Production primaire brute et nette, paramètres de croissance

Introduction
Définitions

Facteurs de la production

Problèmes d'échantillonnage

Production primaire brute
Production primaire nette
Taille des parcelles
Nombre d'échantillons
Relation entre le poids et le diamètre du tronc
Époque et durée d'échantillonnage
Évaluation de la biomasse hypogée
Résumé

Évaluation de la production

Production primaire brute et nette

Production de litière

Production des divers constituants des arbres
Résumé

Les recherches nécessaires et les priorités

Bibliographie

Introduction

La matière organique végétale est principalement produite par photosynthèse. Une partie de la production correspond à une augmentation de biomasse, récoltable par l'homme ou par d'autres consommateurs. Une autre partie est utilisée par la végétation pour son propre entretien. L'activité photosynthétique se déroule dans les feuilles vertes, réparties sur les branches d'individus eux-mêmes groupés en populations formant des communautés ou des peuplements forestiers. Les communautés forment à leur tour une mosaïque d'unités de paysages végétaux. On peut traiter de la production à n'importe quel niveau de cette hiérarchie. Cependant, pour bien comprendre la production à chacun de ces niveaux, il est nécessaire d'étudier celui qui le précède et celui qui le suit. Par exemple, l'étude de la production d'une espèce ligneuse requiert au préalable celle des facteurs de l'environnement qui conditionnent la composition par âge. la taille et la localisation des individus. Les conclusions sur cette population doivent être interprétées dans le contexte global de toutes les espèces, végétales et animales, constitutives de la forêt. Les écologistes et les forestiers ont ainsi étudié la production de la forêt tropicale dans son ensemble, en tant qu'entité abstraite, mais aussi celle de communautés forestières, de populations, d'espèces distinctes d'arbres et d'individus. Toutes ces études sont nécessaires pour bien comprendre la production des forêts tropicales; malheureusement, l'accent n'a pas été mis de façon identique ou convenable à tous les niveaux.

Définitions

Les définitions classiques de la production forestière, utilisées dans le Programme biologique international (PBI), sont directement reprises de Newbould (1967):

« L'assimilation de matière organique par une communauté végétale pendant un laps de temps donné (par exemple, une année), y compris la quantité dépensée par respiration, est appelée production primaire brute. La production brute moins la respiration, c'est-à-dire la formation de tissus et de substances de réserve pendant cette période, correspond à la production primaire nette, PPN, parfois simplement dénommée production primaire. Quand la production est mesurée en poids sec, cela comprend des sels minéraux intégrés aux produits de la photosynthèse. On doit parler de production organique lorsqu'on déduit le pourcentage de

cendres ou que la méthode utilisée ne permet d'estimer que la quantité de substances organiques.

» En général, on compare les productions primaires d'origine photosynthétique à partir de la courbe cumulée d'assimilation nette' (production nette de matière sèche par les organes verts) sur une ou plusieurs années ou cycles de végétation. Celle-ci peut être établie à partir de la somme de divers éléments déterminés périodiquement tout au long de l'année: a) variation de la biomasse; b) pertes par mort et formation de litière épigée et hypogée; c) récolte par l'homme (dans certains cas); d) consommation par les animaux (déterminée à partir d'études botaniques et zoologiques).

» L'unité d'étude est généralement un système biologique global, c'est-à-dire : la somme des biomasses sur pied des organismes vivants considérés, sur une surface et à un moment donnés. La biomasse est l'ensemble de la matière vivante présente à un moment déterminé dans le système (c'est-à-dire les plantes photosynthétisantes constituant un peuplement forestier). Elle inclut le bois et l'écorce (qui peuvent être morts) mais non les racines et les branches mortes (sans bourgeons viables). Elle sera ici exprimée en poids de matière sèche, global ou sans les cendres (= poids de matière organique). La biomasse peut être déterminée directement par pesée ou indirectement, par mesure du volume et de la densité des divers composants. »

Ces définitions usuelles se rapportent à l'ensemble des plantes formant l'élément premier ou primaire des écosystèmes forestiers. Cependant, les plantes, ou producteurs primaires, ne sont qu'un des éléments des écosystèmes, chacun de ces éléments pouvant avoir une production propre. De plus, l'écosystème, considéré comme un ensemble, peut également avoir une production; c'est la production globale de l'écosystème, distincte de la production primaire végétale. Dans un écosystème climacique, en équilibre, la production nette de l'écosystème (production primaire nette moins respiration totale de l'ensemble des hétérotrophes) est voisine de zéro; cette valeur pouvant évidemment beaucoup varier sur de petites surfaces.

Facteurs de la production

La production est essentiellement un processus physiologique qui synthétise la matière organique par photosynthèse. Les plantes se divisent en deux types photosynthétiques: les plantes en C₃ où l'acide phosphoglycérique est le produit de fixation primaire du gaz carbonique et les plantes en C₄ avec, à la place, les acides malique et aspartique (Hatch et Slack, 1966). Les plantes en C₃ ont une photorespiration réduisant l'efficacité de la photosyn. .èse; les plantes en C₄ ne semblent pas avoir de photorespiration. Les plantes en C₄ paraissent spécialement adaptées aux milieux chauds et secs bien qu'on les trouve aussi ailleurs. Beaucoup de Graminées tropicales sont des plantes en C₄. L'étude du rôle écologique des plantes en C₄ vient juste de commencer et elle constitue un sujet d'un intérêt considérable.

Chez les plantes en C3, plus caractéristiques des forêts

tropicales, la photosynthèse est limitée par le processus chimique lui-même et par la physiologie et l'architecture du feuillage. Par exemple, Bonner (1962) fait remarquer que le taux d'efficacité de la photosynthèse est, en théorie, d'environ 20 %. En réalité, la feuille n'accroît pas sa production avec l'augmentation d'énergie lumineuse au-delà d'un seuil de saturation atteint au vingtième ou au dizième de l'éclairement solaire total. En revanche, la photorespiration augmente avec l'énergie lumineuse. Il faut en outre tenir compte du chevauchement des feuilles dans la canopée. Wadsworth (1941-1947) décrit les effets de ce recouvrement (ombrage) dans une forêt humide de basse altitude (forêt de Tabanuco) à Porto Rico. Au bout de trois ans, la croissance moyenne annuelle du diamètre du tronc est la plus forte chez les individus de la classe dominante, exposés à la pleine lumière (tableau 1). La croissance en diamètre des arbres poussant à l'ombre est égale au tiers environ de celle des dominants. Ces données sont confirmées par les mesures directes de photosynthèse de feuilles d'ombre et de lumière faites par Stephens et Waggoner (1970). Ces divers phénomènes provoquent un taux d'efficacité relativement faible dans l'utilisation de l'énergie solaire par la végétation, puisqu'il est souvent de l'ordre de 2 à 3 %.

De plus, la production est conditionnée par plusieurs facteurs du milieu. Lieth et Box (1972) ont rassemblé des données de production primaire, de température et de précipitations et ils ont proposé un modèle de production primaire à l'échelle du globe. Comme la plupart des processus écologiques, la production atteint son maximum pour un niveau moyen du facteur du milieu considéré. Ainsi, la production augmente avec la température jusqu'à un certain niveau au-delà duquel l'accroissement thermique entraîne une diminution de la production. Lieth et Box ont décrit les modalités globales de la production primaire en fonction des variations de l'énergie, de la température, de l'eau et de l'apport d'éléments nutritifs. La production primaire observée sur le terrain est l'intégration de toutes ces variations en un lieu donné et pour un peuplement végétal déterminé.

