'intérieur de chaque couche annuelle chez *Pinus caribaea*, *P. merkusii* et *P. oocarpa* en Malaisie. Originaire de Bukoba sur la côte occidentale humide du lac Victoria, un *Pinus caribaea* est actuellement examiné par densimétrie aux rayons X, à Oxford ; on n'a pratiquement pas trouvé de changements de densité entre le cœur et l'écorce après une croissance de dix ans (Plumptre, communication personnelle).

Il convient de noter que toutes les espèces chez lesquelles on a démontré ou affirmé l'existence de cernes de croissance sont caducifoliées. Les arbres sempervirents ne semblent pas former des cernes de croissance facilement reconnaissables. Même chez les espèces caducifoliées, il semble obligatoire de procéder à des échantillonnages destructifs pour repérer des cernes complets. C'est pourquoi le marquage des cernes par des techniques traumatisantes, comme avec la micro-aiguille utilisée par Wolter (1958) et par McKenzie (1972), n'est probablement utile que chez les espèces présentant des cernes nets.

Pour déterminer la croissance entre des dates connues, une blessure (par micro-aiguille ou par ouverture d'une fenêtre dans l'écorce) présente plusieurs inconvénients : l'extraction et la mesure de coins de bois requièrent une grande habileté ; cela endommage beaucoup l'arbre et la croissance le long d'un secteur peut ne pas être représentative de celle apparaissant sur l'ensemble d'un disque. On peut cependant ne pas tenir compte de l'exagération probable de la croissance par stimulation du cambium, car cela est à peine notable si l'on pratique délicatement la blessure. Les arbres ainsi opérés ne sont pas représentatifs du peuplement environnant ou de la récolte potentielle et cette méthode ne peut être recommandée pour des études de croissance à grande échelle.

Précision des mesures de croissance

Pour la majorité des arbres des forêts tropicales, il est préférable de renouveler des mesures de circonférence ou de diamètre plutôt que d'étudier des disques ou des coins de bois. Dans la plupart des régions, les mesures sont faites à la hauteur recommandée par l'IUFRO (1,30 m au-dessus du sol, du côté amont pour un arbre poussant sur une pente, bien que dans certains pays on utilise la hauteur de 1,37 m). Il existe beaucoup de conventions concernant les arbres à contreforts. Pour permettre la mesure de croissance en hauteur des contreforts, il serait logique de mesurer nettement au-dessus de la plupart des contreforts, par exemple à une hauteur de 3 m, ou à une certaine distance au-dessus de l'extrémité des contreforts au moment où l'arbre est étudié pour la première fois. La première technique est préférable.

L'échelle des mesures doit être suffisamment grande pour permettre de lire la plus petite division sans ambi-

guité et sans que celle-ci soit modifiée par des tensions raisonnables du ruban de mesure. Pour des mesures de diamètre faites à des intervalles d'un an ou plus, on prend généralement 1 mm comme plus petite division, en précisant si l'on doit lire la division entière ou arrondir à la plus proche. La plupart des travaux actuels sont faits avec des rubans d'acier inextensible ou des rubans en fibre de verre, pratiquement inextensibles. Pour le diamètre, 1 mm est généralement la plus petite division utile à l'échelle des mesures, c'est-à-dire à 5-10 % de la croissance annuelle. Les erreurs faites peuvent donc être relativement fortes. Pour des périodes inférieures à un an, il faut utiliser des divisions plus petites. Les rubans tendus à la main posent alors des problèmes d'erreurs dues aux différences de tension et, pour les grands arbres, à la difficulté de placer un ruban directement sur un point marqué ou sur un anneau peint. Le vernier de Yacom (1970) qui permet de lire les dixièmes de la plus petite division ne permet pas d'éviter ces problèmes.

En Ouganda, Dawkins (1956) a fait des mesures de circonférences avec l'aide d'un garde forestier compétent et en utilisant un ruban d'acier gradué au seizième de pouce (1,6 mm) ; 316 arbres ont été mesurés en une semaine et le tableau suivant montre la correspondance entre 2 mesures de circonférence et 3 mesures de hauteurs (par l'hypsomètre de Haga) :

| | |
|--|------|
| Différence de circonférence entre 2 mesures : 0 | 67 % |
| Différence de circonférence entre 2 mesures : 1 division | 31 % |
| Différence de circonférence entre 2 mesures : 2 divisions | 2 % |
| Différence de hauteur entre les plus divergentes des 3 mesures : | |
| < 3 pieds | 76 % |
| 4-6 pieds | 22 % |
| > 3 pieds | 2 % |

Dawkins n'indique pas à quelles divisions de l'échelle de l'hypsomètre correspondent ces différences de hauteur. Il développa alors sa méthode des dix anneaux (Dawkins, 1956). Dix anneaux étroits horizontaux étaient peints sur un arbre, à des distances telles qu'il y avait moins d'un pouce (25,4 mm) de différence entre la circonférence du plus grand anneau et celle du plus petit. La moyenne des dix anneaux était exprimée en centièmes de pouce. Les différences observées entre les mesures faites le même jour étaient :

| | |
|-----------------------------------|-------|
| 0 | 78 % |
| 1 division de l'échelle (2,5 mm) | 20 % |
| 2 divisions de l'échelle (5,1 mm) | 2,5 % |

Mais cette méthode est coûteuse et chronophage et ne devrait être normalement employée que dans les régions où l'on est sûr de la permanence des rubans dendrométriques et des compas fixés.

Pour effectuer des mesures très précises, il existe toute une gamme d'appareils électriques (Impens et Schalck, 1965; Dobbs, 1969; La Point et Cleve, 1971; Kinerson, 1973). Les chercheurs japonais semblent apprécier les appareils indicateurs de tension (Kuroiwa, 1959; Ninokata

et Miyazato, 1959). Geissler (1970) a présenté l'ensemble des appareils employés.

Taux de croissance absolus

Chez les arbres, l'élongation varie dans le temps selon une courbe sigmoïde; après la phase initiale d'installation des plantules, la croissance est logarithmique, puis elle diminue au cours du stade évolué. Pour les arbres de la pluviosylve, la forme de la courbe dépend de l'architecture du houppier. Les espèces du stade évolué ne semblent pas passer par une phase logarithmique de croissance bien nette; grâce aux importantes réserves nutritives des graines, la croissance démarre assez rapidement puis elle devient relativement irrégulière et lente (même dans des conditions optimales) jusqu'à ce que la hauteur définitive soit atteinte. La circonférence augmente tout au long de la vie de l'arbre, mais le phénomène se ralentit à la phase de sénescence.

On connaît cependant plusieurs cas d'arbres de forêt tropicale d'Afrique apparemment sains, sur lesquels on n'a pu déceler d'augmentation du diamètre pendant de longues périodes: 28 ans au Nigéria (Keay, 1961). Il existe de nombreux autres cas de croissance nulle, mais ils ont été souvent attribués à une technique de mesure peu sûre (Dawkins, 1956). On a également enregistré des cas de croissance très lente. En revanche, la croissance en longueur et en épaisseur des rameaux et des racines peuvent être rapides, surtout dans les pépinières et dans les jeunes plantations. Le tableau suivant récapitule quelques valeurs caractéristiques, en Afrique et ailleurs:

| Espèce | Croissance en hauteur (m/an) | Localité | Auteurs |
|--|--------------------------------|-----------------------|-------------------------------------|
| <i>Albizia moluccana</i> | 3 | Iles Andaman | Bradley, 1922 |
| <i>Albizia moluccana</i> | 10 | Mindanao, Philippines | Revilla (communication personnelle) |
| <i>Terminalia superba</i> | 2,8 | Zaire | } Lebrun et Gilbert, 1954 |
| <i>Musanga cecropioides</i> | 3,8 | Zaire | |
| <i>Ochroma lagopus</i> | 5,5 | Stann Creek, Belize | Anon., 1960 |
| <i>Cedrela odorata</i> | 3,1 | Sapoba, Nigéria | Lamb, 1968 |
| <i>Cecropia peltata</i> | 5,0 | Costa Rica | Davis, 1970 |
| | | | |
| | Croissance en diamètre (cm/an) | | |
| <i>Ochroma lagopus</i> | 9,0 | Stann Creek, Belize | Anon., 1960 |
| | | | |
| | Élongation des racines | | |
| Vitesse moyenne de plantules à croissance rapide | 2,0 cm/jour | Java | Coster, 1932 |
| <i>Cissou sicyoides</i> (racines aériennes) | 9,6 cm/jour | Java | Coster, 1927 |
| <i>Theobroma cacao</i> (racine pivotante) | 1,5 cm/mois | Ghana | McKelvie, 1954 |

Effets de l'hydratation et de la déshydratation

Les mesures faites au dendromètre ne permettent pas de distinguer les diverses causes de la dilatation ou de la rétraction des troncs: production de xylème, de phloème et de périoderme, exfoliation de l'écorce, rétrécissement et gonflement dus à la déshydratation ou à l'hydratation. On observe généralement que la taille de l'arbre est maximale quand l'humidité est forte et minimale quand l'humidité est faible et la transpiration élevée (Iyamabo, 1971). La différence entre deux quelconques dépressions ou crêtes observées sur le dendrogramme correspond à une mesure de la croissance journalière apparente.

La seule tentative pour distinguer le gonflement de la production de bois a été faite hors de la zone forestière tropicale. Dans la zone de savanes nord-guinéenne du Nigéria, McComb et Ogigirigi (1970) ont sectionné un tronc d'*Eucalyptus citriodora*; ils ont séché les échantillons jusqu'à équilibre à l'air libre à 21 °C et 20 % d'humidité relative, scellé les extrémités des sections de 25 cm de long et les ont placées dans une chambre à 50 % d'humidité relative. L'équilibre était atteint au bout de 4-5 jours

pendant lesquels le rayon était quotidiennement mesuré avec un micro-dendromètre à 0,01 mm. Ils ajustèrent les valeurs du gonflement de chacune des six sections dont le diamètre variait de 76 à 180 mm, à une seule valeur relative à la section la plus large. Cette dernière valeur était utilisée dans la mesure de la croissance radiale apparente d'un arbre de cette espèce ayant 18 cm de diamètre, pendant une période de 14 jours au cours de laquelle l'humidité relative ambiante s'éleva de 32 à 49 %. Ils conclurent que 51 % de la croissance radiale apparente (0,3 mm) résultaient plus du gonflement que de la croissance réelle. Ils remarquèrent aussi que le gonflement s'accroissait fortement quand la pluie tombait directement sur l'écorce de l'arbre. Dans la pluviosylve, l'humidité relative est généralement beaucoup plus élevée et plus constante que dans la zone nord-guinéenne (voir les chapitres 2 et 12).

