24 OCT. 1983
O.R.S.T.O.M. Fonds Documentaire
N° : 3555ex1
Cote B

Acta Œcologica
Œcol. Gener., 1982, Vol. 3, n° 4, p. 407-447.

Étude de l'éclairement du sous-bois d'une forêt dense humide sempervirente (Taï, Côte-d'Ivoire)

D. Y. Alexandre

ORSTOM, BP V51, Abidjan (Côte-d'Ivoire).

Adresse actuelle : *ORSTOM, BP 165, 97305 Cayenne Cedex (Guyane Française).*

RÉSUMÉ

Le pourcentage de radiations photosynthétiquement actives atteignant le sous-bois de la forêt de Taï par temps couvert a été trouvé voisin de 0,5 %. En ce qui concerne la photosynthèse, ce pourcentage peut être étendu à tous les types de temps sans grand risque d'erreur.

L'évolution journalière de la surface des taches de soleil permet d'entrevoir d'intéressantes particularités structurales du couvert.

MOTS-CLÉS : *Éclairement - Forêt - Côte-d'Ivoire.*

SUMMARY

In Taï forest, the relative percentage of photosynthetical active radiations reaching the ground cover during uniformly overcast sky periods or daylight factor, has been founded closed to 0.5 %. Regarding photosynthesis, this value can be extended to all types of weather with sufficient confidence.

The diurnal course of the area occupied by sunflecks leaves open an interesting field of investigation upon stand structure.

KEY-WORDS: *Light - Undergrowth - Ivory Coast.*

INTRODUCTION

L'étude de la régénération naturelle des strates supérieures de la forêt dense humide sempervirente intertropicale fait apparaître, comme le cas le plus fréquent, un cycle à deux phases. La première phase est une phase sciaphile où les graines des espèces de la voûte, après avoir été dispersées, germent directement sur le sol et donnent naissance à des petits plants qui ne trouveront pas les conditions nécessaires à leur croissance avant la deuxième phase. Celle-ci débute par l'apparition d'une ouverture dans le couvert : la clairière de chablis. Les plants qui s'étaient installés et avaient pu survivre jusqu'à ce moment, peuvent alors amorcer leur croissance et gagner la voûte. *Turraeanthus africana* (ALEXANDRE, 1977) illustre bien cette situation typique.

Si pendant la phase de croissance en clairière, il apparaît une vive compétition dont les survivants sont peu nombreux, c'est néanmoins la phase d'installation qui, en sélectionnant les plants présents au départ de la phase suivante, conditionne la composition du couvert et son évolution, en l'absence de toute intervention humaine.

Acta Œcologica/Œcologia Generalis, 0243-766X/1982/407/$ 5.00/© Gauthier-Villars

B3555 ex1 B3555 ex1

La composition de cette strate de petits plants qui attendent en vie ralentie dans le sous-bois n'est pas stable, mais évolue lentement selon les apports de graines et la mortalité précoce ou tardive.

La strate de petits plants des forêts denses équatoriales possède une caractéristique importante : elle est plus riche en espèces que l'ensemble des strates supérieures, comme l'a montré en particulier ROLLET (1969); mais à part cette constante, elle paraît largement aléatoire, ce qui s'explique par le nombre élevé des facteurs écologiques qui interviennent sur son évolution.

De tous les facteurs, la lumière est sans doute le facteur essentiel. En effet, elle intervient aussi bien indirectement, par son rôle sur le tropisme des animaux, que directement, par sa qualité en tant que stimulus morphogénétique, et par sa quantité en tant que source d'énergie pour les réactions photosynthétiques; c'est ce dernier aspect qui est le plus souvent pris en considération.

L'importance du facteur énergétique est cependant très loin d'être unanimement reconnue. COSTER (1935), par exemple, en forêt tropicale, de même qu'une école importante de forestiers en forêt tempérée, attribue, ainsi que le rappelle ROUSSEL (1980), plus d'importance à la compétition au niveau des racines qu'au manque de lumière pour la biologie du sous-bois. Et comme on ignore à peu près tout de la physiologie des jeunes stades des arbres dits « sciaphiles » ou même « scotophiles », RICHARDS (1952, p. 189) écrit : « Thus we cannot say whether the carbon assimilation of tropical shade plants is light limited, either always, or for long enough for light to be the chief factor limiting their growth and distribution. Further investigations on this subject are much needed... »

On peut dire que depuis ces lignes, la connaissance n'a pas progressé et si, au niveau des grands traits de la végétation, les grands facteurs mésologiques gardent leur rôle déterminant comme le montre LEMÉE (1959), l'étude du microclimat lumineux du sous-bois de la forêt tropicale, comme celle de la physiologie des espèces arborées, reste plus que jamais d'actualité.

I. — RAPPELS BIBLIOGRAPHIQUES

L'étude des conditions d'éclairement du sous-bois d'une forêt dense équatoriale pose des problèmes spécifiques qui tiennent tant à la situation géographique des forêts qu'à la structure du couvert forestier lui-même.

Autour de l'équateur, le soleil passe tantôt au sud, tantôt au nord, et il ne s'écarte jamais beaucoup de la verticale à midi; de même, la longueur du jour est à peu près constante (12 heures), ainsi que l'intensité du rayonnement maximum journalier. La part du rayonnement diffus dans le rayonnement global est généralement élevée.

Les caractères dominants de la structure du couvert des forêts denses équatoriales sont : sempervirence, densité, hauteur et complexité (diversité). Aucun de ces caractères n'est propre à la forêt équatoriale, mais c'est la seule formation où ils soient tous à la fois réunis à un niveau élevé.

a) RÉSULTATS BIBLIOGRAPHIQUES

Nous essaierons de citer brièvement les travaux les plus significatifs sur l'éclairement du sous-bois, sans les trahir et aussi complètement que possible. Nous respecterons l'ordre chronologique et nous nous abstiendrons, sauf cas particulier,

de commenter les mesures, car nous ne pourrions le faire que dans une optique provisoire, résultant elle-même d'une interprétation personnelle des mécanismes de pénétration de la lumière, inspirée par ces travaux mêmes que nous serions éventuellement amenés à critiquer. De plus, l'exposé chronologique, tout en montrant parfaitement l'évolution parallèle des techniques et des interprétations, met bien en évidence la confusion encore actuelle de l'état des connaissances sur le microclimat lumineux du sous-bois des forêts denses équatoriales.

Le premier auteur que nous citerons est McLEAN qui, en 1919, dans sa très intéressante étude de la forêt près de Rio de Janeiro, utilise pour mesurer la lumière la technique du papier ozalide avec un filtre pour « éliminer le bleu ». Le souci de correction spectrale est louable (on sait en effet que le papier ozalide est surtout sensible dans l'UV). L'efficacité du filtre nous paraît cependant bien discutable. Néanmoins, il obtient ainsi, pour l'éclairement relatif au niveau du sol, en évitant, précise-t-il, de placer le capteur au voisinage d'une feuille, une valeur de 0,7 % et une valeur de 12 % dans les taches de lumière. En étudiant le spectre de la lumière réfléchie par les feuilles, l'auteur constate une plus grande réflexion dans le rouge et en conclut que la lumière, dans le sous-bois, est sur le plan de la photosynthèse plus active que la lumière en dehors de la forêt.

ALLÉE, en 1926, à Panama, étudie le gradient vertical des facteurs microclimatiques en s'appuyant sur un grand arbre. Les mesures de lumière sont faites avec un illuminomètre (appareil où l'on compare la luminosité d'un objet avec celle d'un filament incandescent dont on règle la brillance par un rhéostat). Elles donnent un éclairement maximum, en dehors des taches et au niveau du sol, qui n'atteint pas 1 000 lux. Sous un massif de palmiers, l'auteur trouve même un éclairement de 4,4 lux. En moyenne, l'éclairement au sol serait compris, selon l'auteur, entre 0,1 et 1,4 % de l'éclairement incident.

CARTER (1934) est le premier à utiliser un luxmètre muni de filtres colorés (trois) pour ses mesures qu'il effectue de 11 à 15 heures par temps ensoleillé, dans une forêt de Guyane britannique. Il trouve un éclairement relatif de 0,18 à 8 % hors des taches de soleil et de 10 à 72 % dans les taches. La superficie relative des taches de soleil est de l'ordre de 1 %. Au total, il arriverait au sol de 0,4 à 2 % de la lumière. L'auteur trouve, en outre, une diminution de 20 % du rouge et suggère que la diminution des radiations photosynthétiquement actives (PAR) est encore plus grande. Le pourcentage de transmission augmenterait par temps couvert.

MOREAU (1935), au Tanganyika, mesure, à l'illuminomètre, un éclairement moyen de l'ordre de 20 ft × cd (1 ft.cd = 10 lux), en dehors des taches de soleil, par temps clair, aux environs de midi, soit environ 0,2 % si l'on se base sur une valeur de 10 000 ft × cd dans de telles conditions.

C'est avec un luxmètre et des filtres bleu (BG 2), vert (Corning Sextant green) et rouge (RG 2), que EVANS (1939) effectue les mesures par temps nuageux, en saison sèche, au Nigeria. Pendant les passages nuageux, il obtient un éclairement relatif moyen de 1/3 à 1/2 % dans le visible. Les taches de soleil, cantonnées aux 4 à 5 heures de la mi-journée, sont petites et de courte durée, les valeurs dépassant 5 fois la moyenne soit 2 % d'éclairement, ne représentant que moins de 2 % des mesures.

ROSS (1954), en mesurant la lumière d'une forêt secondaire du Sud Nigeria par temps entièrement couvert, obtient un éclairement relatif — ou « daylight factor » — de 0,3 à 0,5 % pour l'ensemble du spectre avec une augmentation de 2 à 3 fois dans l'extrémité rouge.

Au Congo, dans une forêt à *Brachystegia*, GERMAIN & EVRARD (1956), par temps très ensoleillé, arrivent à une moyenne de 0,6 %. Les mesures sont interrompues en milieu de journée. La transmission augmente en s'éloignant de midi (quand le diffus augmente en valeur relative).

EVANS (1956), toujours au Nigeria, étudie la surface qu'occupent les taches de soleil à 70 cm du sol en milieu de journée. Il utilise pour ses mesures une cellule au sélénium tournée vers le bas, captant les rayons réfléchis par une surface peinte en blanc. La technique est celle déjà utilisée en Malaisie par WALTON (1936) et par SMITH (1936) qui avait ainsi montré que l'enlèvement des sous-étages de la forêt n'apporte qu'une faible augmentation de l'éclairement.

EVANS montre qu'il existe une relation empirique, de type exponentielle décroissante, entre l'intensité lumineuse atteinte et la surface relative cumulée des taches à un instant donné ou avec leur durée journalière. La surface relative totale des taches est de 20 à 25 % autour de midi et elles contribuent, dans ces conditions, pour 80 % au total de l'énergie qui parvient au sous-bois par beau temps. Supposant que le direct constitue 90 % du global dans les conditions étudiées, EVANS conclut, considérant que les taches proviennent des rayons directs (diffractées ou non) et l'ambiance du rayonnement diffus (ce qui n'est qu'une approximation), que les forêts tropicales, comme les forêts tempérées, laissent pénétrer relativement plus de diffus que de direct. Si l'on suppose, ce qui est plus réaliste, que le direct ne constitue en fait que 60 % du global (PERRIN DE BRICHAMBEAU, 1973; MONTENY *et al.*, 1974), on conclura évidemment à l'inverse que la forêt laisse mieux pénétrer le direct que le diffus, la proportion de direct passant de 60 % au-dessus du couvert à 80 % en dessous.