TABLEAU 1. Croissance annuelle des diamètres du tronc d'arbres répartis en quatre classes de houppier, dans une forêt humide montagnarde de basse altitude de Porto Rico (d'après Wadsworth, 1941-1947). Ces données ont été obtenues sur des arbres de plus de 1,5 pouce (3,8 cm) de diamètre d'une parcelle de 1,8 acre (0,73 ha). Elles proviennent de mesures faites pendant 3 ans sur 931 arbres appartenant à 57 espèces différentes

| Classes | Nom | bre annuelle d | Croissance moyenne annuelle du diamètre | | |
|------------------------|-----------|----------------|--|--|--|
| de houppier | d'arb | Pouces | mm | | |
| Individus dominants | 67 | 0,25 | 6,35 | | |
| Codominants | 100 | 0,23 | 5,84 | | |
| Intermédiaires | 509 | 0,14 | 3,55 | | |
| Du sous-bois | 255 | 0,08 | 2,03 | | |
| | Total 931 | Moyenne 0,14 | 3,55 | | |

On peut considérer la température et la pluie comme des facteurs primaires de régulation de la structure et du fonctionnement de l'écosystème et les caractéristiques édaphiques comme des facteurs secondaires (ou de variabilité) exercant souvent leurs effets les plus marqués dans les premiers stades de l'évolution des peuplements. L'absence d'une grande saison froide permet une croissance continue tout au long de l'année dans les zones tropicales, pour autant que les conditions d'humidité demeurent favorables. C'est seulement à des altitudes élevées que les températures peuvent devenir inhibitrices. D'autres facteurs que la température réduisent la productivité végétale en altitude : par exemple, les vents, les substrats de mauvaise qualité ou instables et les conditions de nutrition. On trouve des hypothèses selon lesquelles le niveau élevé des températures moyennes annuelles des régions tropicales provoquerait des intensités respiratoires importantes, réduisant ainsi la production primaire nette; selon Walter (1971), il n'y a pas d'arguments décisifs qui les soutiennent. Sous les tropiques, il semble que la température agisse surtout sur des relations hydriques des communautés végétales.

A cause des intensités d'évapotranspiration réelle élevées sous les latitudes tropicales, la quantité de pluie nécessaire à maintenir un type de végétation particulier est plus élevée que sous de plus hautes latitudes. La pluie et l'évapotranspiration réelle annuelle sont d'égale importance pour conditionner le type de végétation d'une station donnée. Ce sont donc des facteurs importants de la production primaire nette.

L'effet de la pluie sur la production primaire nette est le plus évident pour les types de végétation dont l'alimentation en eau est limitée. Dans beaucoup de régions forestières tropicales, la périodicité de la pluviosité est aussi importante pour la productivité que le total annuel des précipitations.

Bien que la production primaire nette soit le plus souvent limitée par la faiblesse des précipitations, il arrive que de très fortes pluviosités associées à une grande humidité atmosphérique puissent également l'inhiber.

La production d'un écosystème dépend des propriétés physico-chimiques du sol. Les sols sableux, aérés, permettent une percolation rapide des eaux de pluie vers la nappe phréatique, en grande partie inaccessible aux plantes. Ainsi, pour une même pluviosité, la végétation des sols sableux présente un aspect différent de celle des sols moins poreux.

La plupart des éléments nutritifs d'un écosystème tropical climacique sont plutôt dans la végétation que dans le sol. La suppression de la végétation laisse en général un terrain à fertilité trop faible pour supporter des taux élevés de productivité agricole ou autre. En particulier, les sols sableux sont généralement pauvres en éléments nutritifs.

Best (1962), analysant la production agricole en milieux tropical et tempéré, souligne l'importance des différences de rayonnement solaire journalier aux diverses latitudes pendant la saison de croissance. Les longues saisons de croissance des tropiques réduisent la production des plantes annuelles alors que les plantes pérennes peuvent profiter d'une croissance continue tout au long de l'année. Ainsi,

les plantes annuelles tropicales peuvent avoir une productivité inférieure à celle de leurs homologues des zones tempérées. Par exemple, Best cite des productions grainières de riz de l'ordre de 2 t/ha sous les tropiques comparées aux 4-5 t/ha récoltées dans les régions tempérées. Au contraire, des cultures d'espèces pérennes comme la canne à sucre bénéficient d'une croissance continue sous les tropiques et produisent 260 t/ha/a de matière verte alors que la betterave à sucre ne produit que 120 t/ha pendant les sept mois que dure la saison de croissance en pays tempéré.

Jordan (1971a, b), analysant les tendances de la production organique dans le monde, conclut que la production de bois reste constante le long d'un gradient d'énergie solaire décroissante de l'équateur aux pôles alors que la production de feuilles diminue. On ne possède pas d'explications satisfaisantes de ce type de relation. Bien que Jordan suggère qu'une croissance ligneuse rapide soit un avantage dans les zones où l'énergie solaire est plus faible, rares sont les cas où la végétation utilise plus que quelques pour cent de l'énergie incidente.

Ces brèves considérations sur les facteurs de la production donnent à penser que l'énergie lumineuse, l'alimentation hydrique et minérale sont les facteurs clés pour la mise au point de modèles prévisionnels de la production forestière tropicale. Beaucoup d'autres données sont nécessaires pour bien montrer comment les interactions de ces facteurs, entre eux et avec la végétation, sont à l'origine des résultats observés. Pour combler cette lacune, il est obligatoire de mesurer, en même temps et au même endroit, l'éclairement, la pluviosité et la production végétale, les données des stations météorologiques étant rarement très utiles.

Problèmes d'échantillonnage

Production primaire brute

La production primaire brute des forêts a été définie comme l'assimilation de la matière organique par une communauté végétale pendant un laps de temps déterminé, y compris la quantité dépensée par la respiration des végétaux. On peut estimer ce dernier paramètre en mesurant l'absorption d'oxygène ou la perte de gaz carbonique en 24 heures. Dans le cas le plus simple l'absorption de gaz carbonique pendant les heures du jour représente la production moins les produits de la photosynthèse utilisés dans la journée pour la respiration. On avait admis que les respirations diurne et nocturne se faisaient avec la même intensité et que, par conséquent, on pouvait déduire l'une de l'autre. En réalité, l'intensité respiratoire diurne est probablement supérieure à celle de la nuit à cause des différences thermiques. Ce problème soulève des difficultés techniques et oblige à de nouvelles recherches.

En admettant que ces problèmes de mesure soient résolus, il est alors nécessaire d'estimer le métabolisme gazeux de l'échantillon (au niveau d'une population ou de tout autre élément de la forêt) et d'étendre cette estimation à l'ensemble de la forêt. Dans le cas idéal, cette méthodologie impliquerait d'échantillonner chaque élément et de calculer la variation et le nombre d'échantillons nécessaires pour obtenir une estimation au seuil de sécurité choisi. En pratique, les forêts sont si grandes, d'une telle biomasse et d'une telle diversité que personne n'a mis au point de méthode d'estimation de la variance de leur production brute. Les procédés varient de la méthode du cylindre (Odum et Jordan, 1970) à des méthodes aérodynamiques (Lemon et al., 1970) et à la méthode de sommation de sous-éléments (Yoda et al., 1967). Dans tous les cas, ils donnent au mieux une approximation grossière de la production.

Production primaire nette

La production primaire nette se rapporte à l'accroissement de matière végétale que l'on peut souvent observer par la croissance et mesurer par une pesée. Pour cette raison, on peut fournir une évaluation raisonnable puisqu'il est seulement nécessaire de mesurer l'augmentation du poids dans le temps. Ces intervalles de temps constituent un paramètre fondamental des mesures car le système est dynamique et, pendant que certains tissus augmentent de poids, d'autres diminuent ou meurent. De plus, pendant cette période, des herbivores consomment une partie de ces tissus et cette perte fait également partie de la production.

La principale méthode pour estimer la production primaire nette est celle de la récolte (Kira et al., 1967) : des échantillons successifs de la végétation sont ramassés et pesés et la différence entre deux pesées, corrigée par la mort d'éléments végétaux et la consommation par les herbivores pendant ce temps, correspond à la production nette. La précision de l'évaluation dépend de la procédure d'échantillonnage puisque la production forestière varie dans l'espace et dans le temps. Dans une technique d'estimation où la forêt est considérée comme un complexe d'individus de taille et de composition différentes, où la production est faite de l'accroissement du volume des tiges, des feuilles et d'autres matériaux tombés au sol, les échantillons doivent être assez grands et nombreux pour couvrir la variation spatiale de ce type de forêt. Réciproquement, si la technique est centrée sur des espèces particulières d'arbres, chaque espèce doit être correctement échantillonnée pour que la contribution de chacune d'elles à la production totale de la forêt puisse être évaluée. Cette dernière technique est la plus efficace lorsque la forêt est composée de peu d'espèces.

Taille des parcelles

On ne connaît vraiment pas la taille optimale d'une parcelle d'étude de la production forestière; elle doit faire l'objet de nouvelles recherches. Brünig (1973) a montré qu'il y a une limite supérieure à la taille des parcelles puisque de grandes superficies augmentent la diversité et ne représentent plus le type de forêt étudié. Il conclut que les parcelles doivent couvrir 0,2 à 0,5 ha pour rester homogènes. Agrandir les parcelles au-delà de cette taille introduit une hétérogénéité excessive en incluant des milieux et des peuplements différents. Brünig conclut

que pour échantillonner la biomasse le chercheur doit utiliser des parcelles relativement petites et procéder à une stratification selon le milieu et la composition spécifique, en complétant les données obtenues sur la parcelle par une prospection approfondie des zones environnantes pour déceler les différences locales. Ces suggestions fournissent des orientations sérieuses pour échantillonner la biomasse et la production au niveau actuel des connaissances des forêts tropicales.