Les contraintes hydriques sont plus fortes en région subtropicale, comme dans le cas des forêts sèches scléro-

phylls d'Australie. Hopkins (1968) fait remarquer que lorsque l'intensité d'évaporation est assez élevée l'eau peut ne pas circuler assez vite dans le sol pour satisfaire les besoins des arbres, même si le potentiel hydrique du sol n'est que légèrement inférieur à sa valeur maximale. Des rétractions du tronc peuvent alors résulter d'une rapide augmentation de la tension. Steward *et al.* (1973) suggèrent que chez *Eucalyptus regnans* le cambium peut se trouver dans un état de contrainte hydrique modérée ou sévère tel que se produiraient presque quotidiennement durant la saison de croissance une contraction et une expansion diurnes des cellules en développement. Hopkins (1968), dans un climat contrasté avec des températures descendant au-dessous de 4 °C, a trouvé que l'écorce de *E. obliqua*, *E. radiata* et *E. regnans* ne réagissait pas à un arrosage direct par la pluie. Les types d'écorce sont variés : gomme lisse (*E. regnans*), rugueuse et fibreuse (*E. obliqua*), rythmome légèrement écaillé et fibreux (*E. radiata*).

Il semble que les espèces des régions tempérées présentent quant à elles des fluctuations moins brutales que celles des arbres des tropiques. Kozlowski et Winget (1964) ont résumé ces phénomènes et insisté sur les variations observées chez un même individu. On a montré en effet que les réactions étaient différentes suivant les côtés de l'arbre et à différentes hauteurs.

Le cycle d'hydratation et de déshydratation peut provoquer des variations d'une amplitude comparable à l'accroissement annuel des arbres à croissance lente. Dans les recherches intensives, il est alors d'usage de mesurer les arbres lorsque leur turgescence est élevée, c'est-à-dire tôt le matin, mais cela n'est pas faisable dans de nombreux services forestiers.

Fluctuations brèves

Dans la plupart des cas, il n'est ni possible ni nécessaire d'effectuer des mesures quotidiennes ou encore plus rapprochées. En Afrique, de nombreux chercheurs font état des résultats de mesures hebdomadaires ou bi-mensuelles. A Mpanga, en Ouganda, Dawkins (1956), utilisant sa méthode des dix anneaux, observa qu'un arbre de 48 cm de diamètre pouvait se contracter de plus de 0,8 mm (en diamètre) en une semaine et de 3 mm en dix semaines. Boaler a travaillé sur *Pterocarpus angolensis* dans un miombo de République-Unie de Tanzanie en posant un dendromètre à vernier de Liming (1957) sur deux arbres, et cela dans quatre stations ; en cinq jours, il a trouvé des contractions de diamètre de 0,3 mm et une croissance maximale variant de 0,3 à 2,2 mm (Jeffers et Boaler, 1966). Iyamabo (1971), à Ibadan, au Nigéria, utilisait un ruban d'acier muni d'un vernier pour mesurer l'accroissement hebdomadaire de trois petits pieds (8,4-9,4 cm de diamètre) de *Triplochiton scleroxylon*. Il a constaté des diminutions et des augmentations hebdomadaires de 0,5 et de 2,0 mm, respectivement. La plupart des études montrent que des arbres différents ont en général un comportement analogue bien que certains individus

s'écartent nettement de la norme. Les arbres qui peuvent s'accroître rapidement sont souvent ceux qui se contractent vite. On constate un amortissement général des fluctuations pendant les périodes de faible pluviosité.

Fluctuations saisonnières

Un assez grand nombre d'études ont tenté de relier la croissance et la contraction périodiques à des variations climatiques saisonnières et de les corréler avec la phénologie. Des études moins précises, limitées peut-être par le manque de données météorologiques et/ou de moyens de calcul, ont essayé de montrer, à l'aide de graphiques et d'histogrammes, les relations existant entre la croissance et la pluviosité du même mois.

Quelle que soit la période d'étude, ni la pluviosité ni la vitesse de croissance ne peuvent être facilement ajustées à une fonction mathématique. Par conséquent, le lecteur doit décider lui-même s'il est en accord ou non avec les corrélations considérées comme bonnes par un auteur. Tout dépend de la façon dont les graphiques et les histogrammes sont présentés. A ce niveau de subjectivité, on peut dire que les corrélations semblent meilleures dans les climats à alternance saisonnière marquée.

Une analyse plus approfondie implique la comparaison de la pluviosité et des vitesses moyennes de croissance durant des séquences de cinq jours. Dawkins (1956) a trouvé une bonne corrélation dans le cas de *Lovoa brownii* et *Entandrophragma angolense*, à condition d'avoir affaire à des arbres en pleine feuillaison et sans fleurs.

Sous les climats très peu contrastés d'Extrême-Orient, le comportement des arbres est particulièrement irrégulier. A Sarawak, en utilisant les totaux de précipitations de séries mouvantes de 30 jours, Brünig (1969, 1971) et Baillie (1972) ont décelé des périodes de contrainte hydrique qui ne pouvaient l'être à partir de la pluviométrie mensuelle. Il est peu probable que la pluviosité soit par elle-même un facteur déterminant de la croissance ; il est plus vraisemblable que la disponibilité en eau du sol soit un facteur d'action plus directe. Grâce à des modèles relativement peu élaborés, Baillie (1972) a montré que les contraintes hydriques étaient beaucoup plus fréquentes dans les sols peu profonds. Mais Ashton (non publié) n'a pu trouver de corrélation entre la croissance moyenne en épaisseur et les types de sol à Sarawak. Les études faites sur la vitesse de croissance dans les pluviisylves n'ont pas beaucoup tenu compte des facteurs du milieu ; la plupart des informations concernent des travaux faits en Amérique du Nord. Les études tropicales ne peuvent par conséquent déboucher sur des conclusions plus précises que celle de Schulz (1960), par exemple, qui écrit : « Ces observations laissent penser que la sécheresse est le facteur principal réglant la périodicité de cette espèce. »

Dès qu'un rythme saisonnier existe, les arbres tropicaux ont tendance à se comporter comme ceux des zones tempérées. Le débouillage peut se faire bien avant le début des pluies et la feuillaison s'accompagne souvent d'une rétraction mesurable du tronc (Boaler, 1963). En général, la croissance radiale ne débute pas avant que la moitié au

moins du houppier se soit couverte d'un nouveau feuillage. Il arrive parfois que la croissance du tronc se ralentisse lors de poussées foliaires secondaires; si la floraison et la fructification se situent au cours de la principale saison de croissance, celle-ci devient souvent irrégulière. Les bourgeons dormants se forment souvent au début de la seconde moitié de la saison des pluies, mais la croissance peut durer après que la pluie a cessé. Dans les régions où la saison sèche est particulièrement marquée, il arrive que le tronc se gonfle avant qu'intervienne une nouvelle phase de croissance au début de la saison des pluies suivante.

Corrélations de croissance

C'est entre la taille de l'arbre et sa croissance que la corrélation est souvent la plus nette. Dans un groupe d'arbres du même âge, il est évident que les plus grands ont crû plus vite que les plus petits, même si cette relation paraît moins simple au moment de l'observation.

L'étude de Dawkins (1963) est jusqu'à présent la plus détaillée; il s'est servi de l'accroissement de diamètre (*i.d.*) pour calculer l'augmentation de surface terrière par rapport au sol disponible, exprimée par hectare et par an, à partir de la formule :

$$[2d \times i.d. - (i.d.)^2] \times G/d^2,$$

où *d* = dernière mesure du diamètre en cm,

i.d. = accroissement courant annuel du diamètre en cm/an,

G = évaluation de la surface terrière dans la station de l'arbre étudié, en m²/ha.

Wycherley (1965) a préféré utiliser une vitesse relative d'accroissement de la circonférence, calculée d'après la formule :

$$\frac{\log_e G_f - \log_e G_i}{t_f - t_i}$$

où *G* = circonférence, *t_f* = date finale, *t_i* = date initiale.

Wycherley avait imaginé cette relation pour évaluer la croissance dans des plantations de *Hevea brasiliensis* en Malaisie, en tenant compte des différentes tailles initiales des arbres. Dans ce cas particulier, il aurait été préférable de se servir de la taille initiale de l'arbre comme une des covariables de l'analyse et probablement de l'augmentation absolue ou relative de la surface terrière pour mesurer la croissance.

Il est regrettable que la plupart des forestiers aient négligé la recherche d'une expression convenable de la croissance. Palmer (1975) en a traité brièvement et a comparé les différentes expressions utilisées.

Il semble que les études plus sérieuses n'aient pas réussi à établir des corrélations entre l'accroissement et d'autres paramètres de l'arbre comme l'avaient fait les travaux plus restreints et moins précis. Travaillant surtout sur des plantations du sud du Nigéria, Lowe (1971) a insisté sur les conséquences d'une hiérarchie tôt établie par la concurrence entre les plants. Dès que celle-ci apparaît, un avantage initial résultant de conditions mésologiques plus favorables, d'un traitement différentiel en pépinière, d'une supériorité génétique ou de tout autre

facteur, prend une grande importance. Le travail de Lowe permet de penser que cela se produit plus tôt qu'on ne l'avait supposé auparavant; il souligne en outre la forte corrélation existant entre l'accroissement de l'arbre et sa taille initiale. Ces résultats concordent avec ceux obtenus à la suite d'études sur des plantules, comme celles résumées par Harper (1961), Sweet et Wareing (1966) et White et Harper (1970).

L'accroissement d'un arbre est également corrélé à divers paramètres du houppier, comme le diamètre de celui-ci, sa forme et sa position par rapport aux voisins, mais il semble qu'il y ait de grandes différences entre des arbres apparemment équivalents. Hummell (dans Dawkins, 1956) avait trouvé des différences variant de 1 à 5 dans des mesures couvrant 10-14 ans. Le Commonwealth Forestry Institute d'Oxford a analysé par ordinateur la forme d'un grand nombre d'arbres d'Afrique et de plusieurs pays tropicaux et les résultats obtenus peuvent varier de 1 à 20; cette étude ne comprenait pas les arbres qui ne croissaient pas, mais restaient apparemment en bonne santé pendant des années.

Bien plus, les caractéristiques du houppier évoluent dans le temps et ce processus n'est connu, en gros, que pour quelques espèces. Des Diptérocarpacées jeunes et vigoureuses ont souvent des houppiers étroits et profonds, plutôt coniques, mais ceux-ci s'évalent dès qu'ils atteignent la canopée. Cet étalement ne semble pas produire une réduction de l'accroissement, bien que Brünig (1967) ait fait remarquer qu'un houppier étroit possédait un rapport plus favorable de la surface d'assimilation au volume impliqué dans la respiration.

