

DE LA REGENERATION NATURELLE A LA SYLVICULTUREEN FORET TROPICALE

D.Y. ALEXANDRE



1979

INTRODUCTION

La bataille se poursuit entre partisans et adversaires de la "régénération naturelle" en forêt tropicale (cf. TAYLOR, 1954, FOX, 1976,*.). Mais qu'entend-on par "régénération naturelle" ?

Pour le dictionnaire, la régénération naturelle c'est "la reproduction (reconstitution) d'un tissu ou d'une partie qui a été détruite,... conforme à l'ordre, au cours ordinaire de la nature (Dictionnaire Quillet, 1959).

Chez les écologistes, on discerne deux acceptations de cette expression. Pour les uns, c'est l'ensemble des processus de la série évolutive qui permettent à un biotope dégradé, secondarisé, de reprendre, au cours du temps, les caractéristiques d'un milieu intact, de la végétation primaire ou climacique. Pour les autres, ce sont les processus de la dynamique interne qui permettent à un biotope en équilibre, à son apogée, de se maintenir tel, en dépit du vieillissement et de la mort de ses parties. C'est cet aspect que nous avons le plus étudié.

Pour les forestiers, qu'il s'agisse des partisans, recrutés surtout dans l'école anglo-saxonne, ou des adversaires, la majorité de l'école française, faire appel à la régénération naturelle c'est n'avoir recours ni au semis ni à la plantation quels que puissent être les travaux de dégagement et d'entretien offerts aux sauvageons pour les mener à l'état adulte.

Cet emploi d'un terme dans des acceptations assez différentes explique-t-il cette controverse et les forestiers parlent-ils à bon escient de "régénération naturelle" ?

Nous allons tenter à l'aide d'exemples tirés de notre expérience dans les forêts ivoiriennes du Banco et de Taï, de dégager quelques grands traits de la régénération naturelle.

* KIO, 1976

(5)

Fonds Documentaire

N° : 82/79/00881 et 4

Cote : B.

Date : 25 FEVR. 1982

telle qu'on l'observe en zone de forêt dense humide.

Après avoir abordé le problème sous l'angle autécologique, nous tenterons une première synthèse synécologique puis nous en dégagerons les conséquences sylvicoles.

I - AUTECOLOGIE DE LA REGENERATION NATURELLE

Deux modes de reproduction peuvent se rencontrer au cours de la régénération de la forêt ; la multiplication végétative et la reproduction sexuée.

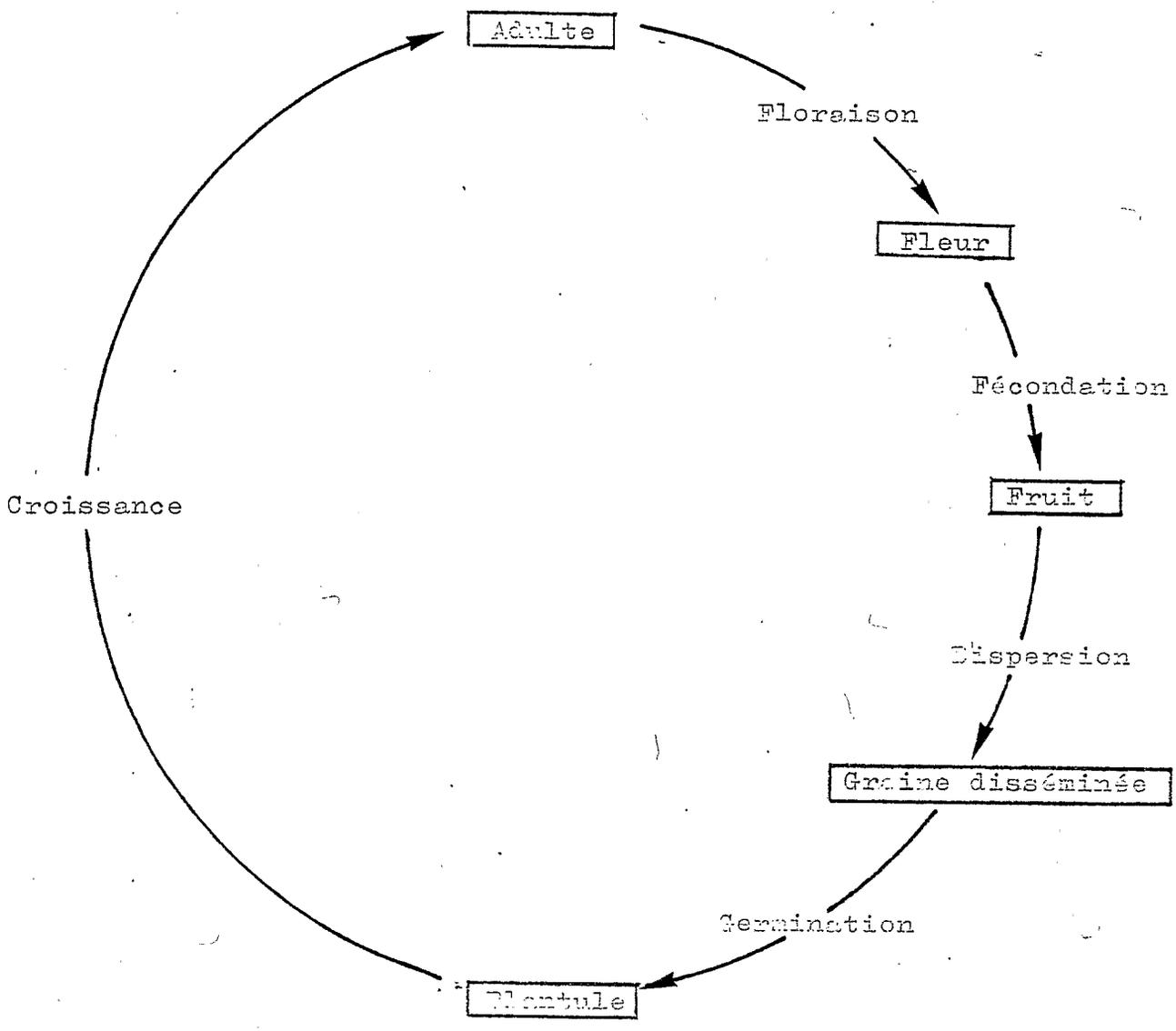
La multiplication végétative a un rôle particulièrement important à jouer dans certaines formes de régénération après perturbations répétées, intéressant aussi bien de très nombreuses herbacées que des espèces ligneuses rejetant de souche ou de racine comme Albizzia spp., Ficus exasperata, Sterculia tragacantha, ... pour les arbres, Baphia nitida, Glyphae brevis, Newbouldia laevis pour les arbustes, mais elle se rencontre également parfois en forêt dense non perturbée (1) chez des arbres tels que Coula edulis, des arbustes comme Rinorea ilicifolia ou des herbacées (Geophila spp. par exemple).

Cette forme de multiplication permet une occupation de l'espace sans déplacement. Ainsi Coula edulis rejette vigoureusement en sous-bois de la souche des arbres dépérissants et certains rejets tombent et s'enracinent ; l'espèce rejette également de racine et ses plantules étant excessivement rares, on peut se demander si les peuplements ne sont pas clonaux.

Mais, le plus souvent, la régénération fait appel à la reproduction sexuée, conformément au schéma p. 3. Dans ce cas, il y a au moment de la dissémination possibilité d'occuper des espaces éloignés de l'individu parental.

Passons rapidement en revue les divers stades de cette reproduction sexuée et les mécanismes qui y conduisent.

(1) En altitude à Puerto-Rico, la reproduction végétative serait prépondérante selon NEVLING (1971).



1) La fleur et la floraison

On sait encore assez peu de choses sur la floraison en milieu tropical, hormis le cas des plantes cultivées.

Sur le plan phénologique, il existe de nombreux types de floraison, depuis la floraison continue jusqu'aux floraisons synchrones et espacées (KORIBA, 1958). Sur le plan physiologique, la floraison des arbres tropicaux est en général ambiguë (itéro-parité) (1) et nécessite la constitution de réserves glucidiques suffisantes (2) que la forte compétition au sein des forêts retarde. Le déclenchement de la floraison semble à la fois dépendre de rythmes internes et de stimuli externes climatiques.

2) Le fruit et la fécondation

La grande "diversité" des forêts tropicales a comme corollaire une grande distance entre les individus d'une même espèce, ce qui permettait de supposer un fort pourcentage d'autogamie. FEDOROV (1956) à la suite de CORNER (1949), y voyait une cause de l'évolution rapide des taxons. On sait maintenant, en particulier avec les études de BAWA (1974), que l'allogamie est la règle, l'autogamie l'exception. (5) On remarque d'ailleurs la grande importance des espèces dioïques (LEWIS, 1942, BAWA, 1974, 1975), allogames obligatoires, comme l'Okoumé par exemple.

Contrairement à ce que l'on observe dans d'autres milieux, le vent a un rôle négligeable dans la fécondation (3). Celle-ci est essentiellement liée aux animaux. (WHITEHEAD, 1969, DAUBENMIRE, 72)

La zoogamie est, on le sait, le fait de très nombreux groupes d'insectes (4) mais aussi d'oiseaux et de mammifères tels que les chauves-souris. La taille, la forme, la couleur et l'odeur des fleurs sont en relation avec le vecteur de pollen. Ainsi dans le cas de Turraeanthus africana qui a des fleurs petites, blanches et odorantes, on est en droit de supposer l'intervention d'une espèce d'abeille (ALEXANDRE, 1977).