ASHTON (1958), au Brésil, opère en saison sèche, avec un luxmètre au sélénium dont la sensibilité, précise l'auteur, est très faible au-delà de 700 nm. Les mesures sont faites à différentes hauteurs le long d'un arbre de 26 m de haut. En raison des limitations de la méthode, l'auteur se refuse à donner des valeurs absolues, mais montre que la marche de la lumière telle qu'il la mesure, ne diffère pas des résultats de EVANS (1939).

SCHULZ (1960), en Guyane, par temps ensoleillé et autour de midi, trouve avec un capteur sphérique un « daylight factor » de 2,1 % par moyenne des mesures dont le mode correspond à 1,5 %. Compte tenu de ce que le luxmètre est peu sensible dans le rouge et que la lumière transmise serait, elle, au contraire, enrichie en cette couleur, SCHULZ arrive à une valeur « corrigée » de 3,4 %. Cet auteur ne fait pas une étude précise des taches de soleil, mais note une vigueur augmentée de la régénération aux endroits où elles s'observent le plus fréquemment.

Au Zaïre, GÉRARD (1960), sous une forêt à *Gilbertiodendron* qu'il qualifie de très dense, fait, au cours de la saison sèche, des mesures d'éclairement relatif. A l'aide d'un luxmètre Lange au sélénium, il effectue à 1 m du sol 50 mesures toutes les demi-heures, en se plaçant en dehors des taches de soleil. La moyenne des mesures ainsi obtenues au cours de 2 jours consécutifs est de 0,35 %. Les mesures effectuées à 5 et 10 m montrent, curieusement, une luminosité localement plus élevée à 5 m. GÉRARD mesure également le rayonnement à 1 m du sol à l'aide d'un Bellani et obtient une moyenne annuelle de plus de 6 %. Dans le même pays, PIETERS (1963), sous une forêt semi-décidue à *Afrormosia elata* mesure, avec le même luxmètre que GÉRARD, un éclairement relatif de 2 % par temps couvert et de 2,9 % par ciel clair. La valeur obtenue avec le Bellani est de 7,3 %.

En Uganda, DIRMHIRN (1961) trouve une transmission au sol de 8 % sans sous-bois et de 0,3 à 0,5 % avec sous-bois.

Selon CACHAN (1963) et CACHAN & DUVAL (1963) travaillant en Basse Côte-d'Ivoire, l'éclairement relatif au sol, en dehors des taches, serait de 0,25 % et moins, et de 5 % dans les taches qui, dans cette forêt, n'atteignent pas des valeurs très élevées. Le gradient vertical des paramètres microclimatiques étudiés par ces auteurs montre que l'atténuation du rayonnement énergétique (visible + infrarouge proche) est plus lente que celle du visible seul, mais la sensibilité insuffisante des pyranomètres ne permet pas de donner de valeur pour la transmission de l'énergétique jusqu'au sol.

Toujours en Côte-d'Ivoire, CATINOT (1965) obtient avec une photopile au silicium dont le débit est intégré par un compteur électrique déshunté, une moyenne de 3,5 % de rayonnement transmis sur 40 jours de saison des pluies. Les piles au silicium sont sensibles de 0,3 à 1,1-1,2 μ, c'est-à-dire à la fois au visible et à la partie de l'infrarouge la plus transmise par les feuilles.

WHITMORE (1966) et GRUBB & WHITMORE (1967) étudient la lumière arrivant au sol de forêts équatoriennes en utilisant la technique de EVANS avec un luxmètre Weston très peu sensible au-delà de 700 nm. Les mesures sont faites à 70 cm dans des « zones représentatives ». Par temps couvert (nuageux), les auteurs trouvent, dans la forêt de plaine, un rapport de transmission de 2 à 3 %. Par temps ensoleillé, dans les zones sans taches de soleil, le rapport est de 1 à 2 %. La forêt montagnarde étudiée parallèlement montre des pourcentages analogues le matin et le soir, mais plus élevés autour de midi où ils atteignent 5 %. Les photographies hémisphériques effectuées par les auteurs donnent un pourcentage de « trous » le long du trajet solaire, qui est de l'ordre de 25 % pour la période 8 heures-16 heures; avant et après, le couvert est pratiquement opaque.

En ce qui concerne l'utilité des taches de soleil pour la photosynthèse, GRUBB & WHITMORE écrivent : « ... short lived, very high intensities of a few sun flecks, which make a substantial contribution to sunfleck totals (EVANS, 1956) may be above the most efficient intensity range for photosynthesis at least for some species. In some cases there may be a rapid increase in transpiration, as recorded by STOCKER (1935) and ELLENBERG (1963) and, if the stomata close as a result, carbon assimilation may cease for the duration of the sunfleck... ».

BRINKMANN (1971) étudie la lumière en forêt amazonienne à l'aide d'un luxmètre et de 6 cellules au sélénium munies de filtres. Les mesures sont faites à 1,20 m du sol. L'auteur donne la fréquence des mesures selon leur intensité et la période de la journée : de 6 à 10 heures, 94 % des mesures sont inférieures à 200 lux; de 10 à 14 heures, 96 % des mesures sont comprises entre 100 et 500 lux et de 14 à 18 heures, 96 % des mesures sont inférieures à 400 lux. Au total, une moyenne de 193 lux sur la période s'étendant de 6 à 18 heures. L'éclairement maximum dans les taches est de 5 800 lux, valeur faible, mais comparable à celle de CACHAN *(op. cit.)*. Quant à l'étude spectrale, elle montre un pic important dans le rouge sombre (5 930 à 7 500 Å) et un pic dans le bleu, suivi d'un pic dans le vert par beau temps. Par temps couvert, seul le pic dans le rouge sombre subsiste. Dans le même article, l'auteur indique, sans donner les précisions souhaitables, avoir trouvé un éclairement relatif de 0,7 à 1,9 % dans une forêt secondaire dense près de Manaus.

En Amazonie également, WILLIAMS *et al.* (1972) trouvent, en utilisant le papier ozalide, un éclairement relatif de 1,1 %. L'étude spectrale effectuée sur spectromètre ISCO montre une importante augmentation de la proportion d'IR proche et lointain. NONATO DA CONCEICAO (1977), à la suite de ce travail, fait des mesures analogues : au luxmètre, à 1,30 m, il trouve un EDR de 1,37 % et un éclairement relatif par beau temps de 1,08 %.

Dans une forêt semi-décidue du Costa Rica, l'éclairement relatif mesuré avec une pile au sélénium par temps très clair, par ALLEN *et al.* (1972), est de 8 %, ce qui paraît bien élevé. Il est vrai que, d'après ces auteurs, l'indice foliaire de la forêt est de 3, ce qui est faible. Le rayonnement relatif mesuré au radiomètre est, lui, de 10 %.

BJORKMAN & LUDLOW (1972) étudient l'énergie disponible pour les plantes du sous-bois d'une forêt dense ombrophile du Queensland (28,2° S). Les mesures sont effectuées au-dessus du peuplement d'*Alocasia macrorrhiza*. Le rayonnement énergétique (300-2 400 nm) est mesuré à l'aide de piles de Moll et l'énergie disponible dans le visible (400-700 nm) à l'aide d'un quantomètre Licor. Les débits des capteurs sont intégrés par des moteurs. Par beau temps, l'énergie relative est de 2,5 % et le rapport dans le PAR de 0,42 % dont les 2/3 sont apportés par les taches de soleil. Ces dernières ne durent généralement pas plus de 2 minutes et sont très fluctuantes. Elles peuvent atteindre jusqu'au 1/5 de l'intensité au-dessus du couvert, mais on note que la figure ne montre pas de pic qui dépasse 6 % de l'énergie à découvert. Pour l'ensemble d'une journée au temps couvert et instable (approche d'un orage), il pénètre une énergie relative de 3,2 % et 1,1 % du PAR. La pénétration du rayonnement serait donc meilleure par temps couvert que par temps clair; mais plus loin les auteurs estiment la pénétration annuelle moyenne à 0,44 %, ce qui voudrait dire que le ciel reste clair la quasi-totalité du temps ou, ce qui est plus vraisemblable, que la journée de mesure choisie par les auteurs comme représentative d'une journée au ciel couvert offre en fait des conditions exceptionnelles.

LONGMAN & JENIK (1974), quant à eux, donnent pour l'éclairement relatif dans une forêt ghanéenne des valeurs de 0,1 % à midi, 0,05 % à 15 heures et 0,02 % à 16 heures. La technique de mesure n'est pas précisée. Ces chiffres sont très faibles comparés à ceux de la plupart des autres auteurs; signalons toutefois que WALTER (1973) donne pour une forêt du Tanganyika une valeur de 0,1 % et qu'il cite un résultat identique trouvé à Sumatra par BUNNING (1947).

YODA (1974), en Malaisie, étudie spécialement la partie du spectre active pour la photosynthèse (PAR). De ses mesures effectuées sur plusieurs jours avec des types de temps variés, il ressort que le sol reçoit, en moyenne, 1,05 cal/cm^2/jour de PAR, soit 0,41 % du flux incident. La distribution de fréquence de l'illuminance relative (cellule au sélénium) est donnée pour diverses hauteurs. Au sol, 50 % des mesures sont inférieures à 0,2 %, 80 % à 0,4 % et 99 % à 1 %. La distribution de la luminance aux différentes hauteurs obéit à des lois log-normales. Il est à noter que les mesures d'illuminance (moyenne 0,21 %) sont inférieures aux mesures de PAR.

SYNNOTT (1975), enfin, trouve sous une forêt à *Entandrophragma* d'Ouganda, une énergie relative égale en moyenne à 2,98 %. L'énergie reçue au cours de toute une journée en sous-bois équivaut, selon lui, à celle de 15 minutes de plein ensoleillement autour de midi. L'étude spectrale faite par l'auteur au moyen de filtres et de cellules au silicium, montre l'absorption préférentielle du rouge et la transmission importante du rouge sombre. Par beau temps, l'importance relative du bleu augmente à l'ombre et diminue dans les taches de soleil, ce qui démontre la quasi-opacité des feuilles dans le visible (cf. *infra*).

b) DISCUSSION

Quand on considère l'ensemble de ces travaux, on constate la disparité des techniques et instruments utilisés et, par voie de conséquence, celle des résultats obtenus.

Sur le plan de la qualité spectrale de la lumière, on note cependant un certain accord. Presque tous les auteurs, depuis McLEAN, ont détecté une augmentation de transmission vers l'extrémité rouge du spectre, mais cette augmentation, qui se situe en fait dans l'infrarouge proche, n'est pas suffisamment chiffrée. BRINKMANN & SYNNOTT montrent que, par beau temps, l'ombre est relativement enrichie en bleu. BRINKMANN détecte, en outre, une faible augmentation relative du vert. L'absence ou la faiblesse du pic de transmission dans le vert rapproche les forêts de feuillus tropicales des forêts tempérées de conifères (FEDERER & TANNER, 1966; DUCREY, 1973).

L'ensemble de ces caractères peut s'expliquer simplement. L'enrichissement important du spectre en bleu par beau temps et en dehors des taches, alors que l'enrichissement en vert reste faible, moins prononcé que sous une forêt de feuillus tempérée, montre la faible part prise par les rayons transmis à travers les feuilles. Presque toute la lumière provient des trous du feuillage qui ne sont pas en direction du soleil et c'est la lumière diffuse du ciel, riche en bleu, qui fournit la contribution majeure à l'éclairement du sous-bois. Par contre, dans le domaine du proche infrarouge, qui correspond en fait au rouge sombre des auteurs anciens, l'enrichissement de la lumière du sous-bois est important car dans ce domaine spectral, la transparence et la réflectivité des feuilles est élevée. Sur le plan spectral, la forêt tropicale se comporte de façon analogue à une forêt de feuillus tempérée dans le proche infrarouge et comme une forêt de conifères dans le visible.