Conclusions

La croissance d'un arbre donné peut être irrégulière à court et à long terme. La durée de vie naturelle de ces arbres est assez longue pour que des changements climatiques aient une action notable (Dale, 1954). En plus d'autres changements, Mervart (1972) a constaté des indices d'une variation de la vitesse de croissance à l'échelle du siècle. En Ouganda, Dawkins (1963) a remarqué que, pour l'accroissement de diamètre, des fluctuations annuelles de l'ordre de 1 à 2 étaient courantes, même sur des plantations entières, mais que sur une période de 4 à 5 ans les moyennes étaient plus constantes. Les travaux conduits ensuite par cet auteur à Oxford montrent que, même pour l'Ouganda, une telle conclusion n'est pas tout à fait vraie et que, sous les climats moins contrastés, les vitesses de croissance étaient assez peu stables. Ces résultats ne ressortent pas clairement des travaux des forestiers qui sont souvent tenus de fournir une seule valeur de rotation applicable à toutes les stations et à toutes les espèces, quel que soit le pays. Mervart (1969) a fait remarquer à quel point les valeurs moyennes étaient peu satisfaisantes; certains forestiers (Nicholson, 1965) l'ont reconnu alors que d'autres ont affirmé que dans le cas d'une ressource naturelle très variable, on peut avoir largement confiance dans de telles moyennes prévisionnelles (Fox, 1973). Examinée de façon plus critique, cette dernière opinion ne peut que rendre plus obscure une situation déjà complexe

et il n'est pas concevable que des mesures simplistes et des explications embrouillées puissent avoir la moindre valeur scientifique. Il faut mettre au point des techniques permettant de manipuler ces relations complexes, en vue d'établir des modèles, de faire des études de simulation et des prévisions. Cela exige un gros effort, car même l'importante étude effectuée à El Verde, Porto Rico (Odum et Pigeon, 1970) n'a fait qu'effleurer le problème.

Les recommandations concernant les recherches ultérieures sont fonction des objectifs. Les forestiers ont grandement besoin de modèles analytiques et prévisionnels de la croissance des peuplements arborés. Les travaux de Dawkins (1963) et de Lowe (1971), en particulier, montrent ce qu'on peut attendre d'études portant sur des individus; ceux de Mervart (1972) et du Commonwealth Forestry Institute indiquent la voie à suivre pour étudier globalement des peuplements. Ces études sont dans une très large mesure empiriques. Il est clair que des études sur les plantules dans la ligne de celles amorcées au Ghana par Longman et Jeník (1974) sont nécessaires, en insistant sur les effets de la concurrence mis en évidence par les chercheurs travaillant en zone tempérée. Il sera très difficile d'élaborer des modèles de croissance de forêts tropicales à partir d'analyses portant sur des espèces. Mais les études autécologiques peuvent être très utiles lorsqu'une espèce constitue une part importante du peuplement, ainsi que l'ont montré les travaux de Burgess (1968, 1969, 1972) sur *Shorea curtisii* dans le cas de la forêt malaise de colline à Diptérocarpacées.

Font surtout défaut aux forestiers les enregistrements de croissance d'arbres sur 20 ans et plus. Il est regrettable qu'on porte encore si peu d'intérêt à établir et à analyser des parcelles expérimentales pour l'étude de la croissance. Par exemple, les parcelles créées par Fox (1970) ont été plus souvent mesurées qu'analysées. Il est tout aussi regrettable de ne pas protéger les anciennes parcelles, qui ont été parfois coupées alors qu'elles fournissaient des données de grande valeur. Il ne suffit pas de suivre simplement la croissance par des mesures au sein de peuplements se développant naturellement. Il est nécessaire de bien déterminer, de mettre en place et d'analyser des parcelles expérimentales, car une grande partie des efforts antérieurs a été investie dans des expériences dont les résultats ne peuvent être analysés statistiquement.

La forêt tropicale est le type de végétation le plus complexe et l'un des écosystèmes les plus complexes. Il est donc vraisemblable que des efforts interdisciplinaires conjugués donneront des résultats intéressants, comme l'a montré l'étude faite à El Verde, au lieu de la position traditionnelle consistant à faire des recherches sylvicoles au sein d'un service forestier.

Résumé et conclusions

Les thèmes abordés dans ce chapitre sont fondamentaux pour comprendre les conséquences des changements provoqués par l'homme dans les terres forestières tropicales d'Afrique; ces changements sont décrits dans le chapitre 9.

Dans les forêts tropicales complexes, les possibilités de spécialisation par niche écologique sont immenses. Dans ce type de communauté, le milieu varie dans l'espace et dans le temps. Certaines de ces variations peuvent être au moins partiellement déterminées et dépendent, par exemple, du caractère spécifique de la végétation existante ou préexistante en un point donné. Les propriétés physiques et chimiques du sol d'une station donnée peuvent être ainsi déterminées. De même, la variation spatiale de facteurs physiques comme l'éclairement sous une canopée complète peut être en partie fonction de la variation floristique de la canopée. L'existence des variations induites par le milieu vivant sur la disponibilité des ressources offre des possibilités presque illimitées pour des spécialisations biologiques. Certains écologistes ont par conséquent émis des hypothèses sur la compatibilité ou même l'interdépendance entre espèces dans un tel système (Webb, 1968). Mais les variations temporelles les plus grandes et probablement les plus significatives des facteurs mésologiques ne sont pas déterminées dans l'espace et dépendent de l'apparition largement aléatoire de clairières dans la canopée. Les chances de régénération varient donc dans le temps et dans l'espace et il est en grande partie impossible de prévoir l'état du milieu des stations, ce qui met l'accent sur les interactions dues à la concurrence. En théorie, la coexistence des espèces ne s'explique pas seulement par des variations dans les facultés d'adaptation à un milieu donné et par des modes de concurrence différents (grandes graines ou petites graines, croissance rapide ou lente, sciaphilie ou héliophilie, etc.), mais aussi parce qu'elles évitent, au hasard du temps et de l'espace, d'utiliser leurs possibilités de régénération.

Hopkins (1970) soutient alors que quatre conditions biologiques sont essentielles pour éviter que plusieurs espèces occupent un même emplacement. Les espèces doivent premièrement posséder des époques de floraison et de fructification, régulières ou occasionnelles, qui ne coïncident pas. En second lieu, les graines doivent avoir une longévité limitée. Troisièmement, il devrait y avoir une période climatique où l'installation des plantules et la croissance ne soient pas inhibées. Enfin, la production de semences devrait rester suffisante malgré la concurrence.

Bien que beaucoup d'espèces répondent à ces conditions dans le stade évolué, les deux premières ne sont probablement pas caractéristiques des espèces des phases d'ouverture et de reconstitution. La diversité floristique de la pluviisylve semble toutefois se maintenir, en partie par la spécialisation de l'éventail écologique et des caractéristiques biologiques des espèces; en partie, aussi, par les hasards de l'installation et donc de la régénération ainsi que de l'interchangeabilité des espèces possédant des époques de floraison irrégulières et des graines à courte durée de vie.

On sait bien que ces mécanismes de sécurité peuvent faire défaut; les successions secondaires peuvent être déviées et certaines espèces peuvent acquérir une prédominance dans des conditions particulières (Richards, 1952). Quatre conclusions pratiques découlent des connaissances actuelles.

1. L'équilibre dynamique qui maintient la diversité spécifique avec des populations de faible densité dans le stade évolué de la pluviersylve est très facile à détruire et difficile à reconstituer à cause : a) de la dissémination en grande partie inefficace des diaspores et donc des faibles vitesses de reconstitution; b) des conditions spéciales nécessaires au succès de la germination et de l'installation; c) des effets plus ou moins irréversibles (sur les sols bien drainés) de la destruction de la forêt et de l'élimination de l'humus, où se trouvent les éléments nutritifs, la microflore, la micro- et la macrofaune. Voir Gómez-Pompa *et al.* (1972) et May (1973, 1975).

2. On admet souvent qu'une forêt naturelle en équilibre produira de façon soutenue une biomasse maximale dans un milieu donné. On a cependant la preuve que la sélection naturelle finit par favoriser les seules espèces qui, grâce à leur puissante stature et à la densité de leur houppier, peuvent éliminer leurs concurrents et n'autorisent alors la survie que des espèces sciaphiles (Horn, 1972) qui ne sont pas nécessairement les plus productives. Sur les sols pauvres et très bien drainés, des contraintes hydriques intermittentes, même en zone tropicale hyperhumide, empêchent le développement d'un peuplement à canopée haute, d'une seule strate et caractérisée par une forte intensité de transpiration. Elle est alors remplacée par une canopée formée de petites feuilles brillantes et inclinées de façon que l'ensemble ait un grand pouvoir de réflexion. Dans ce cas, la contrainte hydrique devient le facteur essentiel de la sélection naturelle, mais la structure de la canopée ainsi obtenue favorise un éclaircissement plus important, comme à la suite d'un phénomène aléatoire. Par suite, le sous-bois à plusieurs strates possède un indice de surface foliaire élevé, ainsi que des vitesses d'accroissement de volume (et probablement de biomasse et de mortalité) telles que l'accroissement total brut du volume de forêts poussant sur des sols pauvres peut égaler celui obtenu dans des stations aux sols de régime thermique tempéré. En général, la forêt évoluée poussant dans des conditions intermédiaires n'est pas seulement la plus variée quant à sa composition floristique et à sa structure, mais elle présente aussi l'accroissement de volume brut le plus important.

3. Si la forêt évoluée est coupée à blanc ou de façon sélective, les ressources du sol en eau et en éléments nutritifs permettent une croissance rapide et soutenue des espèces de la phase d'ouverture qui ne sont adaptées qu'à des sols fertiles. Dans d'autres stations, les éléments nutritifs sont surtout stockés dans la végétation; ils deviennent limitants et la succession se trouve retardée; elle peut être déviée vers un état régressif semi-permanent sur un sol encore plus appauvri. Sans apport d'engrais, la répétition des coupes sur des sols fertiles conduira aussi à un appauvrissement.

4. Pour la production de bois, on sélectionnera les espèces de la phase d'ouverture et peut-être aussi les essences héliophiles à croissance rapide du stade évolué. *Albizia falcataria*, espèce pionnière tardive dans les Moluques, sert aux Philippines comme bois d'œuvre et pour la fabrication de pâte à papier; cette espèce atteint 20 m de hauteur en 2 ans et les plantations sont coupées tous les 8 ans

dans le cas des petites exploitations. Certains des peuplements les plus intéressants exploités en zone tropicale humide, comme ceux à *Terminalia superba* du Mayombé en Afrique et à *Tectona grandis* en Extrême-Orient, proviennent de successions après l'abandon des terres soumise à l'essartage.