(1) COHEN, 1968, MURPHY, 1968, ...

(2) cf. WITCHERLEY pour les Diptérocarpacées malaises

(3) cf. ASHTON, 1969

(4) L'éthologie des animaux permet la fécondation croisée d'individus éloignés, cf. JANZEN, 1971.

(5) Les remarques de FEDOROV ont cependant reçu récemment l'appui de nouvelles observations (GAN et al. 1977, KAUR & al. 1978).

Le climat intervient bien entendu sur la fécondation, une période trop sèche ou trop humide pouvant entraîner la coulure des fleurs (1).

Si l'on peut dire qu'on trouve en forêt tropicale des fruits mûrs pratiquement toute l'année, il n'en existe pas moins des rythmes de fructification très nets. Nos observations à Taï (ALEXANDRE 1979) montrent de plus une relation marquée entre la phénologie et l'agent de dispersion.

La phénologie de la fructification a une incidence importante sur la régénération. En effet, la plupart des semences ont une survie très brève et souvent seules les espèces qui fructifient au moment de l'ouverture du couvert auront, comme nous le verrons, des chances de s'installer.

3) La graine et la dispersion

Les fruits et les graines des arbres tropicaux sont souvent gros et présentent la plupart des modes de dispersion.

L'autochorie ou dispersion des graines par déhiscence violente du fruit sous l'effet de la dessiccation, se rencontre chez un petit nombre d'espèces, plus particulièrement chez celles qui colonisent les biotopes marginaux comme les zones inondables (Plagiosyphon, Pentaclethra, Gilbertiodendron, Berlinia, par ex.).

L'anémochorie se rencontre surtout chez les très grands arbres (2). Chez eux, les fruits ou les graines arrivent à maturité en saison sèche (3). Généralement le vent n'assure pas une dispersion à grande distance. Il arrive cependant, parfois, juste avant certains orages de saison sèche, qu'on observe de forts courants ascendants qui peuvent entraîner les graines à des distances tout à fait considérables.

Cependant, pour la majorité des espèces, le transport est assuré par les animaux.⁽⁵⁾ Pratiquement tous les animaux peuvent assurer le transport d'un certain nombre d'espèces (4). Nous

(1) Dans le cas du caféier par exemple (CHARRIER, 1971).

(2) KEAY, 1957, JONES, 1956, ROLLET, 1969.

(3) DAUBENMIRE, 1972.

(4) RIDLEY, 1930, PIJL, 1972. ...

(5) MARGALEF, 1968.

avons montré le rôle important joué en forêt de Taï par les éléphants (ALEXANDRE 1978). Nous avons trouvé dans les laissées de céphalophes des graines vivantes de Solanum verbascifolium et de parasoliers (ALEXANDRE 1977). Les buffles dispersent les graines de graminées et celles, pourtant grosses, du Treculia africana, et les singes, bien que grands destructeurs de fruits, assurent cependant la dissémination d'espèces comme les Diospyros. Quant aux chauves-souris, leur rôle est important est bien connu, en particulier pour les Ficus (1).

Parmi les oiseaux, on sait également que les câlao trans- portent des graines parfois volumineuses comme celles de Guarea cedrata et que la majorité des arbustes pionniers (par ex. Trema, ALEXANDRE 1979) sont disséminés par des oiseaux de petite taille.

Notons enfin que les seuls disséminateurs de Coula edulis que nous ayons observés sont des rongeurs arboricoles, des écureuils.

Les conditions de survie et de croissance des graines non dispersées étant très mauvaises, comme l'ont montré JANZEN (1969-70-71) et HARPER (1970)^{*}, le maintien intégral de la faune est essentiel pour la conservation des réserves génétiques naturelles (cf. MITCHELL, 1961, JANZEN, 1974, HOWE, 1977).

4) La graine disséminée et sa germination

Pour simplifier, on peut classer les graines en trois grands groupes écologiques selon leur longévité.

Les graines de la majorité des espèces de la forêt ont une forte teneur en eau, de l'ordre de 50 %, et meurent dès qu'elles se dessèchent et ce, quelle que soit leur vitesse de germination, très rapide pour beaucoup comme l'Avodiré (ALEXANDRE, 1977) ou très lente chez beaucoup d'espèces à gros noyaux (Panda oleosa, Parinari holstii, Coula edulis, etc.) dont la germination peut prendre 3 ans. Pour ces espèces, un ou deux jours en dehors du sous-bois suffisent, si elles ne sont pas enterrées, à leur faire perdre leur pouvoir germinatif.

Après la germination, les petits plants de ces espèces attendent, en vie ralentie, dans le sous-bois, les conditions favorables à leur croissance et forment une partie de ce que nous nommons le potentiel végétatif.

(1) PIJL, 1957.

* BROCKELMAN, 1979.

On peut faire un deuxième groupe des espèces à "conservation" "moyenne" dont la durée de conservation se chiffre de quelques semaines à quelques mois.

Ce sont des graines à faible teneur en eau, souvent riches en lipides susceptibles de s'oxyder, souvent également sensibles aux insectes. Leur germination ne requiert qu'une bonne imbibition de la graine. Ce groupe se confond pratiquement avec celui des anémochores, parmi lequel on rencontre une majorité de grands arbres au bois de valeur. Le type pourrait en être l'Acajou dont les graines déshydratées peuvent se conserver plusieurs années au congélateur.

Notons quelques exceptions. Dans le cas du Framiré, on observe sur le terrain deux vagues de germination, au début et à la fin des pluies ce qui laisse supposer l'existence d'une certaine dormance (cf. BROOKMAN-AMISSAH et AMISSAH, 1973). Une autre espèce anémochore, le Niangon (Tarrieta utilis), à forte teneur en eau, ne se conserve pas du tout tandis que chez Ceiba pentandra, comme Bombax buonoponense, la germination est photosensible⁽¹⁾ et les graines se conservent longtemps si elles sont enfouies à l'ombre.

Pour toutes les espèces plus ou moins héliophiles, qui n'ont de chance de se développer que si elles germent dans un endroit suffisamment exposé au soleil, l'alimentation en eau de la graine est cruciale à partir du début de la germination et elles doivent donc se poser sur un sol suffisamment meuble et dénudé ou être enfouies. Dans la nature, l'irrégularité des pluies peut provoquer une énorme hécatombe. Ainsi, même si la lumière n'a pas d'effet direct sur leur germination, l'"ambiance" intervient par son effet sur le bilan hydrique. C'est ainsi que la germination est meilleure à l'ombre.

Toutes les espèces dont les plantules sont trop héliophiles pour survivre longtemps à l'ombre et dont les graines doivent germer assez rapidement, voient leurs chances de succès dépendre étroitement d'une synchronisation suffisante de la fructification et de l'ouverture du peuplement. Puisqu'elles sont toujours nouvelles venues là où elles s'installent, nous les regrouperons dans le potentiel advectif.

(1) = dormance photolabile

Enfin, le troisième groupe que nous distinguons et qui est nombreux, est celui des espèces qui ont une germination photosensible et se conservent hydratées à l'abri du sol et de la végétation (1). C'est le cas, nous l'avons vu du Fromager. C'est le cas de toutes les héliophiles strictes que sont les arbustes pionniers (Trema, Macaranga, Musanga, Alchornea, Rauwolfia, etc.) mais également de grands arbres comme l'Iroko (Chlorophora spp.), d'un arbre à l'écologie complexe, Ricinodendron heudelotii, de nombreuses Marantacées telles que Maranthochloa leucantha et d'un grand nombre d'autres herbacées.

Toutes ces espèces attendent dans le sol recouvert de végétation l'ouverture du couvert et forment le potentiel séminal édaphique. C'est la diminution brutale de la proportion d'infrarouge proche dans le spectre de la lumière qui provoque la germination de ces espèces*. On remarque, en effet, que les graines qui se sont conservées sous un couvert léger ont besoin d'une large ouverture de ce couvert pour germer ; au contraire, celles qui se sont conservées sous un couvert dense se contentent d'une ouverture faible. On remarque, en outre, une germination meilleure des graines là où le sol a été légèrement perturbé (ALEXANDRE, 1979). En plus de la modification spectrale, d'autres facteurs interviennent/^{donc} sans doute dans la levée de dormance, parmi eux l'aération du sol (MULLVERSTEDT, 1963) et une diminution de l'allélopathie ou inhibition chimique par les racines ou la litière (WHITTAKER, 1970), par exemple.

Notons à propos du papayer, espèce photosensible, une pratique culturelle intéressante des paysans de la région de Taï. Dans cette région, le papayer n'a pas rencontré de disséminateur naturel, contrairement à d'autres régions de Côte-d'Ivoire comme celle de Divo. Pour obtenir des papayers dans leurs champs, les

(1) AUBREVILLE, 1947, KEAY, 1960, BUDOWSKI, 1965, 1970, LIEW, 1973, GORSKI, 1975, STOUTJESDIJK, 1972.