En ce qui concerne les mesures quantitatives de transmission, on peut distinguer deux groupes principaux de valeurs : d'une part, les valeurs élevées, supérieures à 2 %, d'autre part, les valeurs plus faibles, inférieures à 1 %.

Les valeurs les plus élevées correspondent, la plupart, explicitement ou non, à une large bande spectrale incluant l'infrarouge proche : SYNNOTT 2,98 %, CATINOT 3,5 %, GÉRARD 6 % avec le Bellani qui capte sur une sphère entière (ascendant + descendant).

Les valeurs inférieures à 1 % correspondent quant à elles à la partie visible du spectre. Nous ne connaissons que celles de BJORKMAN & LUDLOW et celles de YODA pour être obtenues à l'aide d'un appareil réellement approprié. Pour ce qui est des autres obtenues la plupart avec des cellules au sélénium, l'EDR n'a été explicitement mesuré que par EVANS et par ROSS, tous deux au Nigeria et avec le même résultat : 0,3 à 0,5 %. Les autres mesures utilisables concernent l'éclairement relatif par beau temps en dehors des taches de soleil : CACHAN 0,25 %, GÉRARD 0,35 %, CARTER 0,18 à 8 %, MOREAU 0,2 %. Pour être comparables aux précédents, ces résultats doivent être rapportés au seul diffus, c'est-à-dire multipliés par un facteur qui peut être de 2 à 3. Ainsi que le note LEIGH (1975), l'éclairement diffus relatif des forêts équatoriales doit se situer entre 0,3 et 0,7 %. Ces valeurs sont faibles et indiquent que les conditions d'éclairement du sous-bois sont selon toute vraisemblance limitantes. Il est donc d'autant plus indispensable d'en avoir une connaissance précise.

II. — MESURE DE L'ÉCLAIREMENT DIFFUS RELATIF

Rappelons que nous cherchons à connaître les conditions lumineuses que rencontrent les plantes du sous-bois, afin d'en mieux comprendre la biologie. Pour cela, nous nous intéresserons bien sûr essentiellement à la partie visible du spectre solaire ou PAR, la seule qui permette la photosynthèse. Nous cherchons également, autant que possible, à utiliser les techniques les plus simples. C'est pourquoi nous abor-

derons d'abord le cas des temps couverts qui conduisent à un éclairement du sous-bois relativement uniforme et étudierons ensuite dans quelle mesure les résultats ainsi obtenus sont généralisables.

1) Définition et rappels théoriques

Le rayonnement au-dessus du couvert ou rayonnement global (Rg) a deux composantes : d'une part, le « diffus » (Rd) en provenance de l'ensemble du ciel, d'autre part, le « direct » (Rs) en provenance du soleil, quasi ponctuel, quand celui-ci n'est pas caché. Pour parvenir au sous-bois, les rayons lumineux peuvent soit passer par les trous du feuillage, soit provenir de la réflexion ou de la transmission par le feuillage. Dans le domaine du visible de 0,4 à 0,7 μ, qui est celui qui intéresse la photosynthèse, les feuilles réfléchissent et transmettent peu de lumière et on peut, en première approximation, ne considérer que les trous (cf. Gates, 1965). Les rayons diffus pénètrent par la totalité des trous du feuillage, et comme la luminance des différentes parties du ciel varie très peu, quand on ne considère que le diffus, que ce soit au cours de la journée ou au cours de l'année, le rapport de l'éclairement en sous-bois à l'éclairement diffus au-dessus du couvert est à peu près constant : c'est l'éclairement diffus relatif (EDR) ou « daylight factor » couramment utilisé en écologie forestière depuis la publication de Atkins *et al.* (1937).

La validité de cet indice a été maintes fois discutée, particulièrement par Evans (1956), ainsi que par Anderson (1966 *b*). Cette dernière remarque qu'au cours de l'année, la distribution moyenne de la luminance du ciel, diffus ou direct + diffus, se rapproche de celle d'un ciel couvert à midi. La mesure de l'éclairement relatif devrait donc être faite dans ces conditions et l'auteur parle alors de « diffuse site factor » (indice stationnel d'éclairement diffus) pour bien insister sur la mesure par temps couvert : c'est en effet dans ces conditions seulement que l'éclairement relatif présente une certaine constance, aspect négligé par de très nombreux auteurs.

En effet, la pénétration du direct, contrairement à celle du diffus, dépend de l'angle d'incidence des rayons. Grossièrement, la proportion de trous diminue du zénith vers l'horizon quel que soit le couvert considéré; la pénétration des rayons directs croît donc de l'aube à midi pour décroître ensuite. Ceci implique une inégalité entre la pénétration du direct et du diffus ainsi que l'a montré Evans (1956) dans sa discussion de l'EDR.

Aux latitudes tempérées, le soleil est toujours incliné sur l'horizon, les rayons directs ne bénéficient donc jamais, contrairement aux rayons diffus, de la transparence élevée du couvert pour les rayons verticaux, ce qui fait que la pénétration du direct est inférieure à celle du diffus comme l'ont illustré par exemple Trapp (1938), Anderson (1964 *b*) ou Gay *et al.* (1971). Mais comme le rappelle Anderson (1970), la pénétration relative du direct augmente avec l'élévation du soleil et de même que, à l'échelle de la journée, la pénétration du direct augmente en se rapprochant de midi, à l'échelle géographique, elle augmente en se rapprochant de l'équateur.

Dans la zone intertropicale, la course du soleil est telle qu'on est conduit à penser, selon le même raisonnement que pour les forêts tempérées, que contrairement à ce que l'on observe pour ces dernières, la pénétration du direct doit y être en moyenne supérieure à celle du diffus. Les chiffres que l'on possède sur la contribution des taches de soleil à l'éclairement du sous-bois (80 % au Nigeria par beau temps (Evans, 1956), 70 % en Équateur entre 10 et 14 heures par beau temps assez nuageux (Grubb & Whitmore, 1967), 65 % à Singapour par beau temps avec d'importants

passages nuageux autour de midi (WHITMORE & WONG, 1959)) confirment ce point de vue, puisque la part des taches de soleil dans l'éclairement du sous-bois est, dans chacun de ces exemples, supérieure à la part, au-dessus du couvert, du direct dans le global (cf. *supra*).

2) MÉTHODE

a) *Choix du capteur*

L'EDR est un paramètre d'une grande simplicité théorique et, jusqu'à un certain point pratique, bien que, dans le cas d'une forêt, la mesure de référence de l'éclairement au-dessus du couvert présente souvent des difficultés majeures. Sa signification écologique peut, par contre, être contestée, étant donné que la courbe de réponse photosynthétique d'une plante à l'intensité de l'éclairement n'est pas linéaire, mais cette critique n'est pas forcément toujours justifiée. En effet, la relative homogénéité et le faible niveau de l'éclairement en sous-bois par temps couvert permettent, en première approximation, de considérer directement l'éclairement moyen sans tenir compte de la courbe de réponse photosynthétique individuelle des plantes au niveau d'éclairement; on suppose que l'on se trouve toujours dans la partie initiale, droite, de la courbe de réponse de la plante.

En raison des modifications spectrales de la lumière transmise, la plupart des appareils de mesure de l'énergie du rayonnement solaire ne peuvent convenir aux études orientées sur l'aspect photosynthétique de la lumière quand les mesures sont effectuées sous une partie du couvert (SZEICZ, 1966). Seuls les appareils dont la sensibilité est limitée au visible sont utilisables. Normalement, un appareil de mesure est construit pour avoir une réponse directement proportionnelle au signal. Ce n'est pas toujours le cas pour les mesures de lumière. Il est ainsi possible de rendre la réponse du capteur lumineux proportionnelle non pas à l'irradiance, mais par exemple directement à la photosynthèse en faisant comme HARI *et al.* (1976) varier l'impédance du circuit de mesure autour d'une valeur relativement élevée. La réponse d'une photopile au sélénium n'est, en effet, linéaire (à température constante) que pour les faibles irradiances et une impédance du circuit de mesure relativement faible, comme le rappelle KUBIN (1971). Si la résistance du circuit est élevée, la réponse est approximativement logarithmique. On peut aussi chercher à tenir compte de la relative inefficience du vert, longueur d'onde moins absorbée que le rouge ou le bleu. Citons comme réalisation de ce type le phytomètre de BIGGS *et al.* (1971).

On préfère, cependant, en général, un capteur dont la réponse est choisie selon un critère physique objectif plutôt que biologique et plus ou moins subjectif. Le capteur le plus souvent adopté est le quantomètre dont la réponse est proportionnelle au nombre de photons incidents dans une bande spectrale définie plutôt qu'à l'énergie qu'ils transportent. Divers modèles sont disponibles sur le marché. C'est un appareil de ce type que nous avons utilisé (Lambda).

b) *Mesure de l'éclairement au-dessus du couvert*

Cette mesure pose de nombreux problèmes étant donné l'impossibilité de placer un capteur au-dessus du couvert. Nous ne disposions d'autre part que d'un seul quantomètre, mais avions, par contre, 2 luxmètres (Guerpillon 620).

Nous avons mesuré les éclairements à l'aide du quantomètre et d'un luxmètre aux différents points de l'échantillonnage, tandis qu'une mesure simultanée était pratiquée en un point fixe du sous-bois de la station étudiée, avec le deuxième luxmètre. Nous n'avons pas choisi ce premier point de référence dans une clairière car en cas de ciels nuageux — et le ciel n'a jamais été parfaitement couvert de toute la durée des mesures (février-mars 1978, décembre 1978) — on mesurerait les variations de luminance, parfois importantes, de la petite partie de ciel se trouvant au-dessus de la clairière et non pas les variations de l'ensemble de la voûte du ciel. Par contre, avec un point en sous-bois, c'est la moyenne des variations de luminance de très petites zones éparses du ciel que l'on enregistre.

Il reste ensuite à mesurer l'EDR du point de référence intermédiaire par rapport au plein découvert. La clairière artificielle du parc météo de la station de Taï, de par sa surface étendue et sa situation en sommet de relief, permettait d'obtenir une valeur satisfaisante de l'éclairement en plein découvert. On a bien sûr conservé le même luxmètre pour la mesure au point de référence, en sous-bois.

ANDERSON a montré, ainsi que nous l'avons vu plus haut, que théoriquement et idéalement, l'EDR devrait être mesuré par temps uniformément couvert aux alentours de midi. En raison de l'éloignement du parc par rapport aux stations étudiées, il fallait, pour obtenir une mesure valable, un ciel parfaitement uniforme. Or il se trouve que pendant toute la période des mesures le ciel a toujours été plus ou moins nuageux, c'est-à-dire changeant, et qu'il n'a pas été possible de faire la mesure de référence à midi. Cette mesure n'aurait même pas été possible du tout si une particularité météorologique de la région ne nous avait permis de faire des mesures dans des conditions satisfaisantes sinon optimales. On observe en effet fréquemment, à Taï, un ciel parfaitement dégagé le soir pendant les quelque 20 minutes qui suivent la disparition du soleil et précèdent l'obscurité. Dans ces conditions où l'éclairement varie rapidement et régulièrement, il nous a été possible d'obtenir des séries de 5 à 10 couples de mesures ayant un rapport pratiquement constant. On peut craindre que l'enrichissement en rouge que l'on constate le soir (cf. *e. g.* ROBERTSON, 1966) ne modifie la mesure; cet inconvénient doit cependant être minime puisque c'est un rapport que l'on mesure avec deux capteurs dont la réponse spectrale est en principe identique; la constance de la valeur des rapports obtenus milite en faveur de leur validité.

c) *Choix des stations et échantillonnage*

Nous avons choisi trois stations pour être à la fois représentatives et faciles d'accès. Signalons que, pour rencontrer un sol suffisamment meuble pour qu'il soit possible d'y enfoncer des piquets, nous avons dû éliminer les hauts de pentes aux sols gravillonnaires trop durs. Les bas-fonds étant exclus à cause de leur végétation bien particulière, ce sont trois stations en milieu de toposéquence qui ont été choisies : les stations 1 et 2 sur une pente assez prononcée, la station 3 sur un replat. La station 1 compte beaucoup d'arbres de petit diamètre, la station 2 est basse et son sous-bois dense paraît sombre à l'observation visuelle; la station 3 compte quelques très grands arbres, son sous-bois est, selon les endroits, clair ou très clair, voire presque absent.