Nombre d'échantillons

Le nombre de parcelles requis pour échantillonner la biomasse de la forêt constitue un autre problème. Klinge et Rodrigues (1973) ont trouvé que des parcelles de 900 m² ou de 100 m² ne conviennent pas pour mesurer la biomase sur 2 000 m² avec une précision d'au moins 5 %. Hozumi et al. (1969) ont utilisé 20 parcelles d'un mètre carré pour analyser la végétation au sol d'une forêt humide sempervirente du Kampuchéa démocratique (ex. Cambodge) et ils ont découvert qu'il faudrait plus de 300 parcelles pour obtenir une estimation d'un niveau de confiance de 95 %. De même, pour échantillonner les petits arbres (diamètre < 4,5 cm), il faudrait multiplier par 20 les 15 parcelles de 2×2 m utilisées, pour obtenir le même niveau de confiance. Ce problème d'échantillonnage doit être résolu par le chercheur en utilisant les méthodes statistiques classiques. On ne peut fournir de règles générales pour les forêts tropicales.

Relation entre le poids et le diamètre du tronc

Dans la plupart des études de production forestière, on ne coupe ni ne pèse toute la végétation de la parcelle. Pour les grands arbres, on détermine la fréquence de distribution des diamètres et on échantillonne la biomasse de chaque classe ainsi obtenue; la biomasse moyenne de chaque classe est alors multipliée par le nombre de troncs correspondant et l'on peut reconstituer la biomasse globale de la forêt. Les chercheurs japonais (Ogawa et al., 1965) ont montré qu'en Thaïlande, on trouvait les corrélations les plus significatives entre le poids de l'arbre et d^2h (d est le diamètre du tronc à 1,3 m du sol (DBH) et h est la hauteur de l'arbre). Chaque forêt possède ses propres relations allométriques car les rapports entre d, h, le volume et le poids des arbres sont liés aux conditions du milieu. La technique employée par les écologistes japonais est susceptible de donner des résultats fructueux et il paraît utile de la détailler:

« Une parcelle carrée de 40 m de côté était délimitée dans chaque peuplement. Pour tous les arbres et lianes ligneuses de plus de 4,5 cm de diamètre présents sur la parcelle, on mesurait la hauteur totale et celle de la branche vivante la plus basse. Pour les arbres dont les contreforts dépassent 1,3 m de hauteur, on substituait au DBH le diamètre du tronc juste au-dessus de l'extrémité du contrefort. Le diamètre du tronc des lianes était mesuré à 1,3 m de hauteur lorsque ce dernier se dressait vers la voûte, quelle que soit la distance le séparant alors de la base du pied. Le diamètre était mesuré à l'aide de rubans ou de pieds à coulisse.

On mesurait directement avec un ruban la hauteur des arbres abattus, alors que celle des arbres en place était estimée à l'aide de l'hypsomètre de Weise. Une perche métallique graduée, de 7 m de long, servait également à mesurer la hauteur des arbres de taille plus faible.

» Après avoir recensé tous les arbres, des individus appartenant à chacune des espèces et à chaque classe de taille étaient abattus à l'intérieur et à côté de la parcelle. On notait le poids de matière fraîche des troncs, des branches et des feuilles de tous les arbres. On déterminait ultérieurement en laboratoire (au Japon) le poids de matière sèche (à l'étuve) d'échantillons séchés à l'air sur le terrain. On définissait également sur place les rapports entre la surface foliaire et le poids de matière fraîche des feuilles.

» Le tronc des feuillus tropicaux se divisant très souvent en branches de presque égale épaisseur, la distinction entre tronc et branche est inévitablement arbitraire. En pratique, la branche qui atteint la plus grande hauteur est artificiellement considérée comme axe principal ou comme l'extension du fût. Pour les lianes, la séparation des individus était à peu près impossible; elles unissent souvent deux arbres ou plus, passant de l'un à l'autre jusque dans les hauteurs de la voûte ou rampant au sol sur de grandes distances. On déterminait alors leur biomasse, en prenant comme unité l'arbre hôte qui était abattu. Il était généralement nécessaire de couper les lianes le long de l'arbre hôte avant d'abattre ce dernier; les feuilles des lianes qui s'étaient alors desséchées se dispersaient et étaient perdues à la suite de la chute de l'arbre hôte; le tiers des feuilles des lianes ligneuses était ainsi perdu.

» La méthode d'estimation de la biomasse végétale utilise les régressions allométriques établies à partir des mensurations des arbres échantillonnés; on relie les poids de tronc, de feuilles et autres à des mesures linéaires comme le DBH ou la hauteur de l'arbre, pour déduire les premières valeurs des secondes, plus faciles à obtenir. On perfectionne beaucoup les détails de la méthode, spécialement en ce qui concerne l'évaluation de la biomasse foliaire.

» Évaluation du poids du tronc. Le poids sec du tronc (W_s) des arbres échantillonnés est étroitement corrélé au carré de leur DBH (D) multiplié par leur hauteur (H), comme le montre la figure 1. On n'a pas trouvé de différences significatives entre les relations $W_s \sim D^2H$ des divers types de forêt. On peut écrire cette relation générale sous la forme :

$$W_s = 0.0396(D^2H)^{0.9326}$$

 $[W_s] : \text{kg} [D] : \text{cm} [H] : \text{m}$ (1)

» On s'attend que D³H soit proportionnel au volume ou au poids du tronc, à condition que celui-ci ait approximativement la forme d'un cône. En fait, la constante allométrique (0,9326) de l'équation (1) est voisine de l'unité. Eu égard au grand nombre d'espèces présentes, il est plutôt surprenant que les valeurs observées soient si proches d'une régression simple. Les diverses espèces ont un bois dont la densité spécifique apparente varie largement. De telles différences peuvent entraîner des erreurs importantes dans l'évaluation du poids du tronc des individus à l'aide de l'équation (1); mais, sur la figure 1, on observe que les valeurs sont distri-

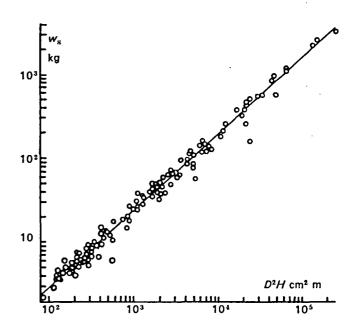


Fig. 1. Allométrie simple entre le poids de matière sèche du tronc (W_k) et D^2H (D: diamètre du tronc à hauteur de la poitrine; H: hauteur de l'arbre), représentée par la relation linéaire entre les logarithmes des deux valeurs.

On ne trouve aucune différence significative entre les divers types de forêt au niveau de la régression $W_s \sim D^2 H$.

buées plus ou moins au hasard autour de la ligne de régression, ce qui montre que les erreurs faites au niveau des individus peuvent se compenser dans le calcul de la biomasse globale des troncs du peuplement.

» Évaluation du poids de branches. Il existe une relation allométrique similaire entre le poids de branches par arbre (W_B) et D^2H , mais les erreurs faites au niveau des individus sont beaucoup plus grandes que pour le poids du tronc, comme le montre la grande dispersion des valeurs observées sur le diagramme $\log W_B$. $\log D^2H$ (fig. 2). La ligne de régression ne représente alors qu'une tendance approximative. Sur la figure 2, on a omis les arbres lourdement chargés de lianes; souvent, chez ces derniers, la quantité de branches est inhabituellement faible, moins du dixième de ce que l'on attendrait par la régression. Il n'est donc pas raisonnable d'estimer le poids de branches par l'équation (2) :

$$W_R = 0.006002(D^2H)^{1.027} (2)$$

» Évaluation du poids de racines. Le poids des organes souterrains n'a en réalité été mesuré que sur trois individus seulement. Le plus grand d'entre eux n'avait que 15,1 cm de diamètre (DBH); il n'a pas été possible d'extraire les racines d'arbres plus importants, à cause de l'énorme travail que cela aurait nécessité. Avec ces trois échantillons, on a cependant pu dégager une équation allométrique s'appliquant très étroitement aux résultats des mesures :

$$[W_R] = 0.0264(D^2H)^{0.775}$$

 $[W_R] : \text{kg} \quad [D] : \text{cm} \quad [H] : \text{m}$ (3)

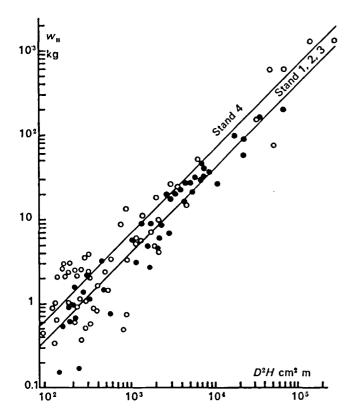


Fig. 2. Allométrie simple entre le poids de matière sèche des branches (W_B) et D^2H . Bien que les variations individuelles soient fortes, on peut distinguer les régressions obtenues dans les forêts caducifoliées (peuplements 1, 2 et 3) et dans les pluviisylves (peuplement 4).