Le forestier doit en outre disputer les terrains fertiles à l'agriculteur. Les sols secs et pauvres ne pourraient jamais supporter des coupes forestières périodiques, mais conviendraient à la production de fruits, de latex, d'huiles ou de composés à usage pharmaceutique. Le stade évolué qui correspond à 90 % de la surface des pluviersylves n'a pas sa place dans une forêt aménagée pour la production de bois. Il a cependant un rôle capital dans la mise en valeur des ressources naturelles :

Dans l'aménagement des bassins versants, sa structure à plusieurs strates protège le plus efficacement le sol contre l'érosion; son lacis de racines et son microclimat permettent de retenir des réserves en eau maximales et amortissent les effets des inondations locales; dans les régions de collines, la structure particulière de la canopée de la forêt évoluée lui permet de recueillir l'eau des nuages qui passent et d'alimenter des cours d'eau permanents dans les plaines voisines à climat contrasté (Mueller-Dombois, 1972); à cet égard, les autres types de végétation sont bien moins efficaces;

Les réserves génétiques y sont les plus importantes, non seulement pour l'amélioration des essences productrices de bois, mais aussi pour la création et l'amélioration des espèces productrices d'huiles comestibles, de fruits, de substances pharmaceutiques ou chimiques, et également pour faire face aux changements caractérisant un monde en constante évolution ainsi que les marchés nationaux;

Pour juger de la capacité de production à long terme des écosystèmes modifiés par l'homme, la forêt évoluée peut servir de terme de référence et permettre de tirer des leçons après les échecs souvent inévitables.

Forêts des climats tropicaux contrastés

Bien que les forêts sempervirentes des climats tropicaux contrastés soient lentes à régénérer et subissent, du fait des activités humaines, des déviations au cours de leur évolution, il est en gros exact que les forêts poussant sur des sols plus fertiles ont, après une atteinte, un pouvoir de régénération supérieur à celui observé en zone hyperhumide, et cela pour les raisons suivantes :

Régénération par rejets, comme chez *Shorea robusta* et *Tectona grandis* en Inde;

Dissémination plus efficace des graines;

Dormance des graines;

Exigences moins contraignantes de la germination;

Plus grande proportion d'éléments nutritifs dans le sol;

Plus grande proportion d'éléments nutritifs retournant tous les ans au sol.

Tous ces facteurs sont plus déterminants quand augmentent la longueur de la saison sèche et l'irrégularité des pluies.

Ces propriétés sont bien connues des pasteurs et des agriculteurs traditionnels qui exploitent ces écosystèmes.

Les recherches nécessaires et les priorités

Méthodes

L'étude de nombreux aspects de l'évolution des forêts tropicales est techniquement simple et peu coûteuse, mais très peu de travaux ont été effectués de façon méthodique sur une échelle assez grande et sur une période suffisante. Il faut pour cela des zones adéquates de forêts naturelle intacte et des chercheurs enthousiastes acceptant de passer de longues périodes sur le terrain et de poursuivre leurs études pendant plusieurs années. Les critères de choix de ces zones sont nombreux et variés et leurs fondements scientifiques restent à établir. En général, on considère que des zones inférieures à 1 000 ha ne conviennent pas et qu'il faut atteindre 2 000 ha, entourés d'une zone tampon de superficie comparable, exploitée à des fins commerciales. Dans beaucoup d'études préconisées ici, on pourra utiliser les mêmes parcelles et populations servant d'échantillons (voir également le chapitre 21).

Recherches recommandées

Les thèmes de recherche sont cités en premier lieu, puis leur relation avec les aspects d'aménagement et d'exploitation est signalée.

Synécologie

1. Analyse des modalités et des processus dans les différents types de forêts. Tous les individus doivent être mesurés chaque année sur des périodes d'au moins 5 ans. Le plan des études doit être élaboré de façon à donner lieu à des mesures continues.

- a) Études des vitesses des changements cycliques :
Mesure périodique de l'accroissement de la circonférence et de la hauteur de tous les individus appartenant à des échantillons représentatifs comprenant plusieurs centaines d'arbres numérotés et cartographiés;
Évaluation périodique des nouvelles vagues de plantules et de la mortalité dans des échantillons du même type;
Relevé continu des variations du feuillage, de la floraison et de la fructification de tous les individus répertoriés (voir ci-dessous le point 4).
- b) Études de changements univoques :
Réculte de données à partir du sol et du couvert végétal sur l'augmentation du lessivage, de la nitrification, de l'accumulation des cations, etc.
- c) Études de l'évolution du sous-bois en fonction de la structure de la canopée, à la fois dans des forêts naturelles et dans des parcelles soumises à des traitements expérimentaux :

Mise au point de méthodes rapides pour caractériser les conditions d'éclaircissement;

Influence de la structure de la canopée sur la composition et l'évolution du sous-bois, et sur sa propre régénération;

Effets de la taille des clairières sur la succession, avec et sans grattage du sol;

Effets de la taille des clairières sur les sols;

Analyse du déterminisme dans la succession : dormance des graines, germination, concurrence des plantules, etc. (voir ci-dessous les points 6 et 7);

Répartition dans l'espace et dans le temps des ouvertures dans la canopée.

2. Évolution dans le sol. L'analyse des variations au niveau des systèmes radicaux est techniquement difficile, mais on devrait essayer de mettre en place, par exemple, des coupes de sol ayant une face limitée par une vitre et recouvertes entre les observations, parallèlement aux techniques d'échantillonnage destructrices :

- a) Modifications au niveau des systèmes radicaux;
- b) Interactions au niveau de la rhizosphère;
- c) Développement des racines au cours des phases d'ouverture et de reconstitution;
- d) Restauration des cycles biogéochimiques après une catastrophe naturelle.

3. Variations spatiales de l'évolution :

- a) Variations dans les forêts en fonction du sol;
- b) Variations en fonction du climat;
- c) Variations en fonction de l'altitude; en particulier, orientation de l'évolution des vitesses moyennes de croissance chez toutes les espèces des forêts mélangées.

Autécologie

4. Observations phénologiques sur les individus recensés dans les échantillons de populations pendant au moins 5 ans :

- a) Périodes et fréquence des modifications du feuillage, de la floraison et de la fructification; observation de leur synchronisme;
- b) Marquage des feuilles pour calculer leur durée de vie;
- c) Marquage des inflorescences pour déterminer les taux de mortalité et les causes de celle-ci dans le cas des fleurs et des fruits;
- d) Études physiologiques de l'étiologie des modifications phénologiques.

5. Biologie de la reproduction :

- a) Études des mécanismes floraux favorisant l'allo-gamie, par exemple le caractère dioïque et ses variations au sein des populations;
- b) Études de la pollinisation et des organismes pollinisateurs;

c) Études des variations génétiques au sein des populations;

d) Études de l'embryogenèse, en rapport avec les modes de reproduction.

6. Biologie de la fructification :

a) Chorologie;

b) Prédation et mortalité avant et après dissémination; écologie de la prédation; relations prédateurs-proies;

c) Dormance des graines dans la forêt et hors de celle-ci;

d) Physiologie de la germination.

7. Écologie des plantules :

a) Études de la mortalité sélective avec des individus issus de populations naturelles, appartenant à des stades évolué et d'ouverture;

b) Physiologie comparée des plantules et des jeunes plants d'espèces sélectionnées; en particulier, absorption et émission de l'eau, photosynthèse et respiration, cycles biogéochimiques et croissance;

c) Études de l'installation des plantules, et surtout de leurs systèmes radicaux.

8. Études de l'allélopathie dans les forêts mélangées.

9. Études comparées d'individus marqués appartenant à des espèces du stade évolué et de la phase d'ouverture, dans des stations et des conditions mésologiques variées, à la fois en forêt naturelle intacte, en forêt soigneusement exploitée et en plantation;

a) Comparaison des vitesses de croissance;

b) Relations entre l'accroissement de circonférence et l'augmentation de hauteur, en fonction de la phénologie;

c) Physiologie comparée;

d) Durée de vie des arbres :

Datations au C_{14} effectuées sur des carottes prélevées à la base des vieux arbres ;

Déduction de l'âge à partir d'études de croissance et de mortalité.

10. Surveillance des changements cycliques au sein des effectifs de populations de plantes et d'animaux et de leurs relations.

11. Écologie des espèces envahissantes, étrangères aux forêts tropicales.

Collecte et diffusion des données

Il est essentiel que les chercheurs travaillant dans des régions différentes puissent collaborer et communiquer entre eux. De nombreux travaux fragmentaires ont déjà été effectués et leurs résultats, consignés dans des rapports anciens, ne sont pas à la disposition des chercheurs; il est nécessaire de les exhumer et de les diffuser.

Application des recherches

(Les nombres se rapportent aux paragraphes numérotés ci-dessus à propos des thèmes de recherche recommandés.)

Sylviculture (voir également le chapitre 9).

Pour permettre l'analyse et la prévision de la croissance des peuplements :

1a, 1c, 2a, 2b, 3a-c, 7a-c, 9a-c, 11.

Pour limiter au maximum les pertes d'éléments nutritifs :

1b, 1c, 2a-d, 3a-c, 4b.

Pour intensifier au maximum la phase de croissance rapide :

1a, 1c, 2a, 2c, 3a-c, 4b, 7a-b, 9a-c.

Pour assurer à tout moment une régénération satisfaisante :

1a, 1c, 3a-c, 4a, 4c, 4d, 5b, 6a-d, 7a-c, 8, 10, 11.

Pour limiter les attaques des ravageurs :

6a-c, 8, 10, 11.

Exploitation des ressources génétiques

Problèmes de détermination des conditions d'installation et de croissance :

1a, 2a, 2c, 3a-c, 6a-d, 7a-c, 8.

Connaissance des systèmes génétiques permettant d'améliorer les peuplements :

1a, 3a-c, 4a, 4c, 4d, 5a-d, 10.

Aménagement et conservation (voir également le chapitre 21)

Détermination de la taille minimale des populations pour assurer leur conservation permanente :

1c, 3a-c, 4a, 4c, 5a-d, 6a-d, 7a, 8, 9d, 10.

Préservation de la stabilité du milieu (voir le chapitre 9) :

1b, 1c, 2b, 2d, 3a-c, 5b, 6b, 8, 9b, 9d, 10, 11.

Bibliographie

Références générales importantes

ADJANOHOON, E. *Végétation des savanes et des rochers découverts en Côte-d'Ivoire centrale*. Mém. ORSTOM, n° 7, 1964, 178 p.

ASHTON, P. S. Speciation among tropical forest trees: some deductions in the light of recent evidence. *Biol. J. Linn. Soc.*, 1, 1969, p. 155-196.

—, *Report on research undertaken during the years 1963-1967 on the ecology of mixed dipterocarp forests in Sarawak*. Unpub. ms. for Sarawak Government.

AUBREVILLE, A. La forêt coloniale : les forêts de l'Afrique occidentale française. *Ann. Acad. Sci. Colon.* (Paris), 9, 1938, p. 1-245.

—, La destruction des forêts et des sols en pays tropical. *Adansonia*, 2° sér., 11 (1), 1971, p. 5-39.

BAKER, H. G. Evolution in the tropics. *Biotropica*, 2, 1970, p. 101-111.

BAWA, K. S. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. *Evolution*, 28, 1974, p. 85-92.

BEARD, J. S. *The natural vegetation of Trinidad*. Oxford Forestry Memoirs, 20, 1946, 152 p.