* ROBERTS, 1972, THOMAS, 1972, ...

paysans sèment donc les graines d'une papaye fraîchement cueillie sous la forêt qu'ils se proposent de défricher plus tard. Les papayers apparaissent, une fois la forêt coupée et brûlée, comme des adventices.

5) La croissance de la plantule

Nous définissons la plantule comme le résultat du développement de l'embryon aux dépens des réserves de la graine.

Nous avons décrit la morphologie des plantules (ALEXANDRE, 1978) et montré que leurs organes aériens d'assimilation tendent à occuper un espace horizontal maximal. Nous avons, par ailleurs, observé le système racinaire de nombreuses espèces forestières et constaté qu'au stade plantule correspond, dans pratiquement tous les cas, un système secondaire plagiotrope non ramifié. Chez Cleistophollis patens ou Pleioceras barteri, cet état se maintient au-delà du stade plantule. Au contraire, les axes plagiotropes se ramifient précocément chez certaines espèces à germination très lente comme Parinari holstii.

Les espèces qui possèdent une germination photosensible s'assurent par ce caractère même des conditions de croissance suffisamment lumineuses. Les études de KAHN (1979) et celles de DE NAMUR (1979) montrent, chez les espèces pionnières, la rapidité de l'occupation de l'espace tant aérien que souterrain. La saturation de l'espace disponible signifie la mort pour ces espèces.

A l'opposé, les espèces qui germent sous la forêt dense rencontrent, au départ, des conditions de croissance très limitantes sur le plan de l'énergie disponible. Nos études (ALEXANDRE 1978, 1979), qui confirment d'autres travaux, montrent que c'est en moyenne 3 à 4 ‰ de l'éclairement incident dans le visible qui pénètrent jusqu'au niveau des plantules.

Cette énergie extrêmement faible arrive pour près de la moitié sous forme de "taches de soleil", pics de forte intensité mais de courte durée(1). Or certains auteurs doutent de l'utilité de ces pics d'énergie pour les plantes du sous-bois. Nous croyons, nous à leur utilité. En effet, la fréquence des taches diminue avec leur intensité (SMITH, 1936, EVANS, 1956) et la majorité d'entre elles ont une luminosité en fait faible, donc utilisable par une plante sciaphile. On remarque de plus que

(1) WHITMORE et WONG, 1959. ...

c'est dans les trouées de chablis, où la durée et l'intensité de la "tache" est bien plus forte qu'en sous-bois, que croissent le mieux toutes les espèces qui endurent l'ombrage du sous-bois (1).

Notons que si la lumière est rare, les deux autres facteurs limitants principaux de la photosynthèse, l'alimentation en eau et en gaz carbonique (2), sont au contraire, dans une certaine mesure, "abondants", ce qui favorise une meilleure utilisation de la lumière.

Au total, la croissance en sous-bois reste extrêmement faible (3) : 2,5 cm par an dans le cas de l'Avodiré au Banco (ALEXANDRE, 1977 a), 1,6 cm par an à Taï sur un ensemble d'espèces (ALEXANDRE, non publié). Cette croissance correspond à la limite de survie au-delà de laquelle il n'y a plus renouvellement des tissus vieillissants.

Les brins qui végètent dans le sous-bois ne poussent que si s'ouvre, au-dessus d'eux, une petite trouée dans la voûte. Après une période de latence qui correspond vraisemblablement à un rééquilibrage des parties aériennes et souterraines, on peut alors assister à des croissances spectaculaires. Nous avons ainsi observé sur l'Avodiré, espèce "sciaphile", une croissance de 6 m en 3 ans (ALEXANDRE 1977 a). Dans ces conditions, l'Avodiré croît mieux que des "héliophiles" comme Musanga ou Macaranga.

Or, dans une petite clairière, les plantes reçoivent très peu d'énergie le matin et le soir, mais près de 100 % de l'éclairement incident pendant la période du midi où le rayonnement est maximum. Une plante comme le Turraeanthus africana, typiquement sciaphile, se montre ainsi capable d'utiliser des niveaux d'énergie très élevés. La sciaphilie de l'espèce, et des espèces analogues, pourrait donc être une forme particulière d'héliophilie. L'étude de caractères physiologiques de cette plante peut-elle permettre d'expliquer cet apparent paradoxe ?

L'étude comparée de la résistance stomatique, par pesée de feuilles coupées (4) de jeunes plants (ALEXANDRE 1974 et non publié) d'Avodiré, de Terminalia ivorensis (Framiré) et de

Turraeanthus
africana

(1) cf. SCHULZ, 1960.

(2) ODUM et al., 1970 mesurent des concentrations en CO₂ au sol atteignant 2000 v.p.m.

(3) BARNARD, 1956, BAUR, 1964, NICHOLSON, 1965, LIEW et WONG, 1973, SYNNOTT, 1973.

(4) Méthode utilisée par LEMEE, 1957, VIEIRA DA SILVA, 1967, OKALI, 1971, OKALI et DODOO, 1973...
de HYGEN, 1951

Khaya ivorensis (Acajou), ces deux dernières "héliophiles", montre, chez l'Avodiré, une résistance aussi faible que chez le Framiré et bien plus faible que chez l'Acajou (x). Par contre, l'étude de l'évolution du potentiel hydrique au cours du flétrissement montre que celui-ci évolue peu chez l'Avodiré, bien moins que chez le Framiré et encore moins que chez l'Acajou. Cette faible baisse du potentiel hydrique explique, en partie, la lenteur de la réhydratation de l'Avodiré et sa dessiccation s'il est maintenu dans des conditions de forte demande évaporative. Déjà en 1919, Mc LEAN avait remarqué par des études anatomiques, la faiblesse des moyens d'absorption et de conduction d'eau comparée aux possibilités de diffusion d'espèces sciaphiles de la forêt brésilienne.

Au total, l'Avodiré, espèce sciaphile très caractéristique, apparaît comme capable de courtes périodes de photosynthèse élevée à condition qu'elles soient suivies de longues périodes ombragées pendant lesquelles se refont les réserves en eau des feuilles un peu charnues. Ce type de fonctionnement est particulièrement bien adapté à la croissance dans les petites clairières.

Remarquons que les conditions optimales de croissance des espèces de ce type sont celles que l'on rencontre dans une forêt intacte mais sont en revanche pratiquement impossibles à reproduire en plantation. La meilleure approche serait la technique des layons nord-sud.

Les caractéristiques hydriques du Framiré et de l'Acajou montrent chez chacune de ces deux espèces, toutes deux "héliophiles" des besoins différents.

Le Framiré avec une photosynthèse maximale élevée, des besoins en eau importants, est une véritable héliophile pionnière qui supportera mal une compétition précoce pour la lumière. Avec son architecture caractéristique en étages plagiotropes indéfinis (modèle d'Aubréville) (2), il conquiert rapidement l'espace tant en hauteur qu'en largeur. Installé, il domine et élimine la concurrence. Cet avantage d'être dominant semble renforcé par des émissions racinaires inhibitrices de la croissance des racines d'autres individus de la même espèce (DE NEEF,

x) Cette faible résistance stomatique permet une photosynthèse maximale élevée (1).

(1) La résistance stomatique représente une part importante de la résistance globale à la diffusion du CO₂ qui conditionne en grande partie l'intensité de la photosynthèse

(2) HALLE & OLDEMAN, 1970.

1975, DIDIER DE SAINT-AMAND & MALLET, 1979). Les étages dominés sont caducs (élagage naturel), caractère normal pour une héliophile, l'arbre produit donc une ombre légère(1). Notons que la germination est peu sensible à la présence des graminées. Au total, l'espèce est donc bien adaptée pour coloniser un espace largement ouvert.

L'Acajou jeune, avec une photosynthèse maximale plus faible mais une bonne résistance à la sécheresse, tolère une certaine compétition. Comme beaucoup d'espèces présentant le "modèle de Rauh" (2) et comme la majorité des Méliacées de Côte-d'Ivoire, l'arbre présente une phase monopodiale prolongée. Avec ses grandes feuilles composées, qui persistent plus de 2 ans autour du tronc, il supportera bien un ombrage supérieur léger dans un peuplement latéralement ouvert qui laisse la plante bénéficier d'un éclairage continu bien qu'atténué. Le pourcentage de germination des graines semées en plein découvert atteint à peine 2 % et la plantule est sensible à la brûlure.

Dans la nature, l'Acajou rencontre des conditions favorables dans le peuplement d'une friche claire à Trema guineensis à un stade suffisamment avancé pour que la compétition herbacée ne soit plus à craindre.

II - SYNECCLOGIE DE LA REGENERATION NATURELLE

Reprenons la définition de la régénération naturelle. C'est la "reconstitution d'un organe détruit ou supprimé". Le point de départ de la régénération, c'est donc le moment de la destruction d'une partie du peuplement préexistant, mais cela ne veut pas dire que ce qui se passe avant ce moment soit sans importance.

A partir du moment de la perturbation, s'exprimera une partie du potentiel floristique global existant. La régénération sera le résultat de l'interaction de ce potentiel avec les conditions créées par la perturbation.

(1) Sous un peuplement de Framiré de 3 ans, nous avons mesuré un éclairage relatif de 10 %.