La constante allométrique (0,775) de l'équation (3) est significativement inférieure à l'unité alors qu'elle est pratiquement égale à 1 pour les troncs et branches. Cela montre que le rapport du poids de racines au poids des organes aériens diminue quand l'arbre augmente de taille (fig. 3).

» Évaluation du poids de feuilles. La quantité de feuilles portées par un arbre est si sensible à des facteurs tels que l'intensité de la lumière incidente atteignant le houppier, la densité du peuplement, l'âge des arbres, etc., que son estimation est sujette à une erreur importante. L'ajustement des relations entre la quantité de feuilles et D ou D'aH à une régression allométrique est encore moins satisfaisant, surtout par rapport au poids de branches. Le plus remarquable est que la quantité de feuilles tende asymptotiquement vers une certaine valeur avec l'augmentation de la taille de l'arbre. La régression entre le poids de matière sèche de feuilles par arbre (W_L) et la taille ou la quantité d'autres organes n'est pas linéaire (en coordonnées logarithmiques), contrairement aux cas de régression allométrique ordinaire, mais prend la forme d'une hyperbole (fig. 4).

» Après divers essais, on a trouvé que la relation poids de feuilles - poids de tronc était la plus simple et la plus constante et pouvait être valablement assimilée à une hyper-

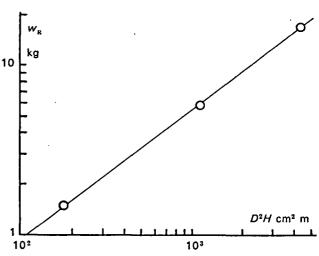


Fig. 3. Allométrie simple entre le poids de matière sèche des racines (W_R) et D^2H pour 3 arbres échantillonnés dans le peuplement 4.

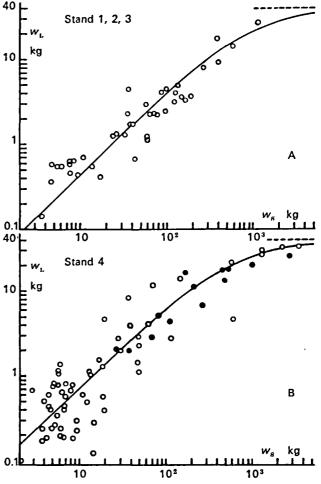


Fig. 4. Relations hyperboliques entre le poids de matière sèche de feuilles par arbre (W_L) et celui du tronc (W_S) . Le pointillé représente l'asymptote $(W_L = 40 \text{ kg/arbre})$ au-delà de laquelle la quantité de feuilles d'un arbre ne peut augmenter, quelle que soit la taille de l'arbre. Les cercles pleins indiquent la somme des feuilles de l'arbre et des feuilles des lianes qu'il porte.

bole. Les équations montrent que la quantité de feuilles portées par un arbre ne peut dépasser 40 (= 1/0,025) kg, aussi grand que cet arbre puisse être. On peut s'attendre à cela pour des arbres poussant en peuplements par agrégats. La tentative d'estimation de la quantité de feuilles par l'allométrie $W_L \sim D$ ou $W_L \sim D^2 H$, fréquemment utilisée dans les recherches récentes, provoque probablement une sérieuse surestimation, surtout pour les grands arbres de plus de 40 cm de DBH.

» Il faut noter l'influence des lianes sur la quantité totale de feuilles liées à un arbre hôte. La diminution de la masse de branches d'un arbre portant des lianes a déjà été soulignée. De même, le poids des feuilles d'un arbre chargé de lianes est considérablement réduit, souvent à moins du dixième de la valeur attendue. Néanmoins, si l'on additionne le poids des feuilles des lianes à celui des feuilles de l'arbre hôte, leur somme tend vers la quantité attendue. En d'autres termes, les lianes réduisent la quantité de feuilles de l'hôte en couvrant la surface du houppier de ce dernier; mais cette diminution est pratiquement compensée par les feuilles des lianes. Ce fait est très important puisqu'il permet d'estimer la biomasse foliaire totale des arbres et des lianes à partir de la taille du tronc des arbres seuls. La biomasse foliaire est ainsi censée représenter la valeur de l'ensemble de la voûte forestière, qu'il y ait ou non des lianes. » (Ogawa et al., 1965.)

Époque et durée d'échantillonnage

Échantillonner la production forestière implique une programmation dans le temps. Presque toujours, les forêts tropicales sont sujettes à des variations saisonnières qui reflètent la périodicité des ressources en eau, de l'énergie lumineuse et de la photo-période et d'autres facteurs du milieu. Il y a eu de nombreuses études sur la phénologie des forêts (Lieth, 1974; voir le chapitre 8). Cinq phénomènes sont étudiés: émergence des feuilles, chute des feuilles, floraison, fructification et croissance. Dans les forêts tropicales les plus humides, il semble que la production de feuilles, la floraison et la fructification aient lieu tout au long de l'année; cependant, la plupart des espèces ont un maximum d'activité, celle-ci diminuant généralement à la saison sèche (Richards, 1952). Lorsque la durée de la saison sèche augmente, les variations saisonnières de la production deviennent plus nettes. La pousse des feuilles peut se produire en saison sèche, de même que la floraison de la majorité des espèces. La chute des feuilles est liée à la sécheresse et elle atteint donc un maximum à la saison sèche. De plus, Hopkins (1970) a observé que les différences phénologiques interannuelles étaient plus faibles que celles d'un individu à l'autre la même année; il suggère que des facteurs génétiques ou de micro-milieu sont plus importants que les facteurs climatiques. C'est une raison supplémentaire pour considérer la forêt comme un tout, sur une superficie suffisante pour inclure l'amplitude des effets génétiques ou de micro-hétérogénéité présents dans le système.

Les observations phénologiques suggèrent que les études de production devraient être basées sur une connais-

sance des conditions de pluviosité et de température d'une station, selon le schéma de Walter et Lieth (1960). Si la station est soumise à une saison sèche et à une saison humide, chacune d'elles doit être correctement échantillonnée. De plus, il faut tenir compte des variations interannuelles.

Les effets des variations de la biomasse forestière dans le temps et dans l'espace sont surtout significatifs quand la production nette est mesurée directement comme c'est le cas dans la récolte de la litière ou dans la mesure de la croissance en diamètre et en hauteur de l'arbre. On mesure habituellement la litière des feuilles à l'aide de 6 à 10 pièges de 1 m² distribuée au hasard dans les parcelles et relevés tous les 15 jours.

En Côte-d'Ivoire, la litière est récoltée chaque semaine sur 1/4 d'hectare dans 10 cadres à fonds grillagés pour les feuilles et sur 10 surfaces de 4 m² pour les bois, fleurs et fruits. Toutes les litières sont séchées à 70 °C, puis pesées (Laudelout et Meyer, 1954; Bernhard, 1970). Cette méthode est de loin préférable aux estimations globales (Müller et Nielsen, 1965), elle rend compte des cycles phénologiques globaux de la forêt.

On mesure normalement la croissance du bois par des rubans ou des dendomètres qui peuvent être fixés aux arbres choisis et relevés régulièrement. Il est essentiel de procéder à un échantillonnage adéquat en fonction de l'espace, du temps et des espèces (voir le chapitre 8).

Évaluation de la biomasse hypogée

Jeník (1971) affirme: « A la différence des forêts et des plantations dominées par une espèce, l'identification des espèces auxquelles appartiennent les racines est pratiquement impossible dans les forêts tropicales mélangées. C'est exceptionnellement que quelques fines radicelles possèdent des caractéristiques morphologiques et/ou anatomiques qui peuvent être utilisées lors du tri fastidieux des racines. Le grand nombre d'espèces et la grande gamme des tailles des arbres ajoutent aux difficultés de l'estimation quantitative de la biomasse hypogée. Jusqu'à présent, on n'a pu faire que des évaluations grossières.