- BONARDI, D. *Contribution à l'étude botanique des inselbergs de la Côte-d'Ivoire forestière*. Dipl. Et. Sup., Univ. Abidjan, 1966, 81 p., document multigraphié.
- BROWN, W. H.; MATTHEWS, D. M. Philippines dipterocarp forests. *Philip. J. Sci.*, 9, A, 1914, p. 413-561.
- BRYNDUM, D.; HEDEGART, T. Pollination of teak (*Tectona grandis* L.). *Silv. Genet.*, 18, 1969, 57 p.
- BURLEY, J.; NICKLES, D. G. *Selection and breeding to improve some tropical conifers*. 2 vol. Oxford, Commonwealth Forestry Institute, 1973.
- CATINOT, R. Sylviculture tropicale en forêt dense africaine. *Bois et Forêts des Tropiques* (Nogent-sur-Marne), 1965, 100, p. 5-18; 101, p. 3-16; 102, p. 3-16; 103, p. 3-16; 104, p. 17-30.
- . Premières réflexions sur une possibilité d'explication physiologique des rythmes annuels d'accroissement chez les arbres de la forêt tropicale africaine. *Bois et Forêts des Tropiques*, 131, 1970, p. 3-36.
- CHAMPION, H. G.; SETH, S. K. *General sylviculture for India*. Delhi, Manager of Publications, 1968, 511 p.
- CONNELL, J. H. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: *Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Numbers Popul.* (Oosterbeek, 1970), p. 298-312.
- DAUBENMIRE, R. F. *Plants and environment: a textbook of plant autecology*. 3rd ed. New York, Wiley, 1974, 422 p.
- DAWKINS, H. C. *The management of natural tropical high forest with special reference to Uganda*. Oxford Imperial Forestry 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.
- DE LA MENSBRUGE, C. *La germination et les plantules des essences arborées de la forêt dense humide de la Côte d'Ivoire*. Nogent-sur-Marne, Centre technique forestier tropical (CTFT), 1966, 389 p.
- DEVINEAU, J. L. *Étude quantitative des forêts-galeries de Lamto (moyenne Côte-d'Ivoire)*. Thèse 3^e cycle, Paris, 1975, 190 p.
- DOBBERN, W. H. van; LOWE-McCONNELL, R. H. (eds.). *Unifying concepts in ecology*. Report of the plenary sessions of the first international congress of ecology (The Hague, September 8-14, 1974). The Hague, W. Junk B.V. Publishers; Wageningen, Centre for agricultural publishing and documentation, 1975, 302 p.
- Chapters on 'Flow of energy and matter between trophic levels'; 'Comparative productivity in ecosystems'; 'Diversity, stability and maturity in natural ecosystems'; 'Diversity, stability and maturity in ecosystems influenced by human activities'; 'Strategies for management of natural and man-made ecosystems'.
- FAEGRI, K.; PILJ, L. van der. In: *The principles of pollination ecology*, p. 1-29. Oxford, Pergamon Press, 1971, 248 p.
- FAO. *Tree seed notes*. Rome, FAO, 1955, 354 p.
- GÓMEZ-POMPA, A.; VÁZQUEZ-YANES, C.; GUEVARA, S. The tropical rain forest: a non-renewable resource. *Science*, 177, 1972, p. 762-765.
- GREIG-SMITH, P. Ecological observations on degraded and secondary forest in Trinidad, British West Indies. II. Structure of the communities. *J. Ecol.*, 40, 1952, p. 316-330.
- GUILLAUMET, J. L. *Recherches sur la végétation et la flore de la région du bas Cavally (Côte-d'Ivoire)*. Mém. ORSTOM, n° 20, 1967, 247 p.
- . ADJANOHOON, E. *La végétation dans le milieu naturel de Côte-d'Ivoire*, Mém. ORSTOM, n° 50, 1971, p. 157-263.
- HALLÉ, F.; OLDEMAN, R. A. A. *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. Paris, Masson, 1970, 178 p.
- HARPER, J. L. The role of predation in vegetational diversity. In: *Brookhaven Symp. Biol.*, 22, 1969, p. 48-62.
- HEDEGART, T. Breeding systems, variation and genetic improvement of teak, *Tectona grandis*. In: Burley, J.; Styles, B. T. (eds.). *Tropical trees: variation, breeding and conservation* (Proceedings of an international symposium, Oxford, April 1975; Linnean Society Symposium Series no. 2). London, New York, Academic Press, 1976, 244 p.
- HOLMES, C. H. Flowering and fruiting of forest trees of Ceylon. *Indian Forester*, 68, 1942, p. 411-420, 488-499, 580-585.
- HOPKINS, B. Vegetation of the Olokemeji Forest Reserve, Nigeria. VI. The plants on the forest site with special reference to their seasonal growth. *J. Ecol.*, 58, 1970, p. 765-793. VII. The plants of the savanna with special reference to their seasonal growth. *J. Ecol.*, 58, 1970, p. 795-823.
- JANZEN, D. H. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*, 104, 1970, p. 501-528.
- JOHANSSON, D. *Ecology of vascular epiphytes in west African rain forest*. Uppsala, Svenska Växtgeografiska Sällskapet, 1974, 129 p.
- JONES, E. W. Some aspects of natural regeneration in the Benin rain forests. *Empire For. Rev.*, 29, 1950, p. 108-124.
- . Ecological studies in the rain forest of Southern Nigeria. IV. Part 1. *J. Ecol.*, 43, 1955, p. 564-594. Part 2. *J. Ecol.*, 44, 1956, p. 83-117.
- KELLMAN, M. C. *Secondary plant succession in tropical montane Mindanao*. Canberra, Australian National University, Dept. Biogeogr. Geomorph., Publ. BG/2, 1970, 174 p.
- KOECHLIN, J. *La végétation des savanes du Sud de la République du Congo*. Mém. ORSTOM, 10, 1961, 310 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. *Gard. Bull. Sing.*, 17, 1958, p. 11-81.
- LAMB, A. F. A. *Fast growing timber trees of the lowland tropics*. 1. *Gmelina arborea*, 1968; 2. *Cedrela odorata*, 1968; 5. (with O. O. Ntimbo): *Terminalia ivorensis*, 1970; 6. *Pinus caribaea*, 1973. Oxford, Commonwealth Forestry Institute.
- LENEUF, N.; OCHS, R. Sols podzoliques en basse Côte-d'Ivoire. *Trans. 6th Int. Cong. Soil Sci.*, E, 1956, p. 529-532.
- LONGMAN, K. A.; JENK, J. *Tropical forest and its environment*. London, Longman, 1974.
- MAY, R. M. *Complexity and stability in model ecosystems*. Princeton, 1973.
- MEDWAY, Lord. Phenology of a tropical rain forest in Malaya. *Biol. J. Linn. Soc.*, 4, 1972, p. 117-146.
- MIÈGE, J. Les savanes et les forêts claires de Côte-d'Ivoire. *Études éburnéennes*, Abidjan, 7, 1955, p. 25-50.
- MORAT, Ph. *Les savanes du Sud-Ouest de Madagascar*. Mém. ORSTOM, 68, 1973, 235 p.
- POORE, M. E. D. Integration in the plant community. *J. Ecol.*, 52 (suppl.), 1964, p. 213-226.
- PURSEGLOVE, J. W. *Tropical crops*. 2 vol. Longman, 1968, 719 p.
- RICHARDS, P. W. *The tropical rain forest: an ecological study*. Cambridge Univ. Press, 1952, 450 p., 4th reprint with corrections, 1972.
- RICHARDS, P. W. Ecological notes on west african vegetation. 1. The plant communities of the Idanre Hills, Nigeria. *Journ. of Ecol.*, 45 (2), 1957, p. 563-577.
- RIDLEY, H. N. *The dispersal of plants throughout the world*. London, Reeve, 1930, 744 p.