(2) HALLE & OLDEMAN, 1970.

A - Les trois potentiels floristiques

Reprenons les trois formes de potentiels que nous avons distingués.

1) Le potentiel végétatif

Ce potentiel est donc constitué d'individus déjà présents avant la perturbation. Comme nous l'avons vu, il s'agit soit d'individus d'espèces généralement héliophiles rejetant facilement, soit de l'ensemble des petits plants des espèces résistantes à l'ombrage, ensemble que l'on peut appeler "néophytion" (1). Les premières seront surtout abondantes dans une formation secondarisée, les dernières dans une formation évoluée.

Pour évoluer, le potentiel végétatif doit survivre à la perturbation. C'est ainsi que les espèces du premier groupe seront stimulées par une mise en lumière importante tandis que le néophytion ne survit qu'à une ouverture modérée du couvert. La part prise par le potentiel végétatif dans un recrû dépend donc à la fois de l'histoire de la station jusqu'au moment de la perturbation et de l'intensité de la perturbation elle-même.

2) Le potentiel séminal édaphique

Il est constitué par les graines viables du sol. Les graines peuvent appartenir aux espèces de la forêt qui ont une germination lente (les graines de Dialium spp. sont ainsi fréquentes). Elles peuvent également appartenir à des espèces qui ne font pas ou ne font plus partie de la forêt, soit qu'elles aient été apportées de loin par un agent de dispersion, soit qu'elles proviennent des espèces constitutives d'un stade évolutif antérieur, ce qui semble le cas le plus fréquent.

Comme nous l'avons remarqué, c'est le spectre de la lumière ainsi que la perturbation du sol qui conditionnent principalement la levée de dormance de ces semences.

La longévité des graines des espèces des stades antérieurs de la série évolutive est variable d'une espèce à l'autre de

(1) Ce néophytion que certains auteurs comme ROLLET (1974) appellent "régénération".

même que la production de ces graines si bien qu'au cours du temps, au fur et à mesure de la mortalité, les quantités et les proportions de ces graines évoluent. Après l'abandon des champs de culture traditionnelle, les graines des herbacées sont nombreuses et dominantes(1); au bout d'une jachère suffisamment longue, elles ont disparu et seules restent les graines des espèces arbustives qui se raréfient ensuite très lentement.

On possède en fait très peu de données sur la longévité potentielle des graines dans le sol des forêts tropicales, c'est pourquoi nous signalerons l'intéressante étude de MARQUIS (1975), en Pennsylvanie, qui montre que les graines d'un petit arbre (Prunus pennsylvanica) se conservent au moins 40 ans dans l'humus.

Comme CHEVALIER (1948), nous pensons que les recrûs denses et monospécifiques apparaissent à l'emplacement d'anciens défrichements. La spécificité de ces formations résulterait essentiellement, selon nous, des pratiques culturales locales (ALEXANDRE, 1977, 1979) et en particulier du nombre de cycles vivriers consécutifs et de la longueur moyenne de la période de jachère.

Ainsi c'est l'histoire d'un passé, parfois ancien, qui détermine la composition et l'importance du potentiel séminal édaphique et, là encore, ce sont les conditions créées par la perturbation qui permettent ou non son expression : une mise en lumière suffisante est indispensable, une perturbation du sol stimulante.

3) Le potentiel advectionnel

Enfin la régénération peut provenir de diaspores apportées de l'extérieur.

Tous les modes de dispersion peuvent intervenir. Dans le cas des dispersions physiques (autochorie et anémochorie), la

(1) cf. KEELMAN, 1974.

densité de diaspores tend à diminuer rapidement avec l'éloignement du semencier. Dans le cas de la zoochorie, la dispersion est étroitement liée à l'éthologie du vecteur et si, en gros, la densité tend également à diminuer avec la distance des porteurs-graines, il s'en faut de beaucoup que la décroissance soit régulière. Ainsi certains oiseaux ne fréquentent que les milieux largement ouverts, ne faisant que traverser ou survoler la forêt intacte, et peuvent transporter à très grande distance des graines d'une clairière à une autre clairière. De même, un éléphant qui vient de la forêt où il n'a trouvé qu'une autre chose à manger que les fruits tombés à terre, va s'arrêter longuement dans une clairière où il trouve en abondance les jeunes pousses tendres des arbustes héliophiles qu'il affectionne, y laissant ainsi une grande quantité de graines diverses.

Ainsi, pour une partie au moins, la part prise par le potentiel advectif dans la régénération est-elle fonction de l'environnement floristique immédiat du biotope ouvert. Plus les surfaces perturbées sont vastes, plus s'éloignent les sources de graines ! Au fur et à mesure que disparaissent les forêts primaires et que se raréfient les forêts secondaires, le retour à la structure forestière se fait évidemment plus lent.

B- Dynamique du recrû

Au fur et à mesure que la végétation s'installe et que le milieu se referme, les chances de germer et surtout de s'installer des graines nouvelles venues diminuent. L'éclairement au sol diminue en effet rapidement et le tapis de racines superficielles oppose une barrière mécanique, trophique et chimique (ou allélopathie; cf RICE, 1974) aux jeunes radicules. Ainsi, parmi les plantes héliophiles de l'entourage d'une perturbation, seules celles qui fructifient au moment où s'ouvre la végétation ont-elles une forte probabilité de s'installer.

L'expression milieu "ouvert" ou "fermé" s'applique à la fois à l'espace aérien, où sévit principalement la compétition pour la lumière, et à l'espace édaphique où l'on rencontre la compétition pour l'eau et les éléments nutritifs mais aussi des

antagonismes ou coopérations chimiques par effet sur la microflore fongique ou bactérienne. Cette notion de fermeture du milieu est à notre avis essentielle bien qu'elle ne soit admise que par un petit nombre d'écologistes, par exemple EGLER (1954), RICHARDS (1955), ou HARCOMBE (1977).

Nos observations, de même que celles de DE NAMUR ou de KAHN, montrent bien cette installation précoce de la flore. Au cours de la succession d'étapes physiologiques propres aux phytocoenoses en évolution, la diversité spécifique n'augmente que très lentement. En fait, cette diversité, que l'on exprime souvent par l'indice de Shannon, augmente plus par disparition des populations numériquement dominantes que par l'apparition de nouvelles espèces. Il est vrai que la disparition massive des groupes dominants produit des ouvertures discrètes qui permettent l'installation de nouveaux taxons, mais ceux-ci n'évoluent pas, ils forment le néophytion ou potentiel végétatif qui n'évoluera que beaucoup plus tard à la suite de nouvelles ouvertures. De plus les espèces éphémères pionnières qui ont dominé structurellement les premières phases du peuplement ne disparaissent qu'apparemment. Elles ont généralement eu le temps de fructifier et persistent dans le potentiel séminal édaphique.

En se permettant une image, on pourrait comparer la régénération naturelle à une pièce de théâtre dont le décor est planté au moment de la perturbation et où les acteurs entrent tous en scène au cours de l'acte I. Les diverses phases structurales se succèdent comme autant d'actes, mais le dénouement est pratiquement fixé au début de la pièce par le décor et le tempérament des acteurs.

Naturellement, plus l'espèce est tolérante, plus elle peut s'installer tard mais les paramètres à considérer sont nombreux.

L'un d'eux est la hauteur atteinte par le peuplement structural (dominant) pionnier. Une espèce qui possède une grosse graine produisant une grande plantule, peut germer dans un tapis herbacé bas et porter immédiatement ses feuilles à une hauteur suffisante pour pouvoir démarrer. La plantule de Balanites wilsoniana, par exemple, atteint près d'un mètre de haut, celle de Gymnostemon zaïzou le dépasse !

Bien souvent, on rencontre des peuplements pionniers d'herbacées annuelles. Une plantule qui y est installée dans des conditions apparemment précaires peut démarrer au moment de la saison sèche pourvu que son système racinaire le lui permette. Des espèces comme Sterculia tragacantha et surtout Anthonotha fragrans, qui utilisent les réserves de la graine pour former un puissant pivot, s'installent ainsi fort bien dans les recrûs herbacés. De telles espèces peuvent être appelées "évitantes" (GRIME & JEFFREY, 1965, GRIME, 1966, GRIME & HUNT, 1975).

Dans le cas des recrûs arbustifs, le couvert est relativement élevé mais clair d'une part et peu durable d'autre part. De tels recrûs formés d'héliophiles strictes arbustives (héliophytes selon VOOREN, 1979) interdisent pratiquement l'installation des autres héliophiles (hélionéophytes de VOOREN) mais, par contre, peuvent se montrer favorables, comme nous l'avons vu, aux héliophytes tolérantes (hélioprophytes de VOOREN ou mieux héliopénéphytes selon notre propre terminologie) en limitant le tapis herbacé et la compétition. Bien entendu, l'effet d'un couvert de parasoliers diffère de celui formé par Trema guineensis, par exemple, plus petit et moins longévif.

Tandis que l'ensemble d'un recrû s'élève en hauteur, sa biomasse augmente et surtout très rapidement son indice foliaire. Un arbre devra ainsi, pour s'installer, franchir depuis le sol un gradient de lumière de plus en plus étalé mais de plus en plus faible au fur et à mesure que le temps passe.