» On recommande de procéder en cinq étapes successives pour déterminer grossièrement la biomasse hypogée des forêts tropicales.

- 1. Évaluation de la biomasse des racines maîtresses.
- 2. Extraction de blocs de sol.
- 3. Séparation des racines des blocs de sol.
- Tri des racines et détermination du poids de matière sèche.
- 5. Calculs et interprétation des résultats.

» A l'intérieur de la parcelle, d'une superficie de 50×50 m par exemple, toutes les grosses racines horizontales proches de la surface du sol peuvent être directement mesurées et leur volume rapidement calculé. Les parties situées hors du sol doivent être soustraites des parties souterraines. La taille et le volume des pivots, des racines plongeantes et des racines horizontales profondes sont estimés à l'aide de puits, en forme de coin, creusés dans le sol au pied des arbres les plus représentatifs. Ces derniers sont sur-

tout choisis en fonction de la forme des contreforts, des racines échasses et des racines traçantes. La coupe du sol doit se trouver entre deux grosses racines horizontales, sa profondeur augmentant à l'approche de la souche. Toutes les racines principales à l'intérieur d'un certain volume de sol sont extraites, séchées et pesées. On peut également calculer la biomasse approximative en utilisant le volume et la densité spécifique du bois des racines des arbres tropicaux. D'après notre expérience, une densité de 0,6 serait une valeur raisonnable pour un tel calcul.

» Pour estimer la biomasse des petites racines lignifiées et des radicelles, les blocs de sol sont extraits soit au hasard dans la parcelle, soit le long d'une ligne reliant deux grands arbres pris au hasard. Il faut éviter les souches et les racines maîtresses. Dans les sols ferrallitiques, les blocs de sol doivent avoir une dimension de 25×25 cm. Dans l'horizon édaphique superficiel, on a creusé deux rectangles de 5 cm d'épaisseur. Pour estimer grossièrement la biomasse hypogée dans les sols ferrallitiques, il semble qu'il faille au mieux 10 blocs d'au moins 50 cm de profondeur pour comprendre la majorité des racines.

» C'est par la méthode de flottaison successive dans des bacs de lavage que l'on extrait le mieux les racines des échantillons de sol. Une fois trempés, ces derniers sont plusieurs fois remués et, après dépôt des particules minérales lourdes, les racines sont tamisées et enlevées de la surface de l'eau. Un équipement plus compliqué, à base de tamis en série, tend à augmenter l'erreur à cause des pertes dues aux racines qui restent mêlées à la fraction minérale du sol, prises dans les tamis ou entraînées par le courant d'eau.

» L'évaluation totale de la biomasse hypogée ne nécessite aucun autre tri des racines, une fois celles-ci lavées de la terre. Cependant, de nombreux problèmes écologiques ne peuvent être étudiés qu'après le tri des racines selon leur taille. Le plus important vient des petites racines inférieures à 2 mm de diamètre. Ces racines permettent d'établir une bonne stratification verticale qui n'est que peu perturbée par la présence accidentelle des grosses racines. Comme on l'a fait remarquer plus haut, il est très difficile de classer les racines en fonction des espèces auxquelles elles appartiennent. En Afrique tropicale, Chlorophora excelsa possède des radicelles d'un jaune vif, comme le sont les lenticelles des racines plus âgées; malgré cela, les difficultés rencontrées dans le tri de ces racines paraissent insurmontables.

» Le poids de matière sèche des racines séparées des blocs de sol est ramené à la surface totale de la parcelle et l'on y ajoute le poids des grosses racines. On exprime le résultat en biomasse totale de racines/ha ou en pourcentage de la biomasse totale de l'écosystème. »

D'après Huttel et Bernhard-Reversat (1975), la méthode la plus juste serait de conjuguer la mesure des racines de moins de 1 cm de diamètre par sondage dans les 130 premiers centimètres du sol avec le calcul volumétrique des grandes racines par planimétrie et cubage, la somme des deux résultats permettant d'obtenir la biomasse totale.

Résumé

Pour déterminer la production des forêts tropicales, il est par conséquent nécessaire de définir la taille de la parcelle. le nombre d'échantillons et la fréquence des relevés. Une détermination rigoureuse de la production ne peut se faire sans une étude préliminaire soigneuse de la méthodologie à suivre, à partir des méthodes décrites par Snedecor (1953), Greig-Smith (1964) et d'autres auteurs. Dans un travail préliminaire, il peut être suffisant d'examiner des parcelles de 0.25 ha, en prenant 10 % des individus de chacune des classes définies. De plus, il faudra 20 à 100 pièges à litière de 1 m². Il est actuellement difficile de recommander les nombres optimaux relatifs à la taille et au nombre des parcelles pour échantillonner la biomasse des racines. Le travail nécessaire pour estimer cet élément est considérable et l'on ne sait pas encore clairement comment déduire la production des estimations de biomasse. Il est possible que des prélèvements périodiques faits au hasard dans toute la parcelle puissent montrer l'évolution des parties vivantes et mortes des racines. Enfin, il faudrait prélever au cours des saisons des échantillons caractéristiques de la croissance, du développement foliaire, de la floraison et de la fructification. Ces données permettront de bâtir des hypothèses que l'on pourra alors tester par des observations de terrain plus rigoureuses.

Évaluation de la production

Production primaire brute et nette

Un essai d'estimation de la production nette a été fait dans une forêt dense humide sempervirente de Basse Côte-d'Ivoire (Anguédédou) par Müller et Nielsen (1965); la plupart des éléments intervenant dans la production nette n'ont pas été calculés mais estimés; les calculs ultérieurs faits en Côte-d'Ivoire ont montré qu'une telle méthode n'était pas à l'abri de toute critique.

Le calcul du poids de matière sèche pour une superficie déterminée (tonnes par hectare) est de plus en plus difficile au fur et à mesure que la complexité du milieu végétal croît. En Côte-d'Ivoire, Huttel (1967) a fait des récoltes dans un chablis naturel et a calculé que le bois représentait 406-491 kg/ha et les feuilles 9 294 kg/ha. Ces nombres étaient très supérieurs aux 242 t/ha donnépar Müller et Nielsen (1965), pour une forêt de Basse Côte-d'Ivoire. Ce procédé n'est pas à l'abri de toute critique: limitation arbitraire du chablis, surface réduite non répétition, prise en considération des seules parties aériennes. L'évaluation de la biomasse du sous-bois ne présente pas de difficultés, car elle intervient assez peu dans le résultat final; mais il n'en est peut-être pas de même pour celle des lianes. Un moyen d'obtenir la biomasse aérienne consiste à se baser sur les volumes calculés en fonction du diamètre et de la hauteur pour une espèce donnée : coefficient de forme de Müller et Nielsen (1965) et tarif de cubage. En définitive, les mesures de biomasse et encore plus celles de productivité réelle en forêt dense et humide sont très peu nombreuses; « pour des raisons de

temps et de coût, elles n'ont pu être conduites d'une manière statistique; elles sont sans répétition et généralement inférieures à un quart d'hectare » (Rollet, 1974).

Des inventaires cités par Rollet (1974) pour le Gabon et la Côte-d'Ivoire, on obtient une moyenne de 570 m³/ha pour les troncs de diamètre égal ou supérieur à 10 cm. Ce résultat est obtenu à partir des volumes calculés sur des parcelles de 0,25 ha, dont la moyenne est de 142,5 m³. Les volumes calculés pour des parcelles distantes de quelques kilomètres peuvent être voisins et très différents pour des parcelles presque contiguës; un tel résultat doit mettre en garde contre les généralisations hâtives en l'absence de répétition.

Les inventaires de forêts ne tiennent compte que de la partie de l'écosystème intéressante pour l'exploitation immédiate, c'est-à-dire du volume de bois (par espèce) immédiatement ou potentiellement commercialisable. Ils contiennent peu d'informations utiles sur la végétation ligneuse non exploitable ou sur l'ensemble des constituants de la forêt et ils ne peuvent donc servir à déterminer la production primaire nette.