- SCHNELL, R. Contribution à une étude phytosociologique et phytogéographique de l'Afrique occidentale : les groupements et les unités géobotaniques de la région guinéenne. *Mém. IFAN*, 18, 1952, p. 41-236.
- , *Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. Les problèmes généraux*. Vol. II, Paris, Gauthier-Villars, 1971, 951 p.
- SCHULZ, J. P. Ecological studies on rain forest in Northern Suriname. *Verhand. Kon. Ned. Akad. Wetensch. Afd. Natuurk.*, ser. 2, 53, 1960, 267 p. Amsterdam, Eedenfonds.
- STEENIS, C. G. G. J. Van. Rejuvenation as a factor for judging the status of vegetation types: the biological nomad theory. In: *Study of tropical vegetation. Proceedings of the Kandy Symposium*, p. 212-218. Paris, Unesco, 1958, 226 p.
- STERN, K.; ROCHE, L. *The genetics of forest ecosystems*. Berlin and New York, Springer Verlag, 1974, 330 p.
- STYLES, B. T. Flower biology of the Meliaceae and its bearing on tree breeding. *Silv. Genet.*, vol. 21, no. 5, 1972.
- TAYLOR, C. J. La régénération de la forêt tropicale dense dans l'Ouest africain. *Bois et Forêts des Tropiques*, 37, 1954, p. 19-26.
- , *Synecology and silviculture in Ghana*. Edinburgh, Nelson, and Univ. College of Ghana, 1960, 417 p.
- TROCHAIN, J. L. *Ecologie végétale de la zone intertropicale non désertique*. Univ. Paul Sabatier, Toulouse, 1980.
- TROUP, R. S. *The silviculture of Indian trees*. 3 vol. London, Oxford University Press, 1921, 1 195 p.
- VIDAL, J. E. Types biologiques dans la végétation forestière du Laos. *Bull. Soc. Bot. France, Mémoires*, 1966, p. 197-203.
- VIGNAL, P. La disparition de la forêt malgache des Hauts Plateaux. *Rev. Bois et forêts des tropiques*, 49, 1956, p. 3-8.
- WEBB, L. J. Cyclones as an ecological factor in tropical lowland rain forest, North Queensland. *Aust. J. Bot.*, 6, 1958, p. 220-228.
- ; TRACEY, J. G.; WILLIAMS, W. T. Regeneration and pattern in the sub-tropical rain forest. *J. Ecol.*, 60, 1972, p. 675-695.
- WHITMORE, T. C. *Change with time and the role of cyclones in tropical rain forest on Kolombangara, Solomon Islands*. Oxford, Commonwealth Forestry Institute, paper no. 46, 1974, 92 p.
- , *Tropical rain forests of the Far East*. Oxford, Clarendon Press, 1975, 278 p., 550 références.
- WYATT-SMITH, J. *Manual of Malayan silviculture for inland forests*. Kuala Lumpur, Malayan Forestry Rec., 23, 1963, 400 p.
- WYCHERLEY, P. R. The phenology of plants in the humid tropics. *Micronesica*, 9, 1973, p. 75-96.
- Dehra Dun, Forestry Research Institute, 1958, 196 p.
- , *Proceedings seminar-cum-workshop on genetic improvement of forest tree seeds in India*. Dehra Dun, Forestry Research Institute, 1970.
- ASHTON, P. S. *Ecological studies in the mixed dipterocarp forests of Brunei State*. Oxford Forestry Memoirs, 25, 1964, 110 p.
- , The biological significance of complexity in lowland tropical rain forest. *J. Ind. Bot. Soc.*, 50 A, 1972, p. 530-537.
- , An approach to the study of breeding systems, population structure and taxonomy of tropical trees. In: Burley, J.; Styles, B. T. (eds.). *Tropical trees: variation, breeding and conservation* (Proceedings of an international symposium, Oxford, April 1975; Linnean Society Symposium Series no. 2). London, New York, Academic Press, 1976, 244 p.
- , Dipterocarpaceae. In: Steenis, C. G. G. J. Van (ed.). *Flora Malesiana*. Sous presse.
- AUBRÉVILLE, A. Les forêts réservées en Côte d'Ivoire et leur enrichissement. *Rev. Bot. Appl.*, 10, 1930, p. 111-119.
- , La forêt de la Côte d'Ivoire. *Bull. Comité d'études historiques scientifiques de l'AOF*, 15, 1932, p. 205-249.
- , *Flore forestière de la Côte d'Ivoire*, 2^e éd., 3 vol. Nogent-sur-Marne, Centre technique forestier tropical (CTFT), 1959, 372 p., 342 p., 334 p.
- BAILLIE, I. C. *Further studies on the occurrence of drought in Sarawak*. Sarawak, Forest Dept., 1972, 12 p.
- BAUR, G. N. *The ecological basis of rain forest management*. Forestry Commission of New South Wales, Australia, 1961-62, 499 p. Rome, FAO, André Meyer Fellowship Programme Report, 1962, 499 p.
- BERNHARD-REVERSAT, F.; HUTTEL, C.; LEMÉE, G. Quelques aspects de la périodicité écologique et de l'activité végétale saisonnière en forêt ombrophile sempervirente de Côte d'Ivoire. In: Golley, P. M.; Golley, F. B. (eds.). *Tropical ecology with an emphasis on organic production*, p. 217-234. Athens, Univ. of Georgia, 1972, 418 p.
- BIRAUD, J. Reconstitution naturelle et amélioration des peuplements d'okoumé au Gabon. *Bois et Forêts des Tropiques*, 66, 1959, p. 3-28.
- BRINKMANN, W. L. F.; VIEIRA, A. N. The effect of burning on germination of seeds at different soil depths of different tropical tree species. *Turrialba*, vol. 21, no. 1, 1971, p. 77-82.
- BRÜNIG, E. F. On the seasonality of droughts in the lowlands of Sarawak (Borneo). *Erdkunde* (Bonn), vol. 23, no. 2, 1969, p. 127-133.
- , Stand structure physiognomy and environmental factors in some lowland forests in Sarawak. *Tropical Ecology*, vol. 11, no. 1, 1970, p. 26-43.
- , On the ecological significance of drought in the equatorial wet evergreen (rain) forest of Sarawak (Borneo). In: Flenley, J. R. (ed.). *The water relations of Malesian forests. Transactions of the first Aberdeen-Hull symposium on Malesian ecology*, p. 66-96. Univ. Hull, Dept. Geography, Misc. scr. no. 11, 1971, 97 p.
- , *Ecological studies in the kerangas forests of Sarawak and Brunei*. Borneo Literature Bureau (Kuching), 1974, 237 p.
- BURGESS, P. F. An ecological study of the hill forests of the Malay Peninsula with special reference to the regeneration of tree species of economic importance: an assessment after nine months' preliminary study of the project. *Malayan Forester* (Kuala Lumpur), vol. 31, no. 4, 1968, p. 314-325.
- , Preliminary observations on the autecology of *Shorea curtisii* Dyer ex King in the Malay Peninsula. *Malayan Forester*, vol. 32, no. 4, 1969, p. 438 (abstract-only).
- , Studies on the regeneration of the hill forests of the Malay Peninsula: the phenology of dipterocarps. *Malayan Forester*, 35, 1972, p. 103-123.

Autres références générales

- ALEXANDRE, D. *Régénération et implantation des arbres forestiers en Basse Côte d'Ivoire*. Abidjan, ORSTOM, 1972, 29 p. multigr.
- ALVIM, P. de T. Tree growth periodicity in tropical climates. In: Zimmermann, M. H. (ed.), *Formation of wood in forest trees*, p. 479-495. New York, 1964.
- ANDERSON, J. A. R. *The ecology and forest types of the peat swamp forests of Sarawak and Brunei in relation to their silviculture*. Univ. of Edinburgh, Ph. D. thesis, 1961, 191 p. multigr.
- ANON. *Proceedings of All India Sal Study Tour and Symposium*. Dehra Dun, Forestry Research Institute, 1953.
- , *Proceedings of All India Teak Study Tour and Symposium*.

- CAPON, M. Observations sur la phénologie des essences de la forêt de Yangambi. In: *C.R. Sem. Agric. Yangambi* (Publ. INEAC, Bruxelles), 1947, p. 849.
- CENTER, T. D.; JOHNSON, C. D. Coevolution of some seed beetles (*Coleoptera: Bruchidae*) and their hosts. *Ecology*, 55, 1974, p. 1096-1103.
- COOMBE, D. E.; HADFIELD, W. An analysis of the growth of *Musanga cecropioides*. *J. Ecol.*, 50, 1962, p. 221-234.
- CORNER, E. J. H. The durian theory of the origin of the modern tree. *Ann. Bot.* (N.S.), 13, 1949, p. 367-414.
- , *Wayside trees of Malaya*. 2nd ed. Singapore, 1952, vol. 1, 772 p.; vol. 2, 228 pl.+5 p., 359 fig.
- , The durian theory extended. *Phytomorph.*, 3, 1953, p. 465-476; 4, 1954, p. 263-274.
- , The evolution of tropical forest. In: Huxley, J. S.; Hardy, A. C.; Ford, E. B. (eds.). *Evolution as a process*, p. 34-46. London, Allen and Unwin, 1956.
- , *The life of plants*. London, Weidenfeld and Nicholson, 1964, 315 p.
- DALJEET-SINGH, K. Seed pests of some dipterocarps. *Malayan Forester*, 37, 1974, p. 24-36.
- DAWKINS, H. C. Rapid detection of aberrant girth increment in tropical trees. *Empire For. Rev.*, 35, 1956, p. 448-454.
- , Crown diameters: their relation to bole diameters in tropical forest trees. *Commonwealth For. Rev.*, vol. 42, no. 4, 1963, p. 318-333.
- DE LEEUW, H. A. L. Het boschbedrijf, neer in het bijzonder de boschverjonging op Bangka en Biliton. *Tectona*, 29, 1936, p. 915-928.
- DENT, T. V. Some records of extreme longevity of seeds of Indian forest plants. *Indian Forester*, vol. 68, no. 12, 1942.
- , Seed storage with particular reference to the storage of forest plants. *Indian For. Rec. (new series), Silviculture*, vol. 7, no. 1, 1948.
- DOCTERS VAN LEEUWEN, W. M. Krakatau 1883 to 1933. A botany. *Annals Jardin Bot.* (Buitenzorg, Java), 46-47, 1936, p. 1-506.
- EGGELING, W. J. Observations on the ecology of the Budongo rain forest, Uganda. *J. Ecol.*, 34, 1947, p. 20-87.
- FAO. *Forest genetic resources*. Rome, FAO Forestry occasional papers, 1973, 1975.
- FERRI, M. G. *Simposio sobre o cerrado*. Univ. Sao Paulo, vol. 1, 1963, 375 p.; vol. 3, 1971, 239 p.
- FLORENCE, R. G. A comparative study of flowering and seed production in six blackbutt (*Eucalyptus pilularis* Sm.) forest stands. *Aust. For.*, 1964, p. 28-33.
- FOX, J. E. D. Dipterocarp seedling behaviour in Sabah. *Malayan Forester*, 36, 1973, p. 205-214.
- FRANKIE, G. W. Tropical forest phenology and pollinator plant co-evolution. In: *Co-evolution of animals and plants* (1st Int. Congr. Syst. and Ecol. Biol., Boulder, Colorado), 1973, p. 192-209.
- ; BAKER, H. G.; OPLER, P. A. Tropical plant phenology: applications for studies in community ecology. In: Lieth, H. (ed.). *Phenology and seasonality modelling*. Berlin and New York, Springer Verlag, Ecological Studies no. 8, 1974, 444 p.
- GARDNER, A.; RIDLEY, W. F. Fires in rain forest. *Aust. J. Sci.*, 23, 1961, p. 226.
- GAUCHETTE, J. Essais de prolongation du pouvoir germinatif des graines d'okoumé. In: *Conf. Forest. de Pointe-Noire*, 1958.
- GÉRARD, P. *Étude écologique de la forêt dense à Gilbertiodendron dewevrei dans la région de l'Uele*. Publ. INEAC, Sér. sci., n° 87, 1960, 159 p.
- GERMAIN, R.; ÉVRARD, C. *Étude écologique et phytosociologique de la forêt à Brachystegia laurentii*. Publ. INEAC, Sér. sci., n° 67, 1956, 105 p.
- GILBERT, G. *Observations préliminaires sur la morphologie des plantules forestières au Congo belge*. Publ. INEAC, Sér. sci., n° 17, 1938, 28 p.
- GRAY, B. Size, composition and regeneration of *Araucaria* stands in New Guinea. *J. Ecol.*, 63, 1975, p. 273-289.
- GREENWOOD, M.; POSNETTE, A. F. The growth flushes of cocoa. *J. Hort. Sci.*, 25, 1969, p. 164-174.
- HORN, H. *The adaptive geometry of trees*. Princeton, Monographs in population biology, 3, 1972.
- JANZEN, D. H. Allelopathy by myrmecophytes: the ant *Aztecus* an allelopathic agent of *Cecropia*. *Ecology*, 50, 1969, p. 147-153.
- , Seed predation by animals. *Ann. Rev. Ecol. and Syst.*, 2, 1971, p. 465-492.
- , Tropical blackwater rivers, animals and mast fruiting by the Dipterocarpaceae. *Biotropica*, 6, 1974, p. 69-103.
- , Interactions of seeds and their insect predators/parasitoids in a tropical deciduous forest. In: Price, P. W. (ed.). *Evolutionary strategies of parasitic insects and mites*. London, Plenum, 1975.
- JONES, N. Records and comments regarding the flowering of *Triplochiton scleroxylon* K. Schum. *Commonwealth For. Rev.*, vol. 53, no. 1, 1974, p. 155.
- , Some biological factors influencing seed setting in *Triplochiton scleroxylon* K. Schum. In: Burley, J.; Styles, B. T. (eds.). *Tropical trees: variation, breeding and conservation* (Proceedings of an international symposium, Oxford, April 1975; Linnean Society Symposium Series no. 2). London, New York, Academic Press, 1976, 244 p.
- KEAY, R. W. J. Wind dispersed species in a Nigerian forest. *J. Ecol.*, 45, 1957, p. 471-478.
- , Seeds in forest soils. *Nigeria Forestry Information Bulletin (new series)*, 4, 1960, p. 1-12.
- , Increment in the Okomu Forest Reserve, Benin. *Nigeria Forestry Information Bulletin (new series)*, 11, 1961, 33 p.
- KENWORTHY, J. B. Water and nutrient cycling in a tropical rain forest. In: Flenley, J. R. (ed.). *The water relations of Malesian forests. Transactions of the first Aberdeen-Hull symposium on Malesian ecology*, p. 49-65. Univ. Hull, Dept. of Geography, Miscellaneous series no. 11, 1971, 97 p.
- KOOPMAN, M. J. F.; VERHOEF, L. *Eusideroxylon zwageri* T. & B. het ijzervet van Borneo en Sumatra. *Tectona*, 31, 1938, p. 381-399.
- LEROY-DEVAL, J. Vie et mort des parasoliers (*Musanga cecropioides*). *Bois et Forêts des Tropiques*, 112, 1967, p. 265-274.
- LOEKITO; HARDJONO. Survey regenerasi hutan bekas tebangan di Orasbari Utama. *Rimba Indonesia*, 10, 1965, p. 265-274.
- LOWE, R. G. The effect of competition on tree growth. In: *2nd Nigeria For. Conf.* (Enugu, 1966), 1968.
- MALASSE, F. Phenology of the Zambezi woodland area, with emphasis on the miombo ecosystem. In: Lieth, H. (ed.). *Phenology and seasonality modelling*, p. 269-286. Berlin and New York, Springer Verlag, Ecological Studies no. 8, 1974, 444 p.
- MANDOUX, E. La régénération naturelle dans les forêts remaniées du Mayombe. *Bull. Agric. Congo belge*, 45, 1947, p. 403-421.
- MANGENOT, G. Les recherches sur la végétation dans les régions tropicales humides de l'Afrique occidentale. In: *Recherches*