Les espèces forestières présentent une gradation continue de tempéraments depuis les héliophytes strictes qui, comme l'Iroko, ont besoin du plein découvert pour germer, jusqu'à des espèces longuement tolérantes comme le Tiama (Entandrophragma angolense). Pour toutes les espèces, sauf les héliophiles strictes, le tempérament évolue dans le temps d'une certaine sciaphilie à l'héliophilie absolue, en fonction du stade atteint par l'individu, qui se traduit par sa hauteur. Parallèlement, évoluent

...

l'architecture et la morphologie des organes aériens de ces arbres. Ainsi chez le Bossé (Guarea cedrata), le néophyte* possède deux feuilles trifoliolées auxquelles succèdent, sur le pénéphyte*, des feuilles simples puis composées, la ramification du prophyte* n'apparaissant qu'après plusieurs années de croissance.

Une classification des essences en deux ou trois tempéraments est donc tout à fait insuffisante. Il serait souhaitable d'établir une classification à deux indices, au minimum, un pour le tempérament initial, l'autre pour sa vitesse d'évolution (1).

L'optimum de croissance ne correspond pas forcément, loin de là, à celui qu'on peut observer expérimentalement en conditions artificielles. Avec une bonne alimentation hydrique et minérale (2), la croissance pondérale est pratiquement toujours meilleure en plein soleil (3), ce qui est normal. La croissance en hauteur, qui compte plus dans la compétition pour la lumière, s'obtient pour des niveaux d'éclairement à peine plus bas (4). Mais sur le terrain, c'est la croissance relative des individus les uns par rapport aux autres qui détermine le succès. Un fort éclairement entraînera le surcimage des espèces à croissance lente; il entraîne, en outre, fréquemment, une faible résistance parasitaire qui peut devenir catastrophique (5). C'est pourquoi l'éclairement optimum, pour une essence, est celui qui lui permet d'avoir une croissance suffisante pour qu'elle se maintienne à un niveau où cet éclairement restera favorable et où l'état physiologique lui permettra de résister à ses parasites.

Mais les relations entre un individu et le reste du peuplement ne se limitent pas, bien entendu, à ces besoins en lumière. Les plantes, par leur chimisme, modifient le milieu aérien et souterrain. Par les substances allélochimiques qu'elles émettent, les différentes espèces peuvent s'entraider ou se

(1) GRIME (1974) propose un indice de ce type.

(2) cf. MURRAY & NICHOLS, 1966.

(3) cf. WADSWORTH & LAWTON, 1968, LOACH, 1970, OKALI, 1971, 1972.

(4) cf. AMPOFO & LAWTON, 1972.

(5) cf. PIETERS, 1958.

néophyte = individu formé uniquement aux dépens des réserves de la graine

Pénéphyte = stade suivant où le modèle de croissance n'est pas encore réalisé

Prophyte = le modèle est réalisé - Palyphyte = le modèle est réitéré

nuire (RICE, 1974). Les substances émises par une espèce peuvent faire diminuer les risques d'attaques parasitaire d'une autre espèce (1). Ainsi Dacryodes klaineana semble empêcher la prolifération des nématodes parasites de Turraeanthus africana. Elles peuvent aussi freiner la croissance, parfois en bloquant les mycorrhizes qui améliorent la nutrition minérale (GADGIL & GADGIL, 1971, 1975, WENT & STARK, 1968 a et b, WENT, 1970) et diminuent les risques d'infestation pathogène (2). C'est peut-être ainsi que s'explique la mauvaise croissance de Terminalia ivorensis au voisinage de Tabernaemontana crassa. **

La nature des recrûs naturels conditionne donc l'installation des semis d'arbres. Les paramètres essentiels de ces recrûs sont, d'après ce que nous venons de voir, la densité du peuplement, la hauteur maximale qu'il atteint, sa vitesse de croissance, sa structure et sa spécificité pour les aspects allélochimiques, l'ensemble des caractères étant bien entendu liés à la spécificité.

Cette spécificité des recrûs peut, dans une certaine mesure, être connue à l'avance si l'on sait l'origine et l'intensité de la perturbation initiale et la composition des potentiels. Une ouverture ou intervention légère ne favorise guère que le potentiel végétatif. Une large ouverture permet le démarrage d'un recrû dense issu du potentiel édaphique, riche en lianes, Marantacées, Zingibéracées, Commélinacées, ... très envahissant. Certaines de ces formations étouffent, en effet, tout autre recrû et n'évoluent pratiquement pas. De telles "brousses à Marantacées" ont été décrites par GUILLAUMET (1967). Un brûlis suffisamment intense, en éliminant les graines sensibles (cf. BRINKMANN & VIEIRA, 1971, GUEVARA & GOMEZ-POMPA, 1972, GOMEZ-POMPA & VAZQUEZ-YANES, 1974, VAZQUEZ-YANES, 1974, ..*) permet, quant à lui, l'apparition d'un peuplement arbustif. Enfin, un feu exceptionnellement intense ou une destruction précoce du premier recrû conduisent à des recrûs herbacés.

(1) cf. MONTEITH, 1960.

** WENT & al., 1952.

(2) ZAK, 1964, MARX, 1972, RICHARD & FORTIN, 1975. ...

** La "scaphopétalose" est un exemple tropical célèbre de monospécificité qui serait liée à un facteur chimique libéré par Scaphopetalum amoenum

III - ASPECTS SYLVICOLES

1) La recherche sylvicole

L'étude autécologique de la régénération naturelle montre, pour chaque espèce, l'existence, à chaque stade de la vie, de goulets d'étranglement que le forestier doit bien sûr connaître afin de les faire "sauter".

Ces goulets se traduisent par un défaut de recrutement, soit par la mort des plants, le plus souvent jeunes, soit encore par une croissance faible ou nulle.

La fructification est souvent faible et irrégulière, la dispersion des semences insuffisante et leur conservation réduite. Le forestier est ainsi amené à constituer des réserves forestières où certains semenciers sélectionnés peuvent être légèrement dégagés de la compétition afin d'en augmenter la production. Des équipes de surveillance et de récolte sillonnent régulièrement le terrain et les recherches sur les moyens de stockage se poursuivent et sont mises en oeuvre. Toutes choses fort utiles, mais il faut encore rappeler la nécessité d'une protection rigoureuse de l'ensemble de la flore et de la faune des réserves, seule capable d'assurer, à long terme, une fécondation et une dispersion suffisante.

On met d'ores et déjà en place des vergers semenciers où se pratique l'amélioration génétique par croisements contrôlés et sélection de provenances. Ces pratiques peuvent, entre autres avantages, permettre une réduction du nombre de graines à semer, mais il faut craindre un appauvrissement génétique ayant de graves conséquences, telles que des attaques parasitaires massives et irréductibles. De même, la conservation artificielle des graines peut entraîner une dérive génétique (CHARRIER, com. pers.) dont les conséquences sont imprévisibles. La meilleure solution au problème de la conservation des semences pourrait donc être leur semis immédiat qui aurait, en outre, l'avantage de faire gagner du temps aux plants.

Les pépinières sont là pour offrir aux graines des conditions favorables à la germination et à la survie des petits

plants. On peut, en effet, facilement y contrôler le micro-climat et prévenir les problèmes parasitaires. Mais il faut se garder d'obtenir de trop beaux sujets dont la maturité physiologique ne correspondrait plus à la maturité morphologique.* De tels plants poseraient à coup sûr des problèmes de redémarrage et de croissance ultérieure.

Par plantation ou semis d'un nombre suffisant de graines ou de petits plants en petits placeaux, on permettra souvent une sélection naturelle tout en gardant les risques parasitaires à un niveau faible. Cette technique, pour les espèces auxquelles elle peut s'appliquer, permet une bonne éducation des sujets dominants.

Enfin, le milieu dans lequel sont introduits les petits plants est d'une importance capitale. Dans un milieu favorable, on est en droit/^{en effet} d'espérer une réussite immédiate sans aucun entretien, d'où un gain pécuniaire considérable.

Le choix et l'obtention d'un milieu favorable à l'espèce sylvicole relèvent d'études synécologiques. Nous avons vu qu'il est possible d'obtenir des recrûs différents selon l'intensité et les modalités des interventions. C'est un point de départ mais beaucoup reste à faire dans ce domaine. D'autre part, le choix d'un recrû ne peut se faire qu'en fonction du tempérament des essences sylvicoles. Si CHEVALIER (op. cit.) écrivait, il y a quelque trente ans : "Notre ignorance est tout aussi grande en ce qui concerne le mode de développement, le tempérament, la régénération des arbres les plus précieux de la forêt dense africaine, qu'il s'agisse de l'Okoumé, de l'Acajou, de l'Iroko, du Limbo, de quantité d'autres grands arbres et même des essences à bois dur ; nous ne savons même pas comment utiliser la plupart d'entre eux.", on pourrait en dire pratiquement autant aujourd'hui. - Par contre, nous ne sommes pas d'accord avec l'Auteur quand il s'accorde à penser avec AUBREVILLE que des plantations d'une dizaine d'hectares par espèce suffiraient à étudier la biologie de ces espèces !