Ces stations sont piquetées selon un dispositif qui vise surtout l'étude des taches de soleil. Les piquets en bois dur, insensible aux termites (iroko), de 4 × 4 cm de section, sont enfoncés de façon à dépasser de 25 cm du sol, hauteur de la strate herbacée. Les piquets sont disposés régulièrement le long de la pente pour les stations 1 et 2 et selon une orientation nord-sud pour la station 3. Les piquets sont espacés de 1,50 m à l'intérieur de la ligne et de 0,70 m entre les lignes. Les lignes sont au nombre de 6 ou 7 selon la station et au total, nous avons disposé 1 079 piquets. 906 points ont été utilisés dans cette expérience. Si un tronc d'arbre se trouve à l'emplacement théorique d'un piquet, le point compte zéro dans toutes les mesures. Soulignons le côté simple et peu onéreux de la méthode d'échantillonnage.

3) RÉSULTATS

a) *Distribution statistique des valeurs de l'EDR*

Nous donnons les valeurs moyennes de l'EDR obtenues avec le quantomètre et le luxmètre sur le tableau I.

Alors qu'à découvert, le rapport entre deux mesures simultanées au quantomètre et au luxmètre est pratiquement constant (2,8 10^{-8} E m^{-2} s^{-1} lux^{-1}), en sous-bois on obtient avec ces deux appareils des mesures dont le rapport est plus variable. Deux sources au moins sont à l'origine des écarts observés sur ce rapport : les variations locales du spectre de la lumière et celles de sa distribution angulaire (par variations locales, il faut entendre à la fois celles qui existent entre 2 piquets et celles entre les 2 capteurs qui sont juxtaposés mais bien sûr pas confondus). En moyenne, le rapport s'établit à 2,12 10^{-8} E m^{-2} s^{-1} lux^{-1}, ce qui traduit une baisse apparente de l'efficacité de la lumière en sous-bois. L'éclairement quantique diffus relatif s'obtient ici en multipliant par 0,75 (2,12/2,8) l'EDR mesuré au luxmètre. En disposant de 2 quantomètres (station 3 décembre 1978), on améliore nettement la précision des

résultats qui passe de 6 % à 2 % (résultats qui ne tiennent pas compte de l'erreur potentiellement bien plus grande sur la mesure de l'éclairement relatif au point de référence).

TABLEAU I

Éclairement diffus relatif du sous-bois de 3 stations de la forêt de Taï.

Station	EDR luxmètre %	EDR quantomètre %
I (février 1978)	0,66 ± 0,04 (*)	0,50 ± 0,03
II (février 1978)	0,79 ± 0,06	0,60 ± 0,05
III (février 1978)	0,60 ± 0,03	0,45 ± 0,03
III (décembre 1978)		0,51 ± 0,01

(*) L'intervalle de confiance ($\pm 2Sd/\sqrt{n}$) ne tient pas compte de l'erreur sur la mesure de référence.

La valeur moyenne de l'EDR (0,45 %) obtenue pour la station 3, qui est celle que l'on peut considérer comme la plus évoluée, est très proche de celle qu'observe YODA (1974) en Malaisie : 0,41 %.

Nous avons représenté sur la figure 1 la courbe de fréquence cumulée des valeurs ponctuelles du log de l'EDR observées pour la station 3. Cette courbe montre une

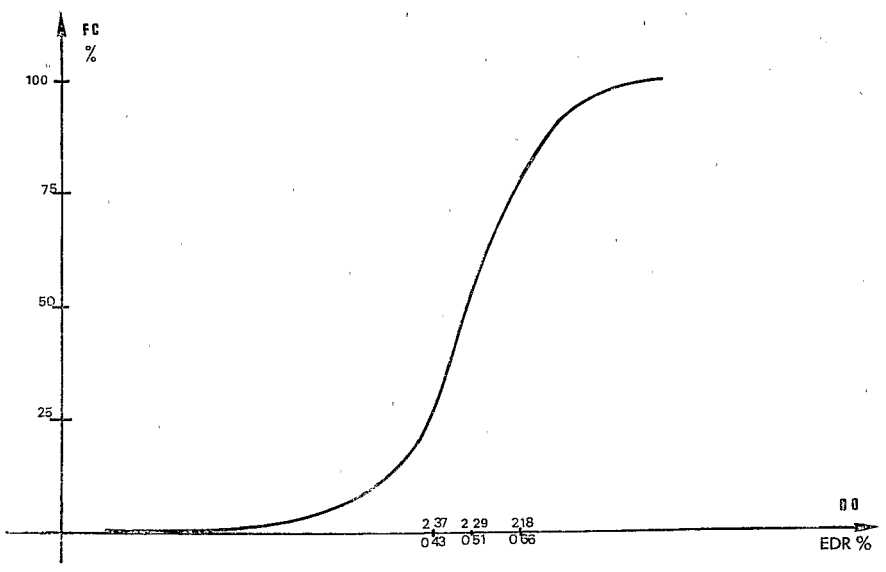

FIG. 1. — Courbe de fréquence cumulée (%) du log de l'EDR ou DO (densité optique) pour la station 3. La moyenne et les interquartiles sont indiqués.

forme en *S* caractéristique d'une distribution log-normale. Une telle distribution est également observée par YODA.

On peut, à partir de la figure 1, déterminer la surface relative bénéficiant d'un EDR donné. Ainsi :

5 %	de la surface	reçoivent	0,93 %	d'éclairement	ou plus
10 %	»	»	0,81 %	»	»
25 %	»	»	0,66 %	»	»
50 %	»	»	0,51 %	»	»
75 %	»	»	0,43 %	»	»

b) *Répartition spatiale de l'EDR du sous-bois*

La figure 2 représente la distribution de l'éclairement relatif au niveau du piquetage de la station 3. Les valeurs observées de l'EDR ont été réparties, selon leur probabilité de rencontre, en trois groupes :

— premier quartile, ou valeurs les plus basses représentant 25 % de l'effectif total, figuré par un point large;
— interquartile figuré par un petit point;
— quartile supérieur figuré par une étoile.

On constate sur cette figure une grande hétérogénéité de l'EDR aux points de mesure; les points les plus sombres voisinent fréquemment avec les points les mieux éclairés. Mais ceci ne doit pas nous étonner, bien qu'il s'agisse de mesures de l'EDR, c'est-à-dire de mesures structurales et non pas d'éclairements absolus à un instant donné, car avec le type d'échantillonnage adopté, certaines mesures sont effectuées juste sous une feuille (la surface du capteur est très inférieure à celle d'une feuille moyenne).

Afin d'atténuer l'effet du hasard, nous avons représenté sur la figure 3 la « moyenne glissante » ou courbe de tendance obtenue en prenant pour chaque ligne la moyenne des valeurs de cette ligne et les 2 lignes précédentes et suivantes.

La courbe fait nettement apparaître un « fond » stable avec un éclairement diffus relatif moyen de 0,51 % et des zones plus claires où l'EDR atteint de 0,69 à 0,74 %. Ces zones apparaissent à l'observation comme d'anciens chablis déjà refermés mais qui n'auraient donc pas encore atteints, sur le plan de l'interception de la lumière, leur fermeture maximale. Sur les 63 lignes d'échantillonnage que compte la station 3, 16 dépassent l'éclairement « plancher », soit une surface de 25 % encore sous l'influence d'anciens chablis.

A titre de comparaison, les chablis récents, visibles sur photo aérienne à grande échelle, occupent 15,7 % de la surface du Banco (NIERSTRASZ, 1975) et 12,5 % de la surface des parcelles étudiées par VOOREN (1979) en forêt de Taï, auxquels s'ajoutent 22,7 % de surface occupée par le stade initial de cicatrisation. Également en forêt de Taï, les chablis de moins de 10 ans et dus à des arbres de plus de 40 cm de circonférence occuperaient, d'après BONNIS (1980) 2,4 à 13,3 % de la surface selon la partie de toposéquence considérée.

L'existence d'une valeur plancher d'EDR (0,5 %) peut s'expliquer simplement : en dessous de cette valeur, on n'atteint plus le point de compensation lumineux et aucune plante ne pouvant durablement survivre dans ces conditions, l'ombre ne s'épaissit pas davantage. La mise en évidence de cette valeur plancher est donc un commencement de preuve du rôle limitant de la lumière en sous-bois. La preuve

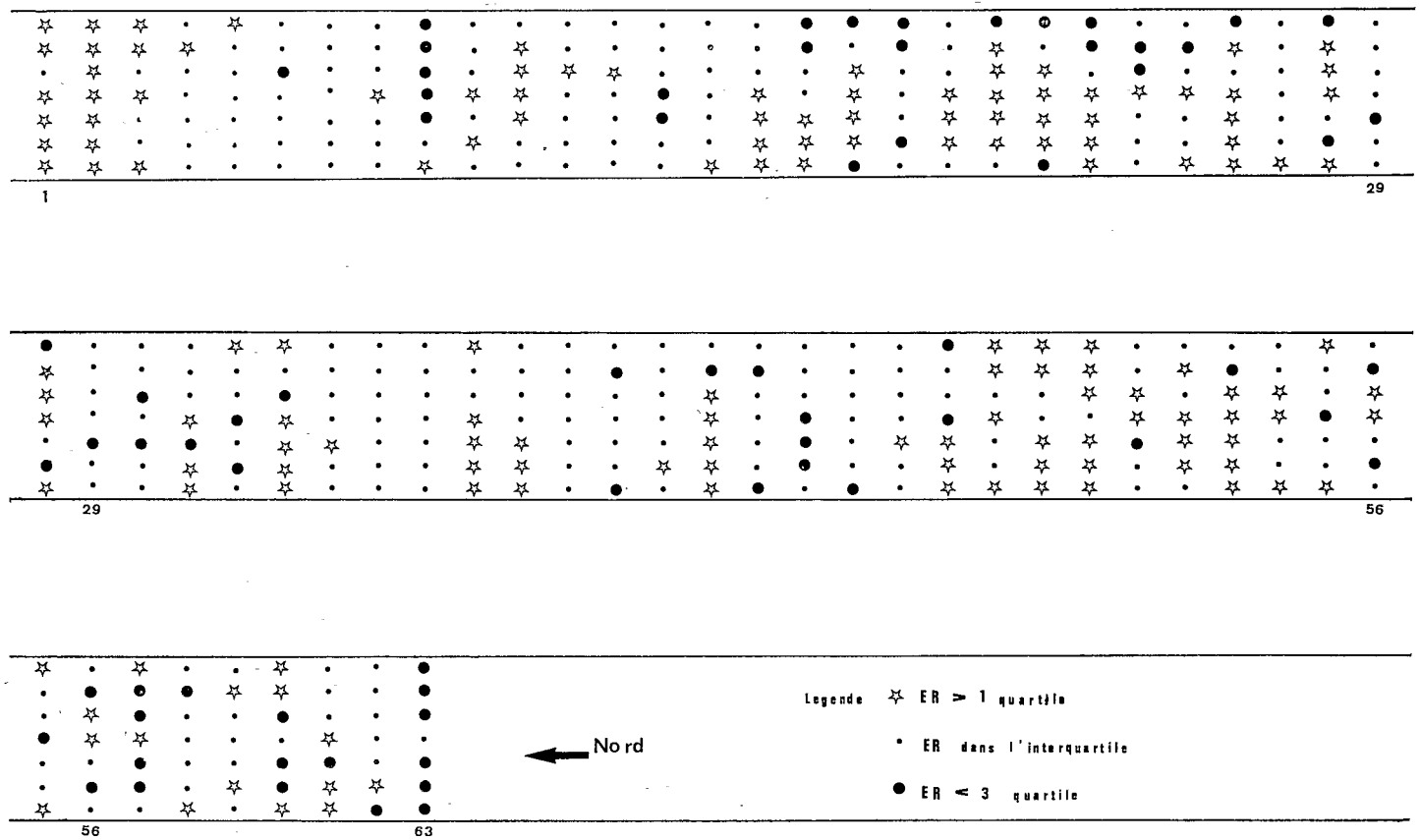

FIG. 2. — Station 3 : Éclairement Diffus Relatif (EDR) de chacun des 441 points de mesures selon la fréquence observée pour l'ensemble des points.