- sur la zone tropicale humide. *Actes du Colloque de Kandy*, p. 115-125. Paris, Unesco, 1958, 226 p.
- MAURY, G. Différents types de polyembryonnie chez quelques Diptérocarpacées asiatiques. *Bull. Soc. d'Hist. Nat. Toulouse*, 106, 1970, p. 282-288.
- MAY, R. M. *Diversity, stability and maturity in natural ecosystems, with particular reference to the tropical moist forests*. Rome, FAO, 1975, 9 p. multigr.
- MCCLURE, H. E. Flowering, fruiting and animals in the canopy of a tropical rain forest. *Malayan Forester*, 29, 1966, p. 182-203.
- MUELLER-DOMBOIS, D. Natural vegetation and agricultural development in the hill country of Ceylon. *Loris*, 12, 5, 19, 1972, p. 262-263.
- NG, F. S. P. Age at first flowering in dipterocarps. *Malayan Forester*, 29, 1966, p. 290-295.
- ODUM, H. T.; PIGEON, R. F. (eds.). *A tropical rain forest. A study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico*. Oak Ridge, Division of Technical Information, U.S. Atomic Energy Commission, 1970, 1 678 p.
- OLATOYE, S. T. Seed storage problems in Nigeria. In: *Proc. 9th Brit. Comm. For. Conf.* (New Delhi), 1968.
- PHILIP, M. S. The dynamics of seedling populations in a moist semi-deciduous tropical forest in Uganda. In: *Proc. 9th Brit. Comm. For. Conference* (New Delhi), 1968.
- POINSIER, J. L. Le parasolier, essence de reboisement pour la forêt secondaire. *Bois et Forêts des Tropiques*, 3, 1947, p. 31-34.
- POORE, M. E. D. Studies in Malaysian rain forest. I. The forest on Triassic sediments in Jengka Forest Reserve. *J. Ecol.*, 56, 1968, p. 143-196.
- PRÉVOST, M. F. Architecture de quelques Apocynacées ligneuses. In: *Colloque sur la physiologie de l'arbre. Mém. Soc. Bot. Fr.* (Paris), 914, 1966, p. 23-36.
- RAKOEN, M. P. Beberapa pendapat mengenai daerah hutan Bangkalis Kampar. *Rimba Indonesia*, 4, 1955, p. 223-248.
- RICHARDS, P. W. The secondary succession in the primary rain forest. *Sci. Prog. Lond.*, 43, 1955, p. 45-57.
- ROLLET, B. *Inventaire forestier de l'Est Mékong*. Rome, FAO, Report no. 1500, 1962, 184 p.
- , *Études quantitatives d'une forêt dense humide sempervirente de plaine de la Guyane vénézuélienne*. Thèse de doctorat, Faculté des Sciences, Toulouse, 1969, 473 p.+173 p. (annexe).
- ROSS, R. Ecological studies on the rain forest of southern Nigeria. III. Secondary succession in the Shasha Forest Reserve. *J. Ecol.*, 42, 1954, p. 259-282.
- ROTHER, P. L. Régénération naturelle en forêt tropicale. *Bois et Forêts des Tropiques*, 8, 1948, p. 368.
- ROUX, J. Espèces à rameaux végétatifs dimorphes. I. L'appareil aérien de *Notobuxus acuminata* (Gilg) Hutch. (*Buxaceae*, *Buxoideae*). *Nat. Monsp. S. Bot.*, 16, 1964-1965, p. 177-193.
- , Sur le comportement des axes aériens chez quelques plantes à rameaux végétatifs polymorphes. Le concept de rameau plagiotrope. *Ann. Sc. Nat. Bot.* (Paris), 12^e sér., 9, 1968, p. 109-256.
- SCARONNE, F. *Contribution à l'étude des dormances en milieu équatorial (Ouest Cameroun)*. Rapport inédit, 1957, 68 p. multigr.
- SMITH, A. M. On the internal temperature of leaves in tropical insolation, with special reference to the effect of their colour on their temperature; also observations on the periodicity of the appearance of young coloured leaves growing in Peradeniya Gardens. *Ann. R. Bot. Gardens Peradeniya*, 4, 1909, p. 229-298.
- SOEBIDJA, R. S. Persoalam silvikultur di Sampit. *Rimba Indonesia*, 4, 1955, p. 83-89.
- SOEPONO, R.; ARDIWINATA, B. Beberapa segi silvikultur dari pekerjaan mekanisasi dalam hutan *Dipterocarpaceae* di Mentawir (Balikpapan). *Pengumuman Balai Besar Penelitian Kehutanan Indonesia*, 58, 1957.
- STEENIS, C. G. G. J. Van. Basic principles of rain forest sociology. In: *Study of tropical vegetation. Proceedings of the Kandy Symposium*, p. 159-163. Paris, Unesco, 1958, 226 p.
- SYNNOTT, T. J. Seed problems. In: *IUFRO Int. Symp. on seed processing* (Bergen), 1973.
- TANG, H. T. Preliminary tests on the storage and collection of some *Shorea* spp. seeds. *Malayan Forester*, 34, 1971, p. 84-98.
- ; TAMARI, C. Seed description and storage tests of some dipterocarps. *Malayan Forester*, 36, 1973, p. 38-53.
- WADSWORTH, R. M.; LAWTON, J. R. S. The effects of light intensity on the growth of seedlings of some tropical tree species. *J. West African Sci. Ass.*, vol. 13, no. 2, 1968.
- WATSON, J. G. *The mangrove swamps of the Malay Peninsula*. *Malayan Forestry Rec.*, 6, 1928, 275 p.
- WEBB, L. J. Biological aspects of forest management. *Proc. Ecol. Soc. Aust.*, 3, 1968, p. 91-95.
- ; TRACEY, J. G.; HAYDOCK, K. P. A factor toxic to seedlings of the same species associated with living roots of the non-gregarious subtropical rain forest tree *Grevillea robusta*. *J. Appl. Ecol.*, 4, 1967, p. 13-25.
- WHITEHEAD, D. R. Wind pollination of angiosperms: evolutionary and environmental considerations. *Evolution*, 23, 1969, p. 28-35.
- WILLIAMS, W. T.; LANCE, G. N.; WEBB, L. J.; TRACEY, J. G.; DALE, M. B. Studies in the numerical analysis of complex rain forest communities. III. The analysis of successional data. *J. Ecol.*, 57, 1969, p. 515-535.
- ; —; —; —; CONNELL, J. H. Studies in the numerical analysis of complex rain forest communities. IV. A method for the elucidation of small scale forest pattern. *J. Ecol.*, 57, 1969, p. 635-654.
- WILSON, D. E.; JANZEN, D. H. Predation of *Scheelea* palm seeds by bruchid beetles: seed density and distance from the parent palm. *Ecology* (Durham), 53, 1972, p. 954-959.
- WOOD, G. H. S. The dipterocarp flowering season in North Borneo. *Malayan Forester*, 19, 1956, p. 193-201.

Références sur la croissance des arbres

- AMOBİ, C. C. Periodicity of wood formation in some trees of lowland rain forest in Nigeria. *Annals of Botany* (London), vol. 37, no. 149, 1973, p. 211-218.
- ANON. *British Commonwealth Forest Terminology*. Part 1. Empire Forestry Association (London), 1953, 163 p.
- , *Increment data of forest plantations in Mexico, West Indies and Central and South America*. Second annual report of the Section on Planting, FAO Latin American Forestry Commission, Regional Committee on Forest Research. Compiled at the Tropical Forest Research Centre, USDA Forest Service, Rio Pedras, Puerto Rico, 1960.
- ARDIKOSOEMA, R. I.; KAMIL, R. N. *Musanga cecropioides* as an exotic tree in Indonesia. *Rimba Indonesia*, 4, 1955, p. 10-28.
- BLUM, B. M.; SOLOMON, D. S. *The accuracy of mean-growth estimates made with dial-gage dendrometers*. USDA Forest Service, Northeastern Forest Experiment Station Research, Note no. NE-54, 1966, 4 p.