* Les plants qui ont poussé trop vite résistent très mal à la sécheresse et aux parasites, on dit qu'ils sont "chôlés" ou "mal acotés".

Il existe, en effet, d'abord un problème du choix des essences à étudier. De telles plantations expérimentales ont de fortes chances de laisser de côté des espèces demain intéressantes. Mais, en fait, c'est bien la complexité même du tempérament des essences (RICHARDS, 1969) qui fait douter de l'utilité de telles expériences.

On sait déjà que les liens entre une espèce et l'ensemble des facteurs mésologiques sont nombreux et complexes et faute de les connaître au préalable, on est certain que l'expérience n'apportera que des connaissances fragmentaires et ce au bout de nombreuses années. Or, plus que jamais, le temps presse. C'est dans le milieu naturel qu'il faut, en citant PIETERS (1958) : "chercher à définir les conditions optima d'installation et d'éducation des semis d'essences économiques. Autrement dit, chercher à déterminer le milieu le plus favorable et, ce dernier étant connu, quelles sont les interventions sylvicoles propres à y conduire." Le forestier pourra ainsi, en reprenant l'image précédente, devenir le metteur en scène avisé qui dispose au départ son décor et ses acteurs, attendant ensuite tranquillement un dénouement prévu.

Nous rejoignons donc l'opinion de GRANDCLEMENT (1947) qui écrivait : " Ce ne sont pas quelques grands arbres de plus à l'hectare qui rendront la solution de ce problème (l'enrichissement des forêts) plus facile : la difficulté ne réside pas tellement dans le nombre de graines disséminées sur une surface donnée mais plutôt dans la préparation d'un milieu favorable à la germination des graines puis au développement et à la croissance des plants, des gaules, des perches et des arbres... Si les graines trouvent parfois (en forêt) des conditions favorables à leur germination, les jeunes plants sont destinés à vivre et grandir dans un milieu toujours hostile à leur développement... Nos connaissances sur la biologie des espèces et des peuplements ne progressera, à mon avis, qu'à la faveur de travaux sur des superficies importantes, et non pas sur des

...

superficies réduites où l'on ne découvre pas toutes les formes de la vie et de la multiplication des arbres". D'ailleurs AUBREVILLE (1958) n'écrit-il pas : "Le grand nombre de facteurs en cause (dans la composition stationnelle) est si grand, qui se manifestent dans le long cours de la vie de la forêt, que le résultat paraît être mis au compte du hasard. Le mot hasard ici ne sert qu'à exprimer l'infini complexe de causes inconnues qui conduisent à un moment donné, le groupement végétal à une composition déterminée...".

Pratiquement tout le travail que nous préconisons peut se faire sous forme d'enquêtes de terrain. L'écologiste prospecte la nature et chaque fois qu'il rencontre un individu, généralement isolé, d'une essence précieuse qui a visiblement franchi à son honneur les premières étapes les plus difficiles de sa croissance, il établit une enquête d'après ses connaissances et auprès des autochtones pour retracer la vie de cet individu.

Ces études écologiques devront sans doute se compléter d'études expérimentales, physiologiques, phytochimiques, etc. car "dans un écosystème forestier, le comportement des éléments varie constamment en réponse aux facteurs mésologiques, climatiques, à la maladie et à la prédation. La difficulté de définir une stratégie optimale face à tous ces facteurs, impose (donc) le recours aux méthodes modernes d'analyse des systèmes et de simulation" (HERMANN, 1969).

2) La régénération naturelle controversée

La sylviculture, en zone intertropicale, prend ses racines dans l'antique sylviculture d'Europe où les forêts naturelles ont pratiquement disparu. En raison de cette ancienne sylviculture et aussi en raison du climat ou paléoclimat, les forêts à régénérer y sont pauvres en espèces. De plus l'alternance de saisons sèches ou froides avec la saison de vie active fait que les problèmes parasitaires prennent rarement une extension catastrophique. Les forestiers ont ainsi pu consacrer beaucoup de leur talent à l'obtention "naturelle" des semis, la croissance ne posant ensuite pas de problèmes. La sylviculture en

mélange est réservée aux zones marginales de montagne et aux parcs des châteaux.

On comprend par là que les forestiers venus exercer leur métier sous les tropiques parlent de "régénération naturelle" pour dire qu'il n'est pas fait appel au semis ou à la plantation. Et quels que soient les travaux le plus souvent longs, coûteux et difficiles qu'il faut apporter aux sauvagons souvent souffreteux, survivants miraculés de stades forestiers où ils n'ont pas leur place,⁽¹⁾ et quand bien même chacun serait conscient que la phase économique essentielle, celle-la même qu'il importerait de conduire en respectant les lois de la nature, est celle qui conduit du petit plant à l'adulte, on continuera à parler de "régénération naturelle" pour une sylviculture qui va à l'encontre de ses lois.

On peut, en effet, affirmer que les techniques de pépinière, que l'on possède généralement assez bien, ne font que reproduire les conditions qui, dans la nature, auraient permis à la graine de donner un plant, tandis que faute de connaissance du tempérament des petits plants, on en reste bien souvent à la technique des essais et erreurs (erreurs souvent longues à se manifester), ce qui est bien tout le contraire d'une régénération naturelle.

Si l'histoire explique le mauvais emploi d'une expression, elle explique également, en partie, l'opposition partisane entre forestiers de langue française et ceux de langue anglaise. On se souvient, en effet, que les forestiers français et belges ont fait leurs armes en Afrique tandis que les Anglais se sont principalement exercés dans les forêts asiatiques, d'où ils ont ensuite tenté d'importer des méthodes en Afrique. C'est que, comme chacun sait, si les forêts de Malaisie sont floristiquement beaucoup plus riches que les forêts africaines, elles ont, par contre, l'avantage énorme de posséder avec le grand groupe des Diptérocarpacées, un vaste ensemble d'espèces de valeur dont le tempérament semble suffisamment sciaphile pour s'accommoder de manipulations simples du couvert et dont le recrutement naturel ne pose pas d'inquiétude malgré l'irrégularité de la fructification.

(1) cf. CLARKE, 1956.

CONCLUSION

A partir du moment où le sylviculteur intervient, on ne peut plus parler de régénération naturelle. Toute sylviculture est par définition interventionnelle et donc artificielle. Mais il y a bonne et mauvaise sylviculture. Une bonne sylviculture, c'est bien sûr, celle qui permet d'obtenir de beaux arbres au moindre coût. Ce résultat ne peut s'obtenir qu'en connaissant parfaitement le tempérament des essences et le comportement des peuplements dans leur ensemble. Ces connaissances de base ne peuvent s'obtenir que par l'étude de la régénération naturelle in situ.

BIBLIOGRAPHIE

- ALEXANDRE (D.Y.), 1977.- Etude du rôle des céphalophes forestiers dans la dissémination de Solanum verbascifolium dans l'Ouest ivoirien.- Multigr. ORSTOM.
- ALEXANDRE (D.Y.), 1977.- Essai d'approche schématique des phénomènes de compétition au cours de la régénération et son application au problème des adventices dans le système agricole traditionnel.- Multigr. ORSTOM.
- ALEXANDRE (D.Y.), 1977.- Définition morphologique de la plante.- Multigr. ORSTOM.
- ALEXANDRE (D.Y.), 1977.- Régénération naturelle d'un arbre caractéristique de la forêt équatoriale de Côte-d'Ivoire : Turraeanthus africana Pellegr.- Oecologia Plantarum 12 (3): 241-262.
- ALEXANDRE (D.Y.), 1978.- Le rôle disséminateur des éléphants en forêt de Taï, Côte-d'Ivoire.- Terre Vie 32 : 47-72.
- ALEXANDRE (D.Y.), 1978.- Etude du microclimat lumineux en forêt de Taï.- Multigr. ORSTOM.
- ALEXANDRE (D.Y.), 1979.- Observations sur les premiers stades de la reconstitution de la forêt dense humide. IX - Observations sur l'écologie de Trema guineensis en Basse Côte-d'Ivoire.- Cah. ORSTOM, sér. Biol., à paraître.
- (1) AMPOFO (S.T.) & LAWSON (G.W.), 1972.- Growth of seedlings of Afrormosia elata (Harm.) in relation to light intensities.- J. appl. Ecol., 9 (1) : 301-6.
- ASHTON (P.S.), 1969.- Speciation among tropical forest trees : some deductions in the light of recent evidence.- Biol. J. Linn. Soc., 1 : 155-196.
- AUBREVILLE (A.), 1947.- Les brousses secondaires en Afrique équatoriale.- Bois For. Trop. n° 2 : 24-35.
- AUBREVILLE (A.), 1958.- A la recherche de la forêt en Côte-d'Ivoire.- Bois For. Trop., (57) : 12-27.
- BARNARD (R.C.), 1956.- Recrutement, survival and growth of timber tree seedlings in natural tropical rain forest.- Malay. Forest., 19 : 156-61.
- BAUR (G.N.), 1964.- Rain forest treatment.- Unasylva, 18 (1) 72 : 18-28.
- BAWA (K.S.), 1974.- Breeding systems of tree species of a lowland tropical community.- Evolution, 28 (1) : 85-92.