Symboles : Étoile = EDR supérieur du 1er quartile. Petit point = EDR dans l'interquartile, 50 % des mesures, Gros point = EDR inférieur au 3e quartile.

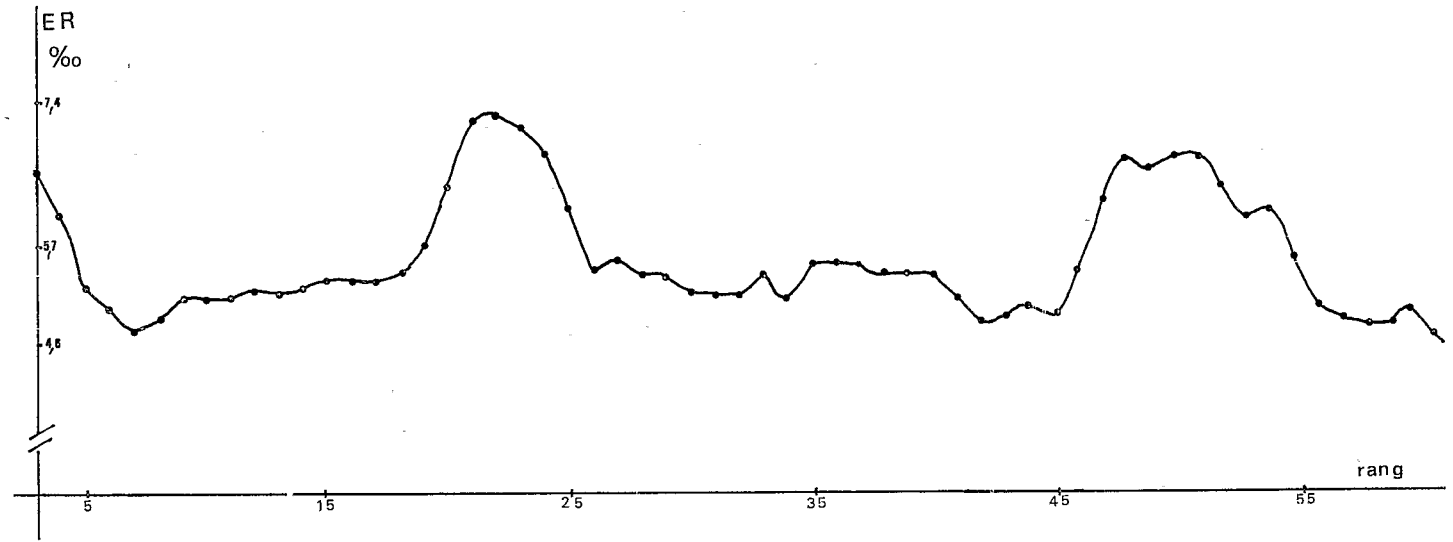

FIG. 3. — Station 3 : moyenne glissante de l'EDR de chacune des lignes de mesure calculée sur 5 lignes ou 35 points de mesure.

serait plus complète si les points dépourvus de végétation dans le sous-bois se caractérisaient en moyenne par leur faible éclairement. C'est bien ce que nous allons montrer.

c) *Localisation des plants du sous-bois en fonction de l'éclairement*

Pour cette étude, deux stations, sans chablis récents et avec un sous-bois clairsemé, ont été choisies : l'une à mi-pente (la station 3), l'autre en sommet de toposéquence. Nous y avons mesuré l'éclairement, simultanément au-dessus de petits plants isolés, à côté et à même hauteur au-dessus du sol nu, et au point central de chaque station pour la mesure de référence (cf. *supra*).

Après avoir vérifié que les mesures des deux stations ne différaient pas significativement, nous les avons regroupées et avons obtenu ainsi une famille de 117 couples de mesures d'EDR, à partir desquels on calcule les moyennes suivantes :

TABLEAU II

EDR	Moyenne arithmétique	Moyenne géométrique
Au-dessus d'une plante E_p	$(5{,}75 \pm 0{,}33)\ 10^{-3}$	$5{,}50\ 10^{-3}$
Au-dessus du sol nu E_s	$(5{,}24 \pm 0{,}33)\ 10^{-3}$	$5{,}01\ 10^{-3}$

La droite de régression des valeurs de l'EDR au-dessus des plantes isolées (E_p) en fonction de l'EDR au-dessus du sol nu (E_s) (fig. 4) a pour équation :

$$E_p = 0{,}87\, E_s + 0{,}12\ \% \qquad R = 0{,}86.$$

De cette équation, on tire qu'en moyenne E_p est plus grand que E_s pour E_s inférieur à 0,9 %.

La figure 5 où l'on a regroupé les couples de mesures en 9 groupes d'effectifs voisins, montre que l'éclairement au-dessus des plantes isolées (E_p) est significativement supérieur à l'éclairement mesuré à côté d'elles, au-dessus du sol nu (E_s), pour les 2 classes de E_s centrées autour des valeurs 0,41 et 0,46 %.

On comprend bien que là où l'EDR est relativement élevé, il n'y ait aucune différence d'éclairement entre point avec plante et point sans plante; l'absence localisée de sous-bois est, dans ce cas, purement indépendante du facteur que nous étudions et peut être due, par exemple, à la destruction des jeunes plants par les céphalophes et surtout les hylochères.

L'absence de différence significative d'éclairement entre les points situés au-dessus de plantes et ceux qui se trouvent au-dessus du sol nu, quand l'ambiance est très sombre, s'explique peut-être par un assombrissement récent de la zone entière.

Au total, l'expérience apporte un nouvel élément de preuve du rôle limitant de la lumière dans le sous-bois et par là même de l'utilisation maximale du rayonnement par la forêt dense.

Les mesures d'EDR que nous venons de faire, nous ont permis de préciser le

microclimat du sous-bois de la forêt de Taï par temps couvert. Et par temps clair? Combien d'énergie les plantes reçoivent-elles alors et dans quelle mesure cette énergie peut-elle être utilisée par elles? C'est ce que nous allons tenter de préciser.

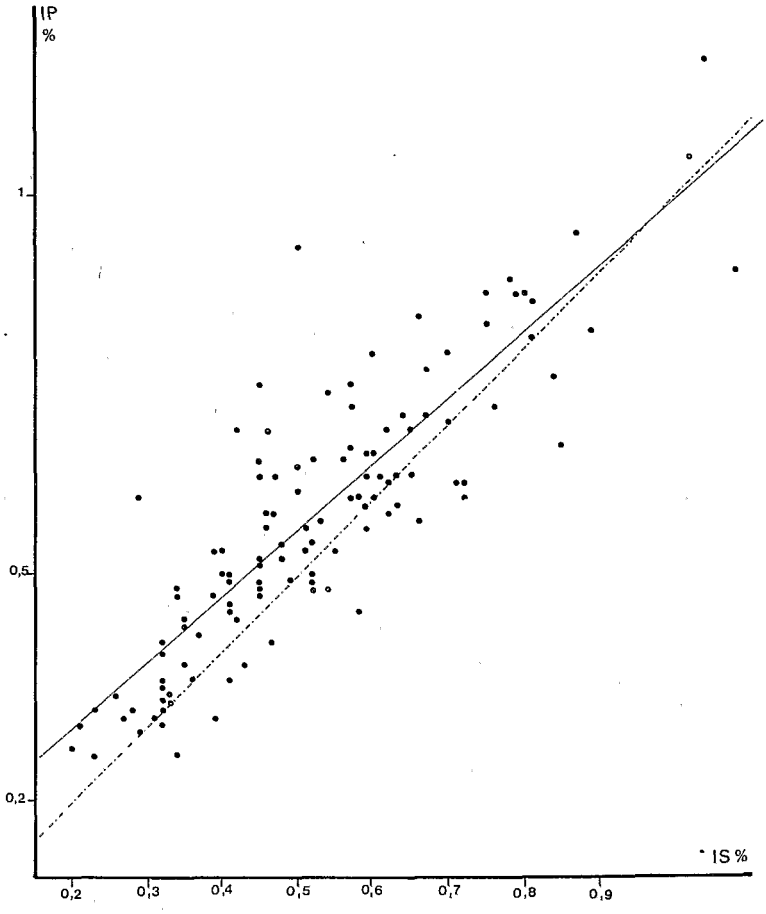

FIG. 4. — Éclairement Diffus Relatif au-dessus de petits plants isolés (IP) en fonction de l'éclairement à proximité (IS), station 3 et une autre station.

III. — ÉTUDE DES TACHES DE SOLEIL

1) IMPORTANCE DES TACHES DE SOLEIL POUR LA VIE DES PLANTES DU SOUS-BOIS : APERÇU BIBLIOGRAPHIQUE

a) *Définition de la tache de soleil*

Par beau temps, lorsque le soleil est visible, la pénombre du sous-bois est ponctuée de zones claires : les taches de soleil. Ces taches sont éminemment fluctuantes : leurs déplacements dans l'espace et leurs variations d'intensité, déterminés par le

mouvement apparent du soleil et la structure complexe du feuillage, sont rapides, ce qui complique d'autant leur étude.

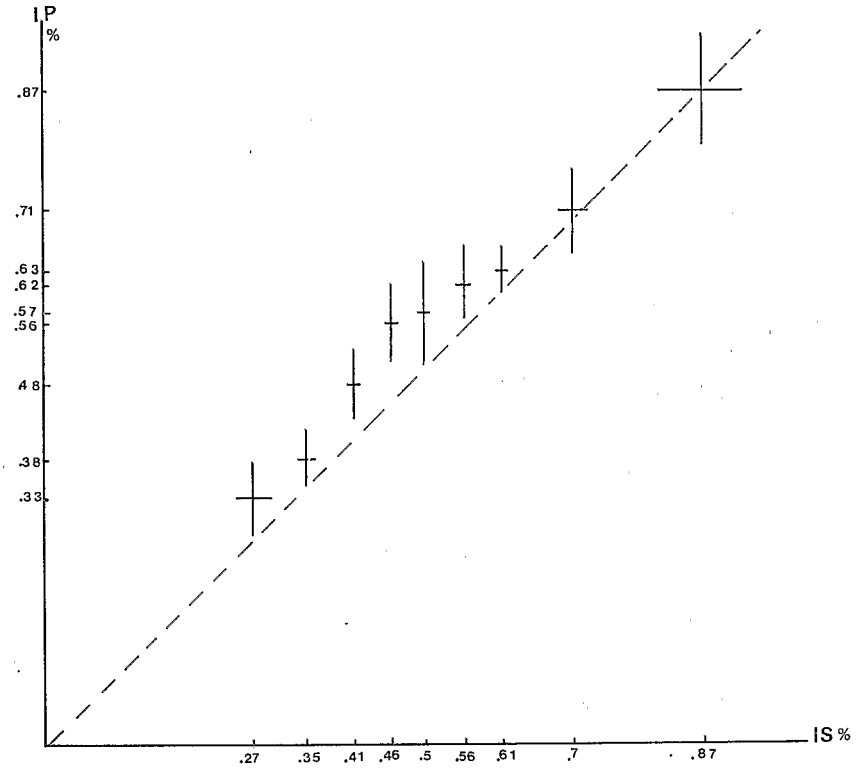

FIG. 5. — *Idem* figure 4 après répartition des valeurs de l'éclairement sur sol nu en 9 classes égales Les traits symbolisent l'intervalle de confiance des moyennes par classe.