- BOALER, S. B. The annual cycle of stem girth increment in trees of *Pterocarpus angolensis* D.C., at Kabungu, Tanganyika. *Commonwealth Forestry Review* (London), vol. 42, no. 3, 1963, p. 232-236.
- BORMANN, F. H.; KOZLOWSKI, T. T. Measurement of tree growth with dial-gage and vernier tree ring bands. *Ecology*, 43, 1962, p. 289-294.
- BOWER, D. R.; BLOCKER, W. W. Accuracy of bands and tape for measuring diameter increments. *Journal of Forestry*, vol. 64, no. 1, 1966, p. 21-22.
- BRADLEY, J. W. A plantation of remarkable growth. *Indian Forester*, 48, 1922, p. 637-640.
- BRÜNIG, E. F. On the limits of vegetable productivity in the tropical rain forest and the boreal coniferous forest. *Journal of the Indian Botanical Society*, vol. 46, no. 4, 1967, p. 314-322.
- CANNELL, M. G. R.; LAST, F. T. (eds.). *Tree physiology and yield improvement*. London and New York, Academic Press, 1976, 568 p.
- COSTER, C. Zur Anatomie und Physiologie der Zuwachszonen und Jahresringbildung in den Tropen. *Annals Jardin Bot.* (Buitenzorg, Java), 37, 1927, p. 49-160.
- , Wortelstudien in de Tropen. I. De jeugdontwikkeling van het wortelstelsel van een zeventigal boomen en groenbesters. *Teciona* (Buitenzorg), 25, 1932, p. 828-872.
- DALE, I. R. Forest spread and climatic change in Uganda during the Christian era. *Empire Forestry Review* (London), vol. 33, no. 1, 1954, p. 23-29.
- DAVIS, R. B. Seasonal differences in internodal lengths in *Cecropia* trees; a suggested method for measurement of past growth in height. *Turrialba* (Costa Rica), vol. 20, no. 1, 1970, p. 100-104.
- DAWKINS, H. C. *Interim results from research plots—Mpanga RP13—measurement accuracy*. Forest Department, Uganda, Technical Note no. 8/56, 1956, 1 p.
- , *The productivity of tropical high forest trees and their reaction to controllable environment*. Univ. of Oxford, Ph. D. thesis, 1963, 5+4+111 p. multigr.
- DOBBS, R. C. An electrical device for recording small fluctuations and accumulated increment of tree stem circumference. *Forestry Chronicle*, 45, 1969, p. 187-189.
- FOX, J. E. D. Yield plots in regenerating forest. *Malayan Forester*, vol. 33, no. 1, 1970, p. 7-41.
- FRITTS, H. C. *Tree rings and climate*. London and New York, Academic Press, 1977, 562 p.
- GEISSLER, H. Instruments for measuring the seasonal course of diameter increment in forest trees. *Wiss. Z. Tech. University of Dresden* (GDR), vol. 19, no. 6, 1970, p. 1589-1596.
- GEVORKIANTZ, S. R.; DUERR, W. A. *Methods of predicting growth of forest stands in the forest survey of the Lake States*. USDA Forest Service, Lake States Forest Experiment Station, Economic Note no. 9, 1938, 59 p.
- HALL, R. C. A vernier tree-growth band. *Journal of Forestry*, 42, 1944, p. 742-743.
- HARPER, J. L. Approaches to the study of plant competition. In: Milthorpe, F. L. (ed.). *Mechanisms of biological competition*, p. 1-39. Symposium Society of Experimental Biology, no. 15, 1961.
- HARRIS, J. M. The use of beta rays to examine wood density of tropical pines grown in Malaya. In: Burley, J.; Nickles, D. G. (eds.). *Selection and breeding to improve some tropical conifers*, p. 86-94. Symposium of IUFRO section 22 working group on breeding tropical and subtropical species (Gainesville, Florida, USA, 1971). Oxford, Commonwealth Forestry Institute, vol. 2, 1973.
- HOPKINS, E. R. Fluctuations in the girth of regrowth eucalypt stems. *Australian Forestry*, vol. 32, no. 2, 1968, p. 95-110.
- HUMMELL, F. C. The formation of growth rings in *Entandrophragma macrophyllum* A. Chev. and *Khaya grandifoliola* C. DC. *Empire Forestry Review* (London), vol. 25, no. 1, 1946, p. 103-107.
- IMPENS, I. I.; SCHALCK, J. M. A very sensitive electric dendrograph for recording radial changes of a tree. *Ecology*, vol. 46, no. 1/2, 1965, p. 183-184.
- IYAMABO, D. E. *Some aspects of girth and radial growth patterns of Triplochiton scleroxylon K. Schum.* Department of Forest Research (Ibadan, Nigeria), Research Paper (Forest Series) no. 1, 1971, 7 p.
- JEFFERS, J. N. R.; BOALER, S. B. Ecology of a miombo site, Lupa North Forest Reserve, Tanzania. I. Weather and plant growth, 1962-1964. *Journal of Ecology* (Oxford), vol. 54, no. 2, 1966, p. 447-463.
- JONES, E. W. Review of Regenwalder, eine vergleichende studie forstlichen produktionspotentials, by J. Weck. *Empire Forestry Review* (London), vol. 38, no. 4, 1959, p. 429.
- KEAY, R. W. J. Increment in the Okomu Forest Reserve, Benin. *Nigeria Forestry Information Bulletin* (Ibadan), new series, 11, 1961, 34 p.
- KINERSON, R. S. A transducer for investigation of diameter growth. *Forest Science*, vol. 19, no. 3, 1973, p. 230-232.
- KINGSTON, B. A climatic classification for forest management in Uganda. In: *10th Commonwealth Forestry Conference* (Oxford), 1974, 22 p.
- KOZLOWSKI, T. T.; WINGET, C. H. Diurnal and seasonal variation in radii of tree stems. *Ecology*, vol. 45, no. 1, 1964, p. 149-155.
- KUROIWA, K. Measurement of radial change of stems by strain gauge. *Journal of the Japan Forestry Society*, vol. 41, no. 9, 1959, p. 331-333.
- LAMB, A. F. A. *Fast growing timber trees of the lowland tropics. No. 2. Cedrela odorata*. Commonwealth Forestry Institute (Oxford), 1968, 46 p.
- LA POINT, G.; CLEVE, K. van. A portable electronic multichannel dendrograph and environmental factor recording system. *Canadian Journal of Forest Research* (Ottawa), vol. 1, no. 4, 1971, p. 273-277.
- LEBRUN, J.; GILBERT, G. *Une classification écologique des forêts du Congo*. Publication INEAC (Bruxelles), Sér. sci., n° 63, 1954, 89 p.
- LIMING, F. G. Homemade dendrometers. *Journal of Forestry*, vol. 55, no. 8, 1957, p. 575-577.
- LOWE, R. G. *Periodic growth in Triplochiton scleroxylon K. Schum.* Federal Department of Forest Research (Ibadan, Nigeria), Technical Note, no. 13, 1961.
- , Periodicity of a tropical rain forest tree: *Triplochiton scleroxylon K. Schum.* *Commonwealth Forestry Review* (London), vol. 47, no. 2, 1968, p. 150-163.
- , *Some effects of stand density on the growth of individual trees of several plantation species in Nigeria*. University of Ibadan (Nigeria), Ph. D. thesis, 1971, 10+239 p. multigr.
- MARIAUX, A. Les cernes dans les bois tropicaux africains, nature et périodicité. *Bois et Forêts des Tropiques* (Nogent-sur-Marne, France), n° 113, 1967, p. 3-14; n° 114, 1967, p. 23-37.
- , La périodicité des cernes dans le bois de limba. *Bois et Forêts des Tropiques* (Nogent-sur-Marne, France), n° 128, 1969, p. 39-54.

- MCCOMB, A. L.; OGIGIRIGI, M. *Features of the growth of Eucalyptus citriodora and Isoberlinia doka in the northern guinea savanna zone of Nigeria*. FAO, Federal Department of Forest Research, Savanna Forestry Research Station (Samaru, Nigeria), research paper no. 3, 1970, 6 p.
- McKELVIE, A. D. Root studies on seedlings. In: *Annual Report 1953-1954*, p. 24-25. West African Cocoa Research Station (Tafo, Ghana), 1954.
- McKENZIE, T. A. Observations on growth and a technique for estimating annual growth of cativo (*Prioria copaifera*). *Turrialba* (Costa Rica), vol. 22, no. 3, 1972, p. 353-354.
- MERVART, J. Growth studies in the natural THF for forest management purposes. *Obeche* (Ibadan), vol. 1, no. 5, 1969, p. 48-59.
- , Growth and mortality rates in the natural high forest of western Nigeria. *Nigeria Forestry Information Bulletin*, (Ibadan), new series, 22, 1972, 28 p.
- MESAVAGE, C.; SMITH, W. S. Timesavers for installing dendrometer bands. *Journal of Forestry*, vol. 58, no. 5, 1960, p. 396.
- MÜLLER, D.; NIELSEN, J. Production brute, pertes par respiration et production nette dans la forêt ombrophile tropicale. *Det Forstlige Forsavaesen i Danmark*, vol. 29, n° 2, 1965, p. 69-160.
- NICHOLSON, D. I. A study of virgin forest near Sandakan, North Borneo. In: *Symposium on ecological research in humid tropics vegetation* (Kuching, 1963), p. 67-87. Government of Sarawak and Unesco Science Co-operation Office for South-East Asia, 1965, 376 p.
- NINOKATA, K.; MIYAZATO, M. Measurement of daily variation of trunks by electrical strain gauge. *Bulletin Faculty of Agriculture* (University of Kogoshima), no. 8, 1959, p. 76-99.
- ONOCHIE, C. F. A. *A preliminary study on girth, increment and age in Triplochiton*. Federal Department of Forest Research (Ibadan, Nigeria), unpublished record, 1947.
- PALMER, J. R. Towards more reasonable objectives in tropical high forest management for timber production. *Commonwealth Forestry Review* (London), 1975.
- REDHEAD, J. F. Historical evidence and speculation on some aspects of the forest kingdom of Benin. *Obeche* (Ibadan), vol. 1, no. 4, 1968, p. 49-54.
- ROBERTS, H. Seasonal variation in the starch content of the sapwood of *Triplochiton scleroxylon* K. Schum. *Sterculiaceae* (trade name—wawa/obeche) in Ghana, West Africa. *Empire Forestry Review* (London), vol. 40, no. 1, 1961, p. 61-65.
- STEWART, C. M.; THAM, S. H.; ROLFE, D. L. Diurnal variation of water in developing secondary stem tissues of eucalypt trees. *Nature* (London), vol. 242, no. 5398, 1973, p. 479-480.
- SWEET, G. B.; WAREING, P. F. *The relative growth rates of large and small seedlings in forest tree species*. Supplement to Forestry, Oxford University Press, 1966, p. 110-117.
- THERON, J. *Report on initial climatic classification of East Africa*. Yield studies project R 2533 report. Commonwealth Forestry Institute (Oxford), 1973.
- WECK, J. The importance of the tropical forest types in world wood production. *Holz Roh- u. Werkstoff*, 18, 1960, p. 273-281.
- , The yield potential of the productive forest of the world. In: *Papers commemorating 150 years of university forestry education in Hungary* (University of British Columbia), 1961, p. 113-118.
- WHITE, J.; HARPER, J. L. Correlated changes in plant size and number in plant populations. *Journal of Ecology* (Oxford), 58, 1970, p. 467-485.
- WOLTER, K. E. A new method for making xylem growth. *Forest Science*, vol. 14, no. 1, 1968, p. 102-104.
- WYATT-SMITH, J. Determination of a cutting period for THF. *Obeche* (Ibadan), vol. 1, no. 4, 1968, p. 36-48.
- YACOM, H. A. Vernier scales for diameter tapes. *Journal of Forestry*, vol. 68, no. 11, 1970, p. 725.