(1) ALEXANDRE (D.Y.) & TEHE (H.G.), 1979.- Le recrû après exploitation forestière dans la région de taï.- Multigr. ORSTOM.

- BAWA (K.S.) & OPLER (P.A.), 1975.- Dioecism in tropical forest trees.- *Evolution*, 29 (1) : 167-179.
- BELL (C.R.), 1970.- Seed distribution and germination experiments in "A tropical rain forest".- H. T. Odum ed., D 177-182.
- BRINKMANN (W.L.F.) & VIEIRA (A.N.), 1971.- The effect of burning on germination of seeds at different soil depths of - (6) various tropical tree species.- *Turrialba*, 21 : 77-82.
- BROOKMAN-AMISSAH (J.) & AMISSAH (J.K.), 1973.- The effect of endogenous growth inhibitors on the germination of *Terminalia ivorensis*.- *For. Prod. Res. Inst. Newsletter* 7, n° 3 & 4, Kumasi, Ghana.
- BUDOWSKI (G.), 1965.- Distribution of tropical American rain forest species in the light of successional processes.- *Turrialba*, 15 : 40-42.
- CHARRIER (A.), 1971.- Etude de la pollinisation des caféiers cultivés par marquage du pollen au P32 et S35 radioactifs.- *Café, Cacao Thé*, 15 (3) : 181-190.
- CHEVALIER (A.), 1948.- Biogéographie et écologie de la forêt dense ombrophile de Côte-d'Ivoire.- *Revue int. Bot. appl.*, 28 : 101-115.
- CLARKE (E.C.), 1956.- The regeneration of worked out greenheart (*Ocotea rodiaei*) forest in British Guinea.- *Emp. For. Rev.*, 35 (2) : 173-183.
- COHEN (D.), 1968.- A general model of optimal reproduction in a randomly varying environment.- *J. Ecol.*, 56 : 219-228.
- CORNER (E.J.H.), 1949.- La théorie du Durian ou l'origine de l'arbre moderne.- *Adansonia n.s.*, 4, pp. 423 sqq, 156 sqq, Traduction de N. & F. Hallé de "The Durian theory...", *Annals of Bot. n.s.*, 13 : 367 sqq.
- DAUBENMIRE (R.), 1972.- Phenology and other characteristics of tropical semideciduous forests in North Western Costa-Rica.- *J. Ecol.*, 60 : 147-170.
- DIDIER de SAINT-AMAND (J.) & MALLET (B.), 1979.- Etude par analyse en composantes principales de l'action d'extraits aqueux et de résidus de litières et de racines de Framiré sur la croissance et la composition minérale de jeunes plants de cette espèce.- *Multigr. OPSTOM-CTFT*, 93 p.
- EGLER (F.E.), 1954.- Vegetation science concepts. I - Initial floristic composition, a factor in old field vegetation development.- *Vegetatio*, 4 : 412-417.
- EVANS (G.C.), 1956.- An area survey method of investigating the distribution of light intensity in woodlands, with particular reference to sunflecks.- *J. Ecol.*, 44 : 391-428.

- FEDOROV (A.A.), 1966.- The structure of tropical rain forest and speciation in the humid tropics.- *J. Ecol.*, 54 : 1-11.
- FOX (J.E.D.), 1976.- Constraints of the natural regeneration of tropical moist forest.- *Forest Ecol. and Manage.* 1 (1) : 37-65.
- GADGIL (R.L.) & GADGIL (P.D.), 1971.- Mycorrhiza and litter decomposition.- *Nature*, 233 : 133.
- GADGIL (R.L.) & GADGIL (P.D.), 1975.- Suppression of litter -(2) decomposition.- *N.Z. J. For. Sci.*, 5 (1) : 33-41.
- GOMEZ-POMPA (A.) & VAZQUEZ-YANES (C.), 1974.- Studies on the secondary succession of tropical lowlands : the life cycle of secondary species.- *Proc. 1st Int. Cong. Ecol.*, La Haye, pp 336-342.
- GORSKI (T.), 1975.- Germination of seeds in the shadow of plants.- *Phys. Plant.*, 34 : 342-346.
- GRANDCLEMMENT (G.), 1947.- Traitement et enrichissement de la forêt dense.- *Bois For. Trop.*, 3 : 24-30.
- GRIME (J.P.) & JEFFREY (D.W.), 1965.- Seedling establishment in vertical gradients of sunlight.- *J. Ecol.*, 53 : 621-642.
- GRIME (J.P.), 1966.- Shade avoidance and shade tolerance in flowering plants, in "Light as an ecological factor".- Brainbridge & al. ed., Blackwell, 452 p.
- GRIME (J.P.), 1974.- Vegetation classification by reference to strategies.- *Nature*, 250 (5461) : 26-31.
- GRIME (J.P.) & HUNT (R.), 1975.- Relative growth rate : its range and adaptative significance in a local flora.- *J. Ecol.*, 63 (2) : 393-422.
- GUEVARA (S.) & GOMEZ-POMPA (A.), 1972.- Seeds from surface soil in a tropical region in Vera-Cruz, Mexico.- *J. Arnold Arbor.*, 53 : 312-335.
- GUILLAUMET (J.L.), 1967.- Recherches sur la végétation et la flore de la région du Bas Cavally (Côte-d'Ivoire).- *Mémoire ORSTOM n° 20*.
- HALLE (F.) & OLDEMAN (R.A.A.), 1970.- Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux.- -(3) Masson, ed., 178 p.
- HARPER (J.L.), LOVELL (P.H.), MOORE (K.G.), 1970.- The shapes, and sizes of seeds.- *Ar. Rev. Ecol. Syst.*, 1 : 327-356.
- HERMANN (R.K.), 1969.- Animal damage problems and their relation to reforestation, in "Wildlife and reforestation in -(4) the Pacific North-West".- H.C. Black ed., 1970.
- HYGEN (G.), 1951, 1953.- Studies in plant transpiration.
I - *Physiol. Plant.*, 4 : 57-181.
II - *Physiol. Plant.*, 6 : 106-133.

- JANZEN (D.H.), 1969.- Seed-eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal.- *Evolution*, 23 : 1-27.
- JANZEN (D.H.), 1970.- Herbivores and the number of tree species in tropical forest.- *Amer. Nat.*, 104 (940) : 501-525.
- JANZEN (D.H.), 1971.- Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants.- *Science*, 171 : 203-205.
- JANZEN (D.H.), 1971.- Seed predation by animals.- *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 2 : 465-492.
- JANZEN (D.H.), 1974.- The deflowering of Central America.- *Nat. Hist. N.Y.*, 83 : 48-53.
- JONES (E.W.), 1956.- Ecological studies in the rain forest of Southern Nigeria. IV - The plateau forest of the Okomu forest reserve. Part 2 : The reproduction and history of the forest.- *J. Ecol.*, 44 : 83-117.
- KAHN (F.), 1979.- Observations sur les premiers stades de la reconstitution de la forêt dense humide. VI - Evolution structurale du peuplement de Macaranga hurifolia.- *Cahiers ORSTOM, sér. Biol.*, à paraître.
- KAHN (F.), 1979.- Observations sur les premiers stades de la succession de la forêt dense humide. VII - Occupation spatiale du sol par les peuplements de Macaranga hurifolia.- *Cahiers ORSTOM, sér. biol.*, à paraître.
- KAHN (F.) & NAMUR (Ch. de).- Observations sur les premiers stades de la reconstitution de la forêt dense humide. VIII - Le stade à Macaranga hurifolia : installation, développement et disparition.- *Cahiers ORSTOM, sér. Biol.*, à paraître.
- (5)
- KEAY (R.W.J.), 1957.- Wind dispersed species in a Nigerian forest.- *J. Ecol.*, 45 : 471-478.
- KEAY (R.W.J.), 1960.- Seeds in forest soil.- *Niger. For. Inf. Bull.*, n.s. 4.
- KEELMAN (M.C.), 1974.- The viable weed seeds content of some tropical agricultural soils.- *J. appl. Ecol.*, 2 : 669-677.
- KIO (P.R.O.), 1976.- What future for natural regeneration of tropical high forest ? An appraisal with exemples from Nigeria and Uganda.- *Commonw. For. Rev.*, 55 (166) : 309-318.
- KORIBA (K.), 1958.- On the periodicity of tree-growth in the tropics with reference to the mode of branching, the leaf-fall and the formation of resting bud.- *Gdns' Bull. Singapore*, 17 : 11-81.
- LEMEE (G.), 1957.- Sur les mouvements stomatiques d'arbres et arbustes héliophiles et sciaphiles du domaine de la forêt dense de Côte-d'Ivoire.- *C.R. Acad. Sc.*, 245 : 2074-2077.