Dans le cas des forêts d'indice foliaire élevé, comme les forêts tropicales, le diamètre apparent des trous du feuillage est fréquemment inférieur au diamètre apparent du soleil (1/2 degré), ce qui induit des phénomènes de diffraction importants. Il arrive ainsi que l'on observe, quand le sous-bois est absent sur une hauteur suffisante, la formation d'images du disque solaire (fig. 6) dont le diamètre est approximativement égal au 1/100 de l'éloignement des trous qui les forment (ANDERSON & MILLER, 1974). La diffraction en augmentant la surface des taches en diminue la luminance, mais la distinction entre ambiance et taches reste marquée.

Avant d'aller plus avant, il peut être important d'insister sur la définition même de ce qu'est la tache de soleil. Au départ, il s'agit bien d'un phénomène observé; c'est le contraste entre la clarté des taches et celle de l'ambiance qui suffit à définir la tache; celle-ci est donc quelque chose de subjectif, ce qui justifie l'emploi que nous allons faire de l'œil comme instrument de mesure. EVANS dans son étude classique est contraint d'adopter un critère de définition chiffré : est tache toute mesure dépassant de 100 % le mode des mesures. Ce critère qui demande à être constamment

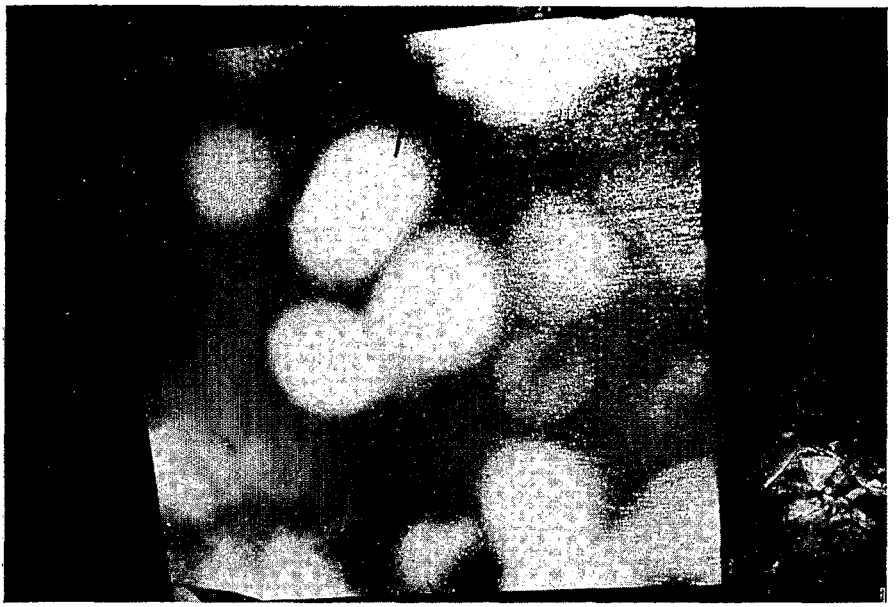

FIG. 6. — Taches au sol sur un écran peint en blanc de 40 × 60 cm.
Quand le sous-bois est clair, les taches peuvent prendre comme ici une forme circulaire...

réévalué présente en fait plus d'inconvénients que d'avantages (on notera bien que EVANS considère comme tache des zones qui peuvent ne pas être très brillantes). Comme il apparaît non moins à l'évidence (cf. § II, 1) que ce sont les rayons directs non interceptés qui s'ajoutant à l'ambiance créent les taches, on devrait plutôt considérer que là où il n'y a pas de taches n'arrivent pas les rayons directs. Les rayons directs qui atteignent le sol à l'endroit des taches du sous-bois de la forêt ne proviennent pas forcément en droite ligne du disque solaire; beaucoup, la plupart en fait, sont diffractés; de même, tous les rayons directs ne parviennent pas aux taches, les trous du feuillage fonctionnent en diaphragme. Ajoutons, en anticipant quelque peu, que les organes de la voûte qui arrêtent les rayons solaires directs sont généralement répartis dans un large espace; le couvert ne doit pas être comparé à un diaphragme mais plutôt à une succession de diaphragmes (partiels). Ajoutons encore que bien souvent, pour ne pas dire le plus souvent, les taches se superposent partiellement et que ce que l'on observe ce n'est pas une tache, mais la somme de plusieurs taches élémentaires (fig. 7).

En résumé, il y a bien peu de points communs entre une tache en sous-bois de forêt tropicale et une tache sous le couvert d'une quelconque culture.

b) *Rôle des taches de soleil*

Les arguments de EVANS montrent, ainsi que nous l'avons vu plus haut, que la transmission moyenne des forêts équatoriales doit être plus élevée par beau temps que par temps couvert. Mais la transmission moyenne n'a, sous l'angle écologique, qu'un intérêt restreint : il faut avant tout connaître quelle proportion du sous-bois

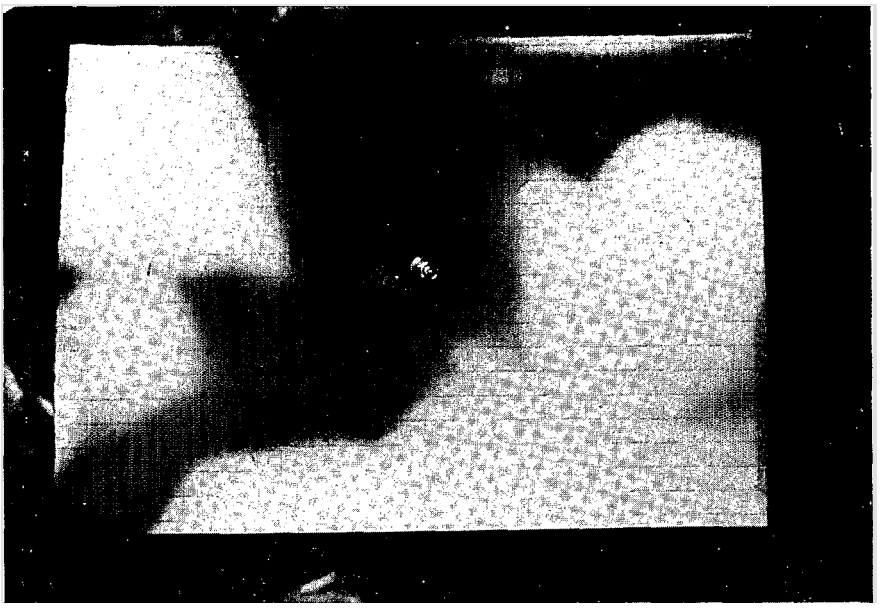

FIG. 7. — Piquet de 25 cm surmonté d'un bristol de 10 × 15 cm : les taches ont le plus souvent une forme complexe...

reçoit, pendant quelle durée, telle et telle intensité lumineuse et quelle est l'utilité des différents niveaux énergétiques pour la vie des plantes du sous-bois.

En effet, le rendement photosynthétique des plantes, surtout des plantes sciaphiles, n'est pas constant mais tend à diminuer quand l'éclairement augmente. Certains auteurs comme BRINKMANN (1971) en sont ainsi arrivés à admettre que l'énergie des taches de soleil n'est d'aucune utilité pour le sous-bois, ce qui leur a permis de définir l'éclairement relatif en faisant des mesures par beau temps en dehors des taches. Pour d'autres comme VETH (1940) ou GRUBB & WHITMORE *(loc. cit.)*, les taches auraient même un effet négatif. Cet effet négatif serait, pour certains, dû à la variation même de l'éclairement : la plante habituée à l'ombre n'aurait pas le temps de s'adapter à un niveau d'énergie plus élevé et subirait des pertes d'eau néfastes pour leur appareil assimilateur, sans pour autant assimiler davantage.

On peut opposer à cette théorie les expériences de MCGREE & LOOMIS (1969) qui ont montré, en soumettant des concombres et d'autres plantes à un éclairement rendu alternativement fort et faible selon des périodes allant de 10^2 à 10^{-2} seconde, que le bilan photosynthétique n'est pas affecté par les oscillations d'intensité lumineuse : le bilan carboné est identique si une même quantité totale d'énergie (exprimée en unités photosynthétiques) est distribuée journellement en une seule période continue ou de façon intermittente, même si les variations sont très rapides, à la seule condition que l'éclairement ne s'annule pas complètement pendant les phases sombres, et ceci ne se produit bien sûr pas en forêt.

Bien plus, pour EVANS à qui l'on doit la seule étude approfondie de leur fréquence et de leur intensité, les taches seraient essentielles pour la vie des plantes du sous-

bois (EVANS, 1956). Cet auteur se justifie en citant les travaux classiques de LUNDEGARDH (1924) sur *Oxalis acetosella*, plante du sous-bois des forêts tempérées qui ne reçoit, dans son milieu, une énergie supérieure au point de compensation qu'à l'occasion de taches de soleil. A l'appui de la thèse de EVANS, on citera les travaux de SCHULZ (*op. cit.*, p. 37) qui note l'abondance de la régénération dans les zones de taches.

On doit citer également les travaux de BJORKMAN *et al.* (1972) sur la photosynthèse *in situ* de deux espèces herbacées du sous-bois de la forêt dense du Queensland, choisies pour être extrêmement sciaphiles : *Alocasia macrorrhiza* et *Cordyline rubra*. Ils écrivent : « The peak rate of CO_2 uptake occurring when the leaf was hit by relatively bright sunflecks. Thus, there is no doubt that sunflecks make an important contribution to the total amount of daily photosynthesis... » Ils montrent plus loin que la photosynthèse des deux espèces croît linéairement jusqu'à un éclairement de 50 $\mu E/m^2/s$; la saturation n'intervient qu'à partir de 90 $\mu E/m^2/s$ environ. Pour des petits plants d'arbres, *a priori* moins sciaphiles, ces seuils seraient bien sûr à relever.

En fait, pour nous, il ne fait pas de doute que les taches ont un rôle essentiel. Notre opinion repose en particulier sur les profils de concentration en CO_2 que nous avons obtenus en forêt du Banco, qui indiquent un bilan positif par beau temps et négatif par temps couvert, ainsi que sur l'observation des stomates des plantes du sous-bois de cette forêt, qui ne sont ouverts que dans les taches les plus brillantes.

2) ÉVOLUTION DE LA SURFACE RELATIVE OCCUPÉE PAR LES TACHES AU COURS DE LA JOURNÉE

a) *Méthode*

Étant donné la grande variabilité du phénomène « taches de soleil », il était indispensable de prévoir un dispositif d'échantillonnage. Pour connaître quelle surface occupent les taches au cours de la journée, nous avons pensé que l'observation directe et un échantillonnage systématique étaient la méthode la plus simple.

L'échantillonnage utilisé a déjà été décrit plus haut; nous en donnons ici la justification.

Rien ne s'impose dans le choix de la hauteur de mesure, comme en témoignent les différentes options adoptées dans les travaux que nous avons cités. En fait, trois choix nous semblent possibles.