La moyenne des quatorze valeurs consignées dans le tableau 2 est d'environ 20 t/ha/a et varie de 9 à 32 t/ha/a. On voit également que les valeurs les plus fortes tendent à se trouver dans les régions où l'humidité est la plus constante et que les plus faibles apparaissent dans les zones à saison sèche étalée ou soumises à tout autre facteur limitant

L'âge du peuplement a une influence déterminante sur la production nette totale et sur les proportions relatives de la production de bois, de feuilles et de racines. On s'attendrait que la production primaire nette des forêts évoluées soit inférieure à celle des peuplements jeunes puisque la majeure partie de la production brute devrait y être utilisée à l'entretien. Effectivement, cette partie est d'environ 70 % dans les forêts évoluées contre 40 % dans les peuplements jeunes (Golley, 1972a). Malheureusement, on ne connaît pas d'exemple d'une seule forêt tropicale typique qui illustre ce phénomène. Cependant, les plantations forestières sont souvent censées avoir des taux de production primaire égaux ou supérieurs à ceux des forêts naturelles. La production nette de plantations d'Elaeis

guineensis âgées de 14 ans (Yangambi, Zaīre) est de 37 t/ha/a (Westlake, 1963) et celle de plantations de Shorea robusta vieilles de 37 à 44 ans, à Dehra Dun (Inde), atteint à peine ce niveau (Subba Rao et al., 1972). Ces valeurs sont légèrement supérieures à celles citées au tableau 2 pour les forêts tropicales naturelles, plus vieilles et plus complexes; en réalité, ces résultats sont difficilement comparables (voir le chapitre 8 pour plus de données sur les plantations).

En plus de ces valeurs, on trouve un bon nombre de données sur la croissance d'arbres de forêts tropicales exploitées. Elles sont souvent très élevées et elles ne devraient pas servir à déduire des valeurs réalistes de production primaire nette de peuplements forestiers. Cela, parce que ces arbres ont souvent moins de 20 ans et qu'ils sont pris dans des parcelles de première génération après la forêt naturelle ou la brousse secondaire; il est douteux que leurs performances représentent une production de bois d'œuvre soutenue. Au mieux, ces données montrent la capacité de ces espèces à survivre et à croître dans certaines conditions et fournissent le schéma général de leurs rythmes de croissance.

Les quelques résultats obtenus dans le monde entier permettent de faire les constatations générales suivantes : Le matériel ligneux domine très largement ; le poids des feuilles, fleurs et fruits est relativement faible ou très faible ; de même, le sous-bois ne représente qu'une petite proportion de l'ensemble ; en revanche, la masse des racines n'est pas négligeable ;

Les méthodes de calcul du volume ligneux doivent être généralisées largement à partir des tarifs de cubage;

En conséquence, on devra concentrer l'effort sur l'estimation du volume et de la masse des arbres dont le diamètre est égal ou supérieur à 10 cm. « Il serait, en effet, ricidule de finasser sur des fractions infimes de la biomasse, si on commet des erreurs élevées sur la fraction, de loin la plus importante. Une autre conséquence est qu'il faut utiliser des techniques d'échantillonnage adéquates pour constituer un échantillon représentatif optimisé, calculé à partir d'inventaires expérimentaux » (Rollet, 1974).

TABLEAU 2. Évaluation de la production primaire nette (t/ha/a) de forêts tropicales. L'astérisque signifie que l'évaluation ne comprend pas les racines

| Type de forêt | Site | Production | Auteurs |
|---|---------------------------|------------|----------------------------|
| Forêt équatoriale | Yangambi, Zaîre | 32 | Bartholomew et al. (1953) |
| Forêt équatoriale | Khao Chong, Thailande | 29 | Kira et al. (1964) |
| Foret secondaire, agée de 40 ans | Kade, Ghana | 24 | Nye (1961) |
| Forêt de basse altitude, à Diptérocarpacées | Pasoh, Malaisie | 22 | Bullock, dans Gist (1973) |
| Bambous (forêt de mousson) | Birmanie | 20* | Rozanov et Rozanova (1964) |
| Forêt subéquatoriale (plateau du Banco) | Côte-d'Ivoire | 17 | Lemée et al. (1975) |
| Bambous (piuviisylve) | Birmanie | 16* | Rozanov et Rozanova (1964) |
| Forêt sèche, caducifoliée | Bénarès, Inde | 16 | Misra (1972) |
| Forêt de montagne basse | El Verde, Porto Rico | 16 | Odum (1970) |
| Forêt subéquatoriale (plateau de Yapo) | Côte-d'Ivoire | 15 | Lemée et al. (1975) |
| Forêt humide, semi-caducifoliée | Anguededou, Côte-d'Ivoire | 13 | Müller et Nielsen (1965) |
| Mangrove | Porto Rico | 9 | Golley et al. (1962) |

Il convient de noter que les connaissances sur la biomasse des forêts denses tropicales en Afrique progressent à la suite de la réalisation d'inventaires papetiers par le Centre technique forestier tropical et portant sur tous les arbres d'un diamètre égal ou supérieur à 10 cm. Ces inventaires ont porté par exemple dans les pays suivants sur des surfaces importantes :

République Populaire du Congo (Forêt de

Dimonika : 65 000 ha
Gabon (Forêt de Kango) : 275 000 ha
Cameroun (Forêt de la Mangombé) : 100 000 ha
Côte-d'Ivoire (Forêt de San Pedro) : 225 000 ha
et ils ont concerné, chacun, un type forestier différent
sur le plan écologique.

Production de litière

Les évaluations des productions primaires brute et nette nécessitent toutes deux des investissements assez importants en travail et en temps, pour obtenir un échantillonnage représentatif de la station. En revanche, il est plus facile de mesurer la perte en matière organique de la végétation sous la forme de parties végétales mortes. Cette matière est appelée litière. En réalité, les mesures de litière ne tiennent compte que de la chute des feuilles, des fruits, des fleurs et des brindilles. Les troncs et racines morts ne sont pas compris dans les mesures de litière qui, de ce fait, n'est pas une véritable évaluation de la production nette. Cependant, la chute de litière fournit une bonne estimation de la dynamique de production des éléments de la végétation à croissance rapide.

Les chutes de fleurs, de fruits, de brindilles et de feuilles s'élèvent en moyenne à 10 t/ha/a, soit environ la moitié de la production primaire nette moyenne. La distribution des fréquences de ces données sur la litière suggère qu'il puisse y avoir quatre groupes représentant les forêts très sèches, les forêts sèches, les forêts semi-caducifoliées et les forêts humides. La médiane de la distribution établie par classes de 2 t est égale à 7-8 t/ha/a. Les chutes de litière les plus fortes étaient de 23 à 25 t/ha/a et correspon-

daient à la pluviisylve équatoriale et à la forêt-galerie sempervirente.

En Côte-d'Ivoire, les récoltes de litière ont été faites pendant 2 et 3 ans dans deux stations différentes de deux types de forêts sempervirentes; la durée de l'expérience permet de saisir les variations d'une année à l'autre et les cycles annuels. Dans une forêt sur sol ferralitique sableux, la production de litière a été, la première année, de 11 330 et 9 640 kg/ha dans les deux stations retenues; la seconde année de 7 230 et 7 150 kg/ha; dans la seconde forêt, sur sol ferralitique sablo-argileux, elle était égale à 9 170 et 8 620, puis à 10 060 et 9 840 kg/ha (Bernhard, 1970; tableau 3). Dans tous les cas, la chute des feuilles est importante d'octobre à mai, faible de juin à septembre.

Production des divers constituants des arbres

Les divers constituants des arbres ont été traités séparément par quelques auteurs et les productions de feuilles, de troncs, de branches et de racines sont récapitulées au tableau 4. Dans les forêts autres que celles étudiées par Lemée et al. (1975) en Côte-d'Ivoire, la production nette provient essentiellement des troncs et des branches, même dans des forêts évoluées. De plus, la production de feuilles semble beaucoup plus importante que celle des racines. Ces résultats sont assez troublants. On s'attendrait en effet à des taux de production plus élevés pour les racines qui sont très actives, mais il est possible que ce dynamisme ne concerne que les poils absorbants et les radicelles qui n'ont qu'une faible biomasse. On s'attendrait aussi à ce que les forêts évoluées possèdent de faibles taux de recyclage du bois. Il est clair que seules des études ultérieures pourront résoudre les problèmes de la production des constituants particuliers de la forêt. Les productions de racines et de feuilles semblent être respectivement égales à 12 et 63 %.