- LEWIS (D.), 1942.- The evolution of sex in flowering plants.- Biol. Rev., 17 : 46-67.
- LIEW (T.C.), 1973.- Occurrence of seeds in virgin forest top soil with particular reference to secondary species in Sabah.- Malay. Forest., 36 (3) : 185-193.
- LIEW (T.C.) & WONG (F.O.), 1973.- Density, recruitment, mortality and growth of Dipterocarp seedlings in virgin and logged over forest in Sabah.- Malay. Forest., 36 (1) : 3-15.
- LOACH (K.), 1970.- Shade tolerance in tree seedlings. II - Growth analysis of plants raised under artificial shade.- New Phytol., 69 (2) : 273-286.
- Mc LEAN (R.C.), 1919.- Studies in the ecology of tropical rain forest, with special reference to the forests of South Brazil.- J. Ecol., 7 : 5-54, 121-172.
- MARGALEF (R.), 1968.- Perspectives in ecological theory.- The University of Chicago Press, 111 p.
- MARQUIS (D.A.), 1975.- Seed storage and germination under northern hardwood forests.- Can. J. For. Res., 5 : 478-484.
- MARX (D.H.), 1972.- Ectomycorrhizae as biological deterrents to pathogenic root infections.- A. Rev. Phytopathol., 10 : 429-454.
- MITCHELL (B.L.), 1961.- Ecological aspects of game control measures in African wilderness and forested areas.- Kirkia, 1 : 120-128.
- MONTEITH (L.G.), 1960.- Influence of plants other than food plants of their hosts on hostfinding by tachinid parasites.- Can. Ent., 92 : 641-652.
- MULLVERSTEDT (R.), 1963.- Recherches sur les causes de l'accroissement de la levée des mauvaises herbes après le desherbage mécanique.- Weed Res., 3 : 298-303.
- MURPHY (G.I.), 1968.- Pattern in life history and the environment.- Amer. Natur., 102 : 391-404.
- MURRAY (D.B.) & NICHOLS (R.), 1966.- Light shade and growth of some tropical plants. in "Light as an ecological factor, Brainbridge ed.- Blackwell, 452 p.
- NAMUR (Ch. de), 1979.- Observations sur les premiers stades de la reconstitution de la forêt dense humide. V - Quelques caractéristiques du développement d'un peuplement ligneux au cours d'une succession secondaire.- Cahiers CRSTOM, sér. Biol., à paraître.
- NEEFF (P. de), 1975.- Le système racinaire du framiré : à 3 ans et à 5 ans, en peuplement à 21 ans, d'un arbre de 32 ans.- Multigr. CTFT Côte-d'Ivoire.

- NEVLING Jr (L.I.), 1971.- The ecology of an elfin forest in Puerto-Rico. 16 - The flowering cycle and an interpretation of its seasonality.- J. Arnold Arbor., 52 (4) : 586-613.
- NICHOLSON (D.I.), 1965.- A review of natural regeneration in the Dipterocarp forest of Sabah.- Malay. Forest., 28 :4-24.
- ODUM (H.T.), LUGO (A.), CINTRON (G.), JORDAN (C.F.), 1970.- Metabolism and evapotranspiration of some rain forest plants and soil. in "A-tropical rain forest", H.T. Odum ed. //I p.104-164
- OKALI (D.U.U.), 1971.- Rates of dry matter production in some tropical forest tree seedlings.- Ann. Bot., 35 (139) : 87-97.
- OKALI (D.U.U.), 1971.- Tissue water relations of some woody species of the Accra plains, Ghana.- J. Ecol., 59 (1) : 89-101.
- OKALI (D.U.U.), 1972.- Growth-rates of some West African forest-tree seedlings in shade.- Ann. Bot., 36 (148) : 953-959.
- OKALI (D.U.U.) & DODOO (G.), 1973.- Seedling growth and transpiration of two West African mahogany species in relation to water stress in the root medium.- J. Ecol., 61 : 421-438.
- PIETERS (A.), 1958.- Premiers résultats de quelques études particulières sur la régénération naturelle en forêt dense équatoriale.- Proc. 2ème Conf. For. Interafric., Pointe-Noire, 1958.- Vol. 1961, pp. 158-173.
- PIJL (L. Van der), 1957.- The dispersal of plants by bats.- Acta Bot. Neerl., 6 : 291-315.
- PIJL (L. Van der), 1972.- Principles of dispersal in higher plants, 2d ed.- Berlin, Springer-Verlag, 162 p.
- RICE (E.L.), 1974.- Roles of allelopathy in old field succession. in "Allelopathy", E.L. Rice ed.- Acad. Press, 353 p.
- RICHARD (C.) & FORTIN (J.A.), 1975.- Rôle protecteur de Suillus granulatus contre le Mycelium radialis atrovirens sur des semis de Pinus resinosa.- Can. J. For. Res., 5 (3) : 452-456.
- RICHARDS (P.W.), 1955.- The secondary succession in the tropical rain forest.- Sci. Prog. Lond., 43 : 45-57.
- RICHARDS (P.W.), 1969.- Speciation in the tropical rain forest and the conception of the niche.- Biol. J. Linn. Soc., 1 : 149-153.
- RIDLEY (H.N.), 1930.- The dispersal of plants throughout the world.- Ashford : L. Reeve ed.
- ROBERTS (E.H.), 1972.- Dormancy : a factor affecting seed survival in the soil.- in "Viability of seeds, E.H. Roberts ed. pp. 321-359.- London, Chapman & Hall.

- ROLLET (B.), 1969.- La régénération naturelle en forêt dense humide sempervirente de la plaine de la Guyane vénézuélienne.- Bois For. Trop., 124 : 19-38.
- SCHULZ (J.P.), 1960.- Ecological studies on rain forest in Northern Surinam.- Van Eedenfonds, Amsterdam, 267 p.
- SMITH (J.S.), 1936.- Light and the forest canopy.- Malay. Forst., 5 (1) : 7-12.
- STOUTJESDIJK (Ph.), 1972.- Spectral transmission curves of some types of leaf canopies with a note on seed germination.- Acta Bota. Neerl., 21 : 185-191.
- SYNNOTT (T.J.), 1973.- Problems affecting the establishment of a mahogany, Entandrophragma utile, from seed by natural regeneration in tropical high forest-Uganda.- International Union Forest Research Organisations "Seed problems", Vol. II, paper n° 27.
- TAYLOR (C.J.), 1954.- La régénération de la forêt tropicale dense dans l'ouest africain.- Bois For. Trop. 37 : 19-26.
- VAZQUEZ-YANES (C.), 1974.- Studies on the germination of seeds of Chroma lagopus.- Turrialba, 24 (2) : 176-179.
- VIEIRA da SILVA (J.B.), 1967.- Contribution à l'étude de la résistance à la sécheresse dans le genre Gossypium. I - Transpiration de feuilles détachées et notion d'un indice de contrôle de la transpiration.- Coton Fibr. trop., 22 : 197-204.
- VOOREN (A.P.), 1979.- Analyse structurelle et numérique d'une toposéquence en forêt de Taï, Côte-d'Ivoire.- Maîtrise Univ. Agron. Wageningen, multigr.
- WADSWORTH (R.M.) & LAWTON (J.R.S.), 1968.- The effect of light intensity on the growth of seedlings of some tropical tree species.- Repr. from J1 W. Afr. Sci. Ass., 13 (2) : 211-4.
- WENT (F.W.), JUHREN (G.), JUHREN (M.C.), 1952.- Fire and biotic factors affecting germination.- Ecol., 33 : 351-364.
- WENT (F.W.) & STARK (N.), 1968.- The biological and mechanical role of soil fungi.- Proc. Nat. Acad. Sci. U.S., 60 : 497-504.
- WENT (F.W.) & STARK (N.), 1968.- Mycorrhiza.- Bioscience 18 : 1035-1039.
- WENT (F.W.), 1970.- Plants and the chemical environment, pp. 71-82. in "Chemical ecology", Sondheimer & Simeone ed.- N.Y., Acad. Press, 336 p.
- WHITMORE (T.C.) & WONG (Y.K.), 1959.- Patterns of sunflakes and shade in tropical rain forest.- Malay. Forest., 22 (1) : 50-62.

- WHITTAKER (R.H.), 1970.- The biochemical ecology of higher plants.in"Chemical ecology", Sondheimer & Simeone ed.- N.Y., Acad. Press, 336 p.
- WHITTAKER (R.H.) & FEENY (P.P.), 1971.- Allelochemics : chemical interactions between species.- Science, 171 : 757-770.
- WYCHERLEY (P.R.), 1973.- The phenology of plants in the humid tropics.- Micronesia, 9 (1) : 75-96.
- ZAK (B.), 1964.- Role of mycorrhizae in root disease.- Ann. Rev. Phytopathol., 54 : 377-392.
- (2) GAN (Y.Y.) & al., 1977.- Genetic variation in wild populations of rain forest trees.- Nature, 269 (5626) : 323-325.
- (3) HARCOMBE (P.A.), 1977.- The influence of fertilization on some aspects of succession in a humid tropical forest.- Ecol., 58 : 1375-1383.
- (4) HOWE (H.F.), 1977.- Bird activity and seed dispersal of a tropical wet forest tree.- Ecol., 58 (3) : 539-550.
- (5) KAUR (A.) & al., 1978.- Apomixis may be widespread among trees of the climax rain forest.- Nature, 271 (5644) : 440-442.
- (6) BROCKELMAN (W.Y.), 1979.- Regeneration of trees in a monsoon forest in central Thailand.- 5th Inter. Symp. Trop. Ecol., Kuala Lumpur, non publié.
- (7) THOMAS (H.), 1972.- Control mechanisms in the resting seed .- in "Viability of seeds", F.H. Roberts ed., pp. 360-396.