Si l'on veut considérer l'absorption totale de la lumière par la forêt, on se placera évidemment le plus bas possible, c'est-à-dire au niveau zéro. Ce choix présente l'avantage d'être objectif, d'être facilement répétable et de permettre des comparaisons avec les mesures généralement faites sous cultures. Par contre, la présence d'espèces rampantes, comme les *Geophila* de nos forêts peut constituer un obstacle pratique à ce type de mesure, de plus l'ombre portée de l'opérateur est également un obstacle aux mesures à ce niveau.

Sur le plan écologique et spécialement celui de la régénération naturelle qui nous intéresse au premier chef, il nous semble en fait préférable de se placer au niveau des plantules. On pourra, dans ce cas, choisir entre deux stratégies : ou bien faire un échantillonnage systématique à une hauteur plus ou moins arbitraire, c'est le choix que nous avons fait en prenant une hauteur de 25 cm, soit un peu plus haut que la plupart des plantules d'arbres, ou bien faire les mesures en fonction des plantules elles-mêmes, c'est-à-dire se placer à une hauteur variable, fonction de ce que l'on rencontre en place. Ce dernier choix conduit à une complexification des mesures et interdit pratiquement toute comparaison entre forêts différentes.

Pour obtenir un échantillonnage statistiquement valable, l'écart entre piquets doit, en principe, être d'au moins deux fois le diamètre des taches. Celles-ci excèdent rarement 35 cm, ce qui nous a permis de fixer l'écartement à 70 cm.

Le nombre de piquets découle de cet écartement. Il est en effet tel qu'étant donné l'encombrement visuel moyen du sous-bois, on puisse d'un seul coup d'œil embrasser du regard une rangée entière de piquets, ce qui permet une lecture rapide et diminue le risque d'erreur (piquets omis ou comptés deux fois). On s'est ainsi, le plus souvent, arrêté à 6 piquets. Pour les mêmes raisons, il reste ensuite à rendre sur le terrain, les rangées de piquets bien distinctes entre elles, ce qu'on obtient par un écartement plus grand entre rangées qu'entre piquets. Trop grand l'écartement prolongerait inutilement le temps de « lecture » pour la station entière. On a donc finalement retenu une distance de 1,50 m, choix qui s'est avéré à l'usage satisfaisant.

Pour rendre les taches plus distinctes, nous avons eu recours à des surfaces réfléchissantes blanches. Après essais, il est apparu que ces surfaces blanches ne devaient être ni trop grandes (il est alors difficile d'estimer rapidement la surface des taches et l'on perturbe inévitablement le sous-bois pour les disposer) ni trop petites car on perd alors en précision statistique.

Au total, nous avons choisi comme surface blanche réfléchissante, tantôt le haut peint des piquets (4 × 4 cm), tantôt des rectangles de bristol de 7 × 10 cm punaisés sur les piquets; la première solution est plus simple et finalement meilleure.

Quand le ciel est clair, les taches sont bien nettes, surtout en milieu de matinée et d'après-midi, et la précision de la méthode paraît bonne puisque deux observateurs parcourant une station en sens inverse, au même moment, obtiennent une estimation de la surface relative des taches ne différant pas de plus de 5 %.

La mesure de la surface relative des taches de soleil a été répétée pour les trois stations en février et mars 1978. En mars, un deuxième piquetage a été effectué dans la station 3, perpendiculairement au premier; nous avons donc au total 7 échantillons.

b) *Résultats*

Les valeurs « instantanées » obtenues sont portées sur les figures 8 *a* à 8 *f* et les moyennes par station et par tranche horaire sont indiquées sur le tableau III.

TABLEAU III

Évolution de la surface relative (%) des taches de soleil au cours de la journée.

Station	6 h 30 à 7 h 30	7 h 30 à 8 h 30	8 h 30 à 9 h 30	9 h 30 à 10 h 30	10 h 30 à 11 h 30	11 h 30 à 12 h 30	12 h 30 à 13 h 30	13 h 30 à 14 h 30	14 h 30 à 15 h 30	15 h 30 à 16 h 30	16 h 30 à 17 h 30	17 h 30 à 18 h 30
Février 1978												
I	—	—	—	7,3	11,5	8,7	8,1	9,2	3,4	1,7	1,9	—
II	—	—	—	11,4	8,3	6,0	5,3	7,4	6,7	4,4	5,3	—
III *a*	—	4,4	7,2	10,5	12,8	14,3	8,9	9,6	9,5	11,4	3,9	0,6
Mars 1978												
I	—	10,0	7,9	3,6	12,6	10,5	10,1	10,8	7,2	2,1	—	—
II	—	2,3	6,1	7,9	10,4	9,3	9,6	16,5	10,9	3,7	—	—
III *a*	—	—	—	—	11,9	13,8	8,9	7,7	8,2	13,2	2,7	—
III *b*	—	—	—	10,3	11,0	13,7	8,5	9,7	7,5	3,9	8,5	1,1
Moyenne	—	5,6	7,1	8,5	11,2	10,9	8,5	10,1	7,6	5,8	4,5	0,9

La fréquence des passages nuageux explique la discontinuité des mesures. Aucune mesure n'a pu être effectuée entre 6 h 30 et 7 h 30 faute d'un soleil suffisamment dégagé. La moyenne horaire générale a servi à construire l'histogramme (fig. 9).

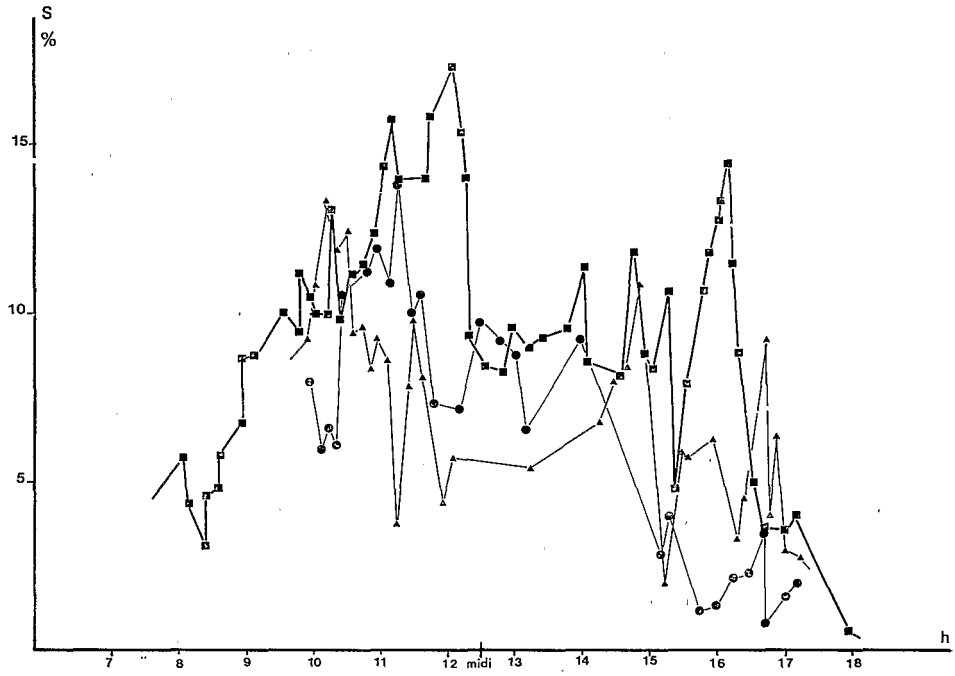

FIG. 8 *a*, *b*, *c*. — Évolution au cours de la journée de la surface occupée par les taches de soleil, stations 1, 2, 3 en février 1979 (point = station 1, triangle = 2, carré = 3).

Au vu des figures et du tableau, on peut faire quelques remarques :

1° A l'échelle des stations, la surface occupée par les taches varie de façon rapide et sans grande régularité, ce qui reflète le caractère fluctuant des taches.

2° Il y a des taches toute la journée, contrairement à ce qui a été dit pour d'autres forêts.

3° La surface des taches montre une tendance d'ensemble à augmenter le matin et diminuer l'après-midi. Cette évolution est conforme à ce que l'on peut attendre d'une manière générale pour la pénétration du rayonnement direct qui doit être fonction de l'élévation solaire.

Quantitativement sur l'ensemble des mesures (cf. tableau III), les taches occupent en moyenne, au cours de la journée, quelque 8 % de la surface du sous-bois, ou encore, ce qui est équivalent, elles sont statistiquement visibles, en un point, une heure au total pendant la journée. Au Nigeria, EVANS arrive à ce même chiffre d'une heure; par contre, la surface des taches atteint, au Nigeria, en milieu de journée, des valeurs plus élevées (22 %) qu'à Taï (17,5 % pour la station 3, la plus représentative).

La surface des taches est en moyenne plus élevée dans les stations qui paraissent les plus claires à l'œil, mais qui sont également celles où l'on mesure l'EDR le plus faible. Ces observations s'accordent bien avec ce que l'on sait de la formation des taches (cf. *supra*) : leur surface est proportionnelle à la hauteur du trou par lequel

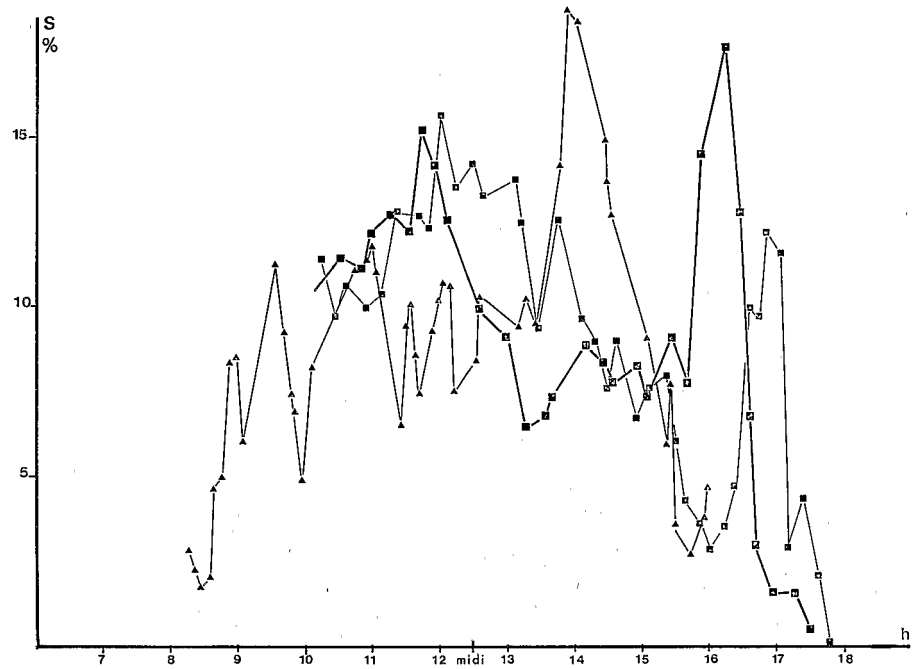

FIG. 8 *d, e, f.* — *Idem* en mars 1979
(grand carré = 3, petit carré = 3′, triangle = 2).