Résumé

Les données sur la production sont très restreintes. Les relations entre la production nette et des facteurs du milieu tels que la pluviosité et l'éclairement ont été décrites par

TABLEAU 3. Production de litière dans deux types de forêt de Côte-d'Ivoire, exprimée en kg/ha/an (d'après Bernhard, 1970)

| | Forêt sur so! ferralitique sableux | | | Forêt sur sol ferralitique sablo-argileux | | | | |
|--------------------------------------|------------------------------------|-------------------------|-----------------------|---|-------------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|
| | Plateau | | Thalweg | | Plateau | | Thalweg | |
| | Įra an | 2° née | 1re an | 2° | 1re ar | 2° née | 1re an | 2° inée |
| Feuilles Fleurs et fruits Bois | 8 150 980 2 200 | 9 190 1 220 2 960 | 7 850 390 1 400 | 7 290 940 780 | 6 640 1 320 1 210 | 7 600 780 1 680 | 5 720 660 1 880 | 6 780 410 2 650 |
| Total | 11 330 | 13 370 | 9 640 | 9 010 | 9 170 | 10 060 | 8 260 | 9 840 |

| Type de forêt | Feuilles | Troncs et branches | Racines | Auteurs |
|--|----------|-----------------------|---------|--------------------------|
| Forêt équatoriale | 9,5 | 19,2 | 2,8 | Bartholomew et al. (1953 |
| Forêt subéquatoriale (Banco) | 11,7* | 4,6 | 0,6** | Lemée et al. (1975) |
| Forêt subéquatoriale (Yapo) | 10,2* | 4,6 | 0,7** | Lemée et al. (1975) |
| Forêt humide, semi-caducifoliée (Anguédédou) | 2,1 | 9,1 | 1,5 | Müller et Nielsen (1965) |
| Forêt secondaire | 6,9 | 13,6 | 2,3 | Nye (1961) |
| Forêt équatoriale | 12,0 | 16,2 | 0,4 | Kira et al. (1964) |
| Forêt sèche, caducifoliée | 6,2 | 9,3 | | Misra (1972) |

TABLEAU 4. Production des divers constituants des arbres dans quelques forêts tropicales (t/ha/a)

** Pour une biomasse à 23,8 ± 7,4 t/ha par HUTTEL (1967)

Lieth et Box (1972), par Rosenzweig (1968) et par d'autres auteurs et l'on peut en théorie déduire dans n'importe quelle zone la production à partir des données disponibles sur l'environnement. Le manque de données pour vérifier de telles estimations est une des lacunes importantes de la connaissance. Enfin, il faut souligner que des évaluations de biomasse sur pied ne sont pas des évaluations de productivité; la biomasse est une donnée de base à partir de laquelle on mesure la production, mais la productivité nécessite la répétition de mesures dans le temps.

Les recherches nécessaires et les priorités

Pour l'aménagement des écosystèmes forestiers, il est nécessaire de disposer de données sur le sol, le climat, les micro-organismes, les animaux et sur les végétaux inférieurs aussi bien que sur les arbres. Il faut examiner la production dans le contexte de la structure et du fonctionnement de tous les éléments de l'écosystème. Il faut espérer que ces études puissent être conduites dans chaque région forestière, sur différents types de forêts et avec des répétitions adéquates dans l'espace et dans le temps. Cet effort nécessiterait de grands investissements en maind'œuvre et en moyens financiers; cependant, des études pourraient débuter par étapes et conduire à des objectifs plus larges, à condition que le projet global ait été bien préparé au départ. De plus, ce projet pourrait incorporer des études de productivité déjà en cours dans plusieurs parties du monde.

Pour étudier la production forestière du point de vue écologique, il faudrait considérer les priorités suivantes :

- 1. Déterminer régulièrement les variations de production primaire brute et nette selon les années et les milieux;
- Recueillir beaucoup plus de données sur la production hypogée;
- 3. Évaluer le rôle de certains éléments de l'écosystème comme les épiphytes, les lianes, les algues, les lichens

- et les mousses qui sont rarement examinés dans les études de production;
- 4. Prêter beaucoup plus d'attention à l'évolution de la végétation morte, y compris la chute de feuilles, de branches et de troncs et leurs vitesses de décomposition, ainsi qu'à celle des arbres morts sur pied;
- 5. Étudier enfin les modalités de la production sous l'effet de contraintes du milieu physique (comme la fertilité du sol ou l'eau disponible) et vivant (intensité de la consommation par les herbivores, par exemple).

Plutôt que de multiplier les mesures de biomasse très coûteuses et très longues, on s'attachera à évaluer l'imporance relative des différents éléments, dont le plus important est représenté par les bois de diamètre égal ou supérieur à 10 cm; il suffirait donc de connaître les proportions relatives des bois inférieurs, des feuilles, fleurs et fruits, des lianes, des épiphytes, du sous bois et des racines. Ces mesures de biomasse devraient s'appuyer sur les inventaires forestiers (harmonisation des méthodes). Il ne faudrait pas négliger les formations non climaciques, mais procéder à des calculs de la biomasse des stades de reconstitution.

La méthodologie relative aux pertes directes est au point pour ce qui est de la litière, mais pas pour les racines. Il en est presque de même pour les études de respiration, à peu près au point pour les parties aériennes, mais qui sont loin de convenir aux racines.

Pour une planification à long terme, il importe de comparer la productivité et, par conséquent, les bénéfices retirés dans les deux grands systèmes d'exploitation les plus courants de nos jours : mise en valeur sélective de la forêt tropicale naturelle ou mise en place de plantations d'espèces à croissance rapide et à rotation relativement courte (voir chapitres 20 et 21). Dans un cas comme dans l'autre, la connaissance de la production primaire et des facteurs qui la contrôlent sera utile à la prise de décision par le planificateur.

Bibliographie

- BARTHOLOMEW, W. V.; MEYER, J.; LAUDELOUT, H. Mineral nutrient immobilization under forest and grass fallow in Yangambi (Belgian Congo) region, with some preliminary results on the decomposition of plant material on the forest floor. Publ. INEAC (Bruxelles), Sér. sci., n° 57, 1953, 27 p.
- Bernhard, F. Étude de la litière et de sa contribution au cycle des éléments minéraux en forêt ombrophile de Côte-d'Ivoire. *Oecol. Plant.*, 5, 1970, p. 247-266.
- 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.
- BEST, R. Production factors in the tropics. Netherlands J. Agric. Sci., vol. 10, no. 5, 1962, p. 347-353.
- BONNER, J. The upper limit of crop yield. Science, 137, 1962, p. 11-15.
- Bray, J. R.; GORHAM, E. Litter production in forests of the world. In: Cragg, J. (ed.). Advances in ecological research, 2, p. 101-157. Academic Press, 1964.
- Brünig, E. F. Biomass diversity and biomass sampling in tropical rain forest. In: Young, H. E. (ed.). *IUFRO biomass studies*, p. 269-293. Orono, Univ. of Maine, 1973.
- Costes, C. (ed.). Photosynthèse et production végétale. Paris, Gauthier-Villars, 1975, 284 p.
- DOBBEN, 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, 8-14 September 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 manmade ecosystems".
- Gist, C. S. Some tropical modelling efforts. Ecology Center, Utah State University (Logan, Utah), 1973, multigr.
- GOLLEY, F. B. Energy flux in ecosystems. In: Wiens, J. A. (ed.). Ecosystem structure and function, p. 69-90. Corvallis, Oregon State Univ. Press, 1972.
- ——. Summary. In: Golley, P. M.; Golley, F. B. (eds.). Tropical ecology with an emphasis on organic production, p. 407-413. Athens, Univ. of Georgia, 1972a, 418 p.
- ---; ODUM, H. T.; WILSON, R. F. The structure and metabolism of a Puerto Rican red mangrove forest in May. *Ecology*, 43, 1962, p. 9-19.
- —; LETH, H. Bases of organic production in the tropics. In: Golley, P. M.; Golley, F. B. (eds.). *Tropical ecology with an emphasis on organic production*, p. 1-26. Athens, Univ. of Georgia, 1972, 418 p.
- GREIG-SMITH, P. Quantitative plant ecology. 2nd ed. London, Butterworth, 1964, 207 p.
- HATCH, M. D.; SLACK, C. R. Photosynthesis by sugar cane leaves. A new carboxylation reaction in the pathway of sugar formation. J. Biochem., 101, 1966, p. 103-111.
- HOPKINS, B. Biological productivity in Nigeria. Sci. Assoc. Nigeria Proc., vol. 1, no. 3, 1962, p. 20-28.
- ----. Vegetation of the Olokemeji Forest Reserve, Nigeria. IV. The litter and soil with special reference to their seasonal changes. J. Ecol., 54, 1966, p. 687-703.

- —. 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.
- HOZUMI, K.; YODA, K.; KIRA, T. Production ecology of tropical rain forest in southwestern Cambodia. II. Photosynthetic production in an evergreen seasonal forest. *Nature and Life in S.E. Asia*, 6, 1969, p. 57-81.
- HUTTEL, C. Rapport d'élève. Centre ORSTOM d'Adiopodoumé (Côte-d'Ivoire), 1967, Document ronéotypé.
- HUTTEL, C.; BERNHARD-REVERSAT, F. Biomasse végétale et productivité primaire, cycle de la matière organique. In: Recherches sur l'écosystème de la forêt sub-équatoriale de basse Côte-d'Ivoire. La Terre et la Vie (Paris), 29, 1975, p. 169-264.
- JENÍK, J. Root structure and underground biomass in equatorial forests. In: *Productivity of forest ecosystems*, p. 323-330. Paris, Unesco, 1971, 707 p.
- JORDAN, C. F. A world pattern in plant energetics. Amer. Sci., 59, 1971a, p. 425-433.
- —. Productivity of a tropical forest and its relation to a world pattern of energy storage. J. Ecol., 59, 1971b, p. 127-242.
- KIRA, T.; OGAWA, H.; YODA, K.; OGINO, K. Primary production by a tropical rain forest of southern Thailand. *Bot. Mag. Tokyo*, 77, 1964, p. 428-429.
- —; —; Ogino, K. Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation in Thailand. IV. Dry matter production with special reference to the Khao Chong rain forest. In: Kira, T.; Iwata, K. (eds.). Nature and Life in S.E. Asia, 6, 1967, p. 149-174. Fauna and Flora Research Society (Kyoto), 1967.
- KLINGE, H. RODRIGUES, Biomass estimation in a Central Amazonian rain forest. Act. Cient. Venez., 24, 1973, p. 225-237.
- LAUDELOUT, H.; MEYER, J. Les cycles d'éléments minéraux et de matière organique en forêt équatoriale congolaise. In: *Trans. 5th Int. Cong. Soil Sci.*, 2, 1954, p. 267-272.
- Lemée, G.; Huttel, C.; Bernhard-Reversat, F. Recherches sur l'écosystème de la forêt sub-équatoriale de basse Côted'Ivoire. La Terre et la Vie (Paris), 29, 1975, p. 169–264.
- LEMON, E. R.; ALLEN, L. H.; MULLER, L. Carbon dioxide exchange of a tropical rain forest. Part II. *Bio-Science*, vol. 20, no. 19, 1970, p. 1054-1059.
- LIETH, H. (ed.). Phenology and seasonality modelling. Berlin, New York, Springer Verlag, Ecological Studies no. 8, 1974, 444 p.
- ——; Box, E. Evapotranspiration and primary productivity: C.W. Thornthwaite memorial model. In: Mather, J. R. (ed.). Papers on selected topics in climatology, vol. 2, p. 37-46. New York, Elmer, Thornthwaite memorial volume 2, 1972.
- —; WHITTAKER, R. H. Primary productivity of the biosphere. Berlin, New York, Springer Verlag, Ecological Studies no. 14, 1975, 340 p.
- MALAISSE, F.; ALEXANDRE, J.; FRESON, R.; GOFFINET, G.; MALAISSE-MOUSSET, M. The miombo ecosystem: a preliminary study. In: Golley, P. M.; Golley, F. B. (eds.). Tropical ecology with an emphasis on organic production, p. 363-405. Athens, Univ. of Georgia, 1972, 418 p.
- —; Freson, R.; Goffiner, G.; Malaisse-Mousser, M. Litter fall and litter breakdown in miombo. In: Golley, F. B.; Medina, E. (eds.). Tropical ecological systems: trends in terrestrial and aquatic research, p. 137-152. Berlin, New York, Springer Verlag, Ecological Studies no. 11, 1975, 398 p.

- MEDINA, E.; ZELVER, M. Soil respiration in tropical plant communities. In: Golley, P. M.; Golley, F. B. (eds.). *Tropical coology with an emphasis on organic production*, p. 245-269. Athens, Univ. of Georgia, 1972, 418 p.
- MISRA, R. A comparative study of net primary productivity of dry, deciduous forest and grassland of Varanasi, India. In: Golley, P. M.; Golley, F. B. (eds.). Tropical ecology with an emphasis on organic production, p. 279-293. Athens, Univ. of Georgia, 1972, 418 p.
- MÜLLER, D.; NIELSEN, J. Production brute, pertes par respiration et production nette dans la forêt ombrophile tropicale. Det Forstlige Forssvaesen i Danmark, 29, 1965, p. 69-160.
- Newbould, P. J. Methods for estimating the primary production of forests. London, Blackwell Scientific Publications, IBP Handbook no. 2, 1967.
- Nye, P. H. Organic matter and nutrient cycles under moist tropical forest. *Plant and Soil*, vol. 13, no. 4, 1961, p. 333-346.
- ODUM, H. T. Summary: an emerging view of the ecological system at El Verde. In: Odum, H. T.; Pigeon, R. F. (eds.). A tropical rain forest. A study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico, p. I-191 to I-289. Division of Technical Information, U.S. Atomic Energy Commission (USAEC), 1970, 1 678 p.
- ; JORDAN, C. F. Metabolism and evapotranspiration of the lower forest in a giant plastic cylinder. In: Odum, H. T.; Pigeon, R. F. (eds.). A tropical rain forest. A study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico, p. I-165 to I-189. Division of Technical Information, U.S. Atomic Energy Commission (USAEC), 1970, 1 678 p.
- Ogawa, H.; Yoda, K.; Kira, T.; Ogino, K.; Shidei, T.; Ratanawongse, Duongkeo; Apasuty, Charn. Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation tn Thailand. I. Structure and floristic composition. in: Kira, T.; Iwata, K. (eds.). Nature and Life in S.E. Asia, 4, 1965, p. 13-48.
- Pesson, P. (ed.). Écologie forestière. La forêt: son climat, son sol, ses arbres, sa faune. Paris, Gauthier-Villars, 1974, 282 p.

- REES, A. R.; TINKER, P. B. H. Dry matter production and nutrient content of plantation oil palms in Nigeria. *Plan: and Soil*, 19, 1963, p. 19-32.
- REICHLE, D. E.; FRANKLIN, J. F.; GOODALL, D. W. (eds.). Productivity of world ecosystems. Washington, D.C., National Academy of Sciences (NSF), 1975, 166 p.
- RICHARDS, P. W. The tropical rain forest: an ecological study. Cambridge University Press, 1952, 450 p. 4th reprint with corrections, 1972.
- ROLLET, B. L'architecture des forêts denses humides sempervirentes de plaine. Nogent-sur-Marne, CTFT, 1974, 298 p.
- Rosenzweig, M. L. Net primary productivity of terrestrial communities: prediction from climatological data. *American Naturalist*, 102, 1963, p. 67-74.
- ROZANOV, B. G.; ROZANOVA, I. M. Biological cycle of bamboo (Bambusa spp.) nutrients in the tropical forests of Burma. Bot. Zhur. (Moscow), 49, 1964, p. 348-357.
- SNEDECOR, G. W. Statistical methods. The Iowa State College Press (Ames, Iowa), 1953, 485 p.
- STEPHENS, G. R.; WAGGONER, P. E. Carbon dioxide exchange of a tropical rain forest. Part I. *Bio-Science*, vol. 20, no. 19, 1970, p. 1050-1053.
- Subba Rao, B. K.; Dabral, B. G.; Pande, S. K. Litter production in forest plantations of Chir (*Pinus roxburghii*), Teak (*Tectona grandis*) and Sal (*Shorea robusta*) at New Forest, Dehra Dun. In: Golley, P. M.; Golley, F. B. (eds.). *Tropical ecology with an emphasis on organic production*, p. 235-243. Athens, Univ. of Georgia, 1972, 418 p.
- WADSWORTH, F. H. Growth in the lower montane rain forest of Puerto Rico. Caribbean Forester, 8, 1941-47, p. 27-43.
- Walter, H. Ecology of tropical and sub-tropical vegetation. Van Nostrand Reinhold, 1971, 539 p.
- ----; Lieth, H. Klimadiagramm-Weltatlas. Jena, Gustav Fischer, 1960-1967, 245 p.
- WESTLAKE, D. F. Comparisons of plant productivity. *Biological Review*, 38, 1963, p. 385-425.
- WHITTAKER, R. H., LIKENS, G. E. The primary production of the biosphere. *Hum. Ecol.*, 1, 1973, p. 301-369.
- YODA, OGAWA, H.; KIRA, T. Structure and productivity of a tropical rain forest in West Malaysia. Paper presented to the 12th Int. Cong. Botany (Leningrad, 1975), 23 p. multigr.