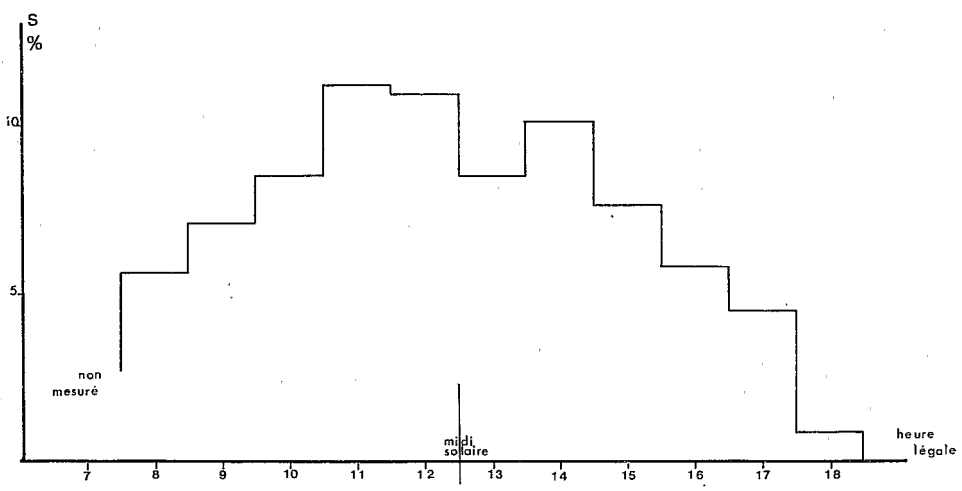

FIG. 9. — Moyenne par tranche horaire de la surface des taches pour les 4 stations.
Cf. tableau III.

la voûte laisse passer les rayons solaires. Plus le sous-bois est dégagé, plus les trous sont hauts pour une densité de feuillage comparable. C'est la rareté du sous-bois qui procure l'impression subjective de clarté, mais elle traduit en fait une diminution telle de l'éclairement que l'existence de plantes avec leurs organes assimilateurs à ce niveau devient précaire ou impossible.

4° Trois accidents affectent l'évolution d'ensemble :

— Il y a, le matin et le soir, aux alentours de 8 h 30 et 17 heures, une période de variations très rapides de la surface des taches, avec en moyenne une *légère augmentation* de la surface des taches. A l'échelle d'une station, le pic peut être important.

A ces heures, l'inclinaison du soleil est proche de 32°5, valeur pour laquelle l'opacité d'un feuillage aléatoire est presque indépendante de l'inclinaison des feuilles (WARREN-WILSON, 1960, 1963, 1965). BONHOMME (1970) utilise cette inclinaison pour calculer l'indice foliaire d'un couvert avec un K de 0,9. Dans le cas de la forêt que nous étudions, il ne faut pas espérer pouvoir estimer l'indice foliaire avec des visées à 32°5, étant donné la grande variabilité de la perméabilité à cette inclinaison. Nous envisagerons plus loin une explication possible de ce phénomène.

Si la surface des taches est très variable aux heures où l'inclinaison du soleil se rapproche de 32°5, elle montre, au contraire, une intéressante similitude dans les diverses stations à 10 h 30 le matin, pour une inclinaison du soleil de 55° environ (S = 10,5 %) et le soir, vers 15 h 15, pour une inclinaison de 45° environ (S = 7,5 %).

— La surface des taches est systématiquement plus grande le matin que le soir. Si l'opposition, mentionnée plus haut, entre surface des taches et EDR est généralisable, cette observation s'accorde avec celle de YODA *(loc. cit.)* qui montre une illuminance relative qui augmente régulièrement au cours de la journée, ainsi, sans doute, qu'avec celles de EVANS (1939) ou ASHTON (1958) qui montrent une illuminance au sol, en valeur absolue, plus élevée le soir que le matin.

— La surface des taches présente un *minimum relatif* en milieu de journée. Ce phénomène s'explique si l'on suppose que les feuilles du sous-bois sont préférentiellement distribuées aux endroits où arrive le maximum d'énergie, c'est-à-dire à l'emplacement des taches de soleil de la mi-journée.

Pour tenter de le vérifier, nous avons supprimé les feuilles du sous-bois de la station 1 sur une hauteur de 2,25 m et sur une largeur de 15 m, afin d'éviter les effets de bord. L'indice foliaire de la strate supprimée a été estimé à 0,56 par la méthode du point quadrat (WARREN-WILSON, 1960), au moyen d'une perche fine tenue verticalement. Les feuilles ont été considérées horizontales, ce qui est proche de la réalité.

La figure 10 montre la surface relative des taches, à quelques jours d'écart, avant et après suppression du sous-bois. La suppression du sous-bois provoque une importante augmentation de la surface relative des taches autour de midi et pas de différence notable pour le reste de la journée. Le pic de mi-journée est d'autant plus remarquable que l'indice foliaire de la strate supprimée est faible, et il démontre clairement la localisation préférentielle des feuilles du sous-bois là où les strates supérieures laissent pénétrer un maximum relatif d'énergie. Cette disposition des organes assimilateurs du sous-bois conduit pour un même indice foliaire à une absorption maximale de l'énergie lumineuse et permet donc son utilisation optimale.

La connaissance statistique de la surface relative des taches est surtout utile pour estimer la durée probable pendant laquelle un petit plant bénéficie du pic d'éner-

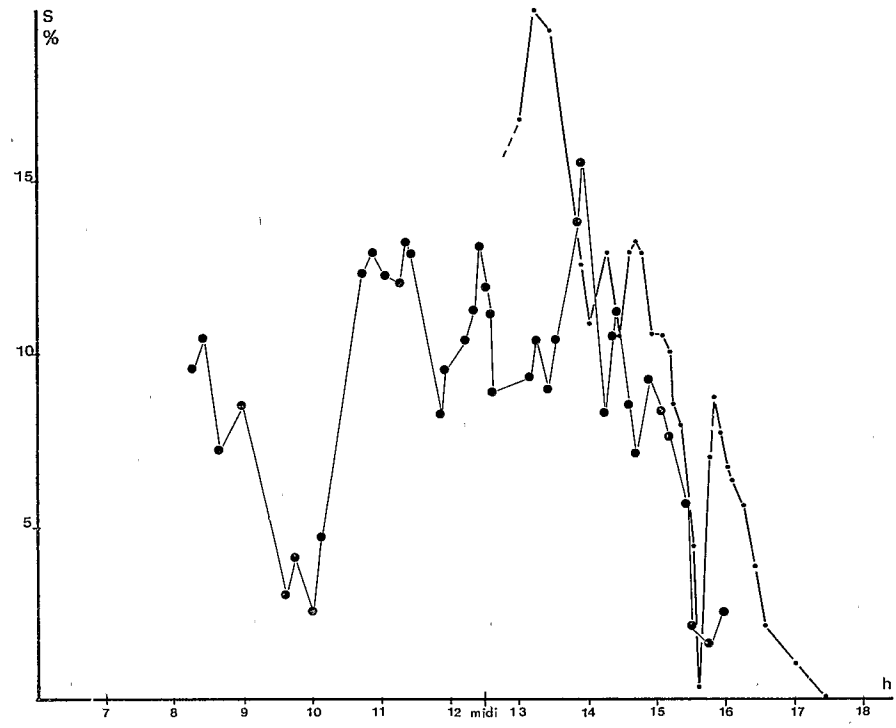

FIG. 10. — Surface occupée par les taches, station 1, en mars 1979, avant (gros points) et après (petits points), suppression partielle du sous-bois.

gie apporté par les taches. Si l'on suppose que le déplacement des taches est aléatoire, la probabilité spatiale et la probabilité temporelle sont interchangeables. Ainsi, pour donner un exemple, pendant les 4 heures de mi-journée, les taches occupent 10,2 % de la surface du sous-bois et l'on peut dire qu'un brin de semis reçoit, au cours de cette même période, en plus de l'éclairement de l'ambiance, une fraction des rayons solaires directs pendant 24 minutes (en fait plus puisque nous avons montré que les plantes du sous-bois sont préférentiellement situées aux points les plus lumineux). Mais la fréquence des taches reste une donnée pratiquement inutilisable si l'on ne connaît pas, en outre, leur brillance, et l'on sait combien celle-ci est variable.

3) INTENSITÉ DE L'ÉCLAIREMENT DANS LES TACHES. PARTICIPATION DES TACHES AU RÉGIME ÉNERGÉTIQUE DU SOUS-BOIS

a) *Brillance des taches*

Les travaux de EVANS ont déjà montré qu'en terme de probabilité et à l'échelle d'une parcelle, plus une tache est brillante et moins on a de chances de la rencontrer dans le temps comme dans l'espace, La loi empirique de décroissance est de type exponentiel.

Cette loi empirique, que nous ne mettrons pas en question, pourrait faire croire que les taches brillantes sont petites. En fait, si l'on considère une tache donnée, taille, durée et brillance sont positivement liées : les taches les plus grandes sont aussi à la fois les plus brillantes et celles qui durent le plus longtemps.

C'est ainsi que nous avons mesuré au centre de taches de plus de 60 cm de diamètre, c'est-à-dire en leur point le plus brillant, des éclairements atteignant 60 % des valeurs mesurées à découvert; les taches de 30 cm les plus brillantes ne reçoivent pas plus de 16 % et celles qui ne dépassent pas 10 cm, 10 % au maximum.

Mais ces valeurs exceptionnelles ne reflètent pas les conditions de vie réelles de la régénération. L'étude d'un cas concret est indispensable. C'est ainsi qu'en septembre 1978, nous avons pu noter l'éclairement quantique absolu d'un plant de la station 3 (fig. 11), alors que le ciel restait exceptionnellement clair pendant plus de 7 heures consécutives. Le choix de ce point représentatif a été fait en fonction de la densité, jugée moyenne, du sous-bois alentour.

On constate sur la figure que l'éclairement maximum observé n'atteint pas 250 $\mu.E.m^{-2}.s^{-1}$ (moins de 12 % de l'éclairement au-dessus du couvert). L'énergie totale apportée par les taches, représentée par la surface des pics, ou produit de l'intensité par la durée des taches, est, en ce point, pour la période de mesure, du même ordre de grandeur que le total reçu en dehors des taches. L'éclairement relatif en dehors des taches (fig. 12) suit une évolution de faible amplitude et reste supérieur à 0,17 %.

Ces différentes données (taches contribuant pour 50 % à l'éclairement du sous-bois et éclairement relatif de 0,17 % en dehors des taches) doivent être discutées en tenant compte de ce que le direct représente près de 75 % du rayonnement incident pendant la période de mesure.

b) *Signification écologique de l'EDR*

Si l'on s'en tient aux arguments théoriques avancés par EVANS, la pénétration du direct doit être, en moyenne et à l'échelle d'une parcelle, légèrement supérieure à celle du diffus dans la zone équatoriale.

A l'échelle de l'année, on considère souvent que la quantité totale de rayonnement direct équivaut au rayonnement diffus (PERRIN DE BRICHAMBAUT, 1963); le sous-bois d'une forêt équatoriale doit donc recevoir en moyenne la moitié de son énergie sous forme de taches, ce qui est précisément le cas du point de mesure étudié qui peut donc être considéré comme représentatif de l'année entière. Mais pendant la journée de mesure, le ciel était particulièrement clair et dans le rayonnement incident, la part relative du rayonnement direct a approché les 75 %. On en conclura donc que pendant cette journée, et pour l'ensemble du sous-bois, la part des taches dans l'apport énergétique a atteint ou dépassé 75 % et non 50 % comme au point de mesure.

On pourrait remettre en question la représentativité du point de mesure et se demander s'il n'est pas trop ombragé pour être bien représentatif. Son EDR approximatif calculé à partir de l'éclairement relatif en dehors des taches (0,17 %) et de la part de diffus dans le global (25 %) est de 0,68, ce qui est supérieur aux deux estimations de l'EDR moyen de la station : 0,45 et 0,51 %. Le léger excès de l'EDR calculé par rapport à l'EDR mesuré s'explique simplement par la participation (même faible) du direct réfléchi ou transmis à la pénombre et par la zone de luminance élevée qui entoure le soleil. Par ciel clair, le direct participe incontestablement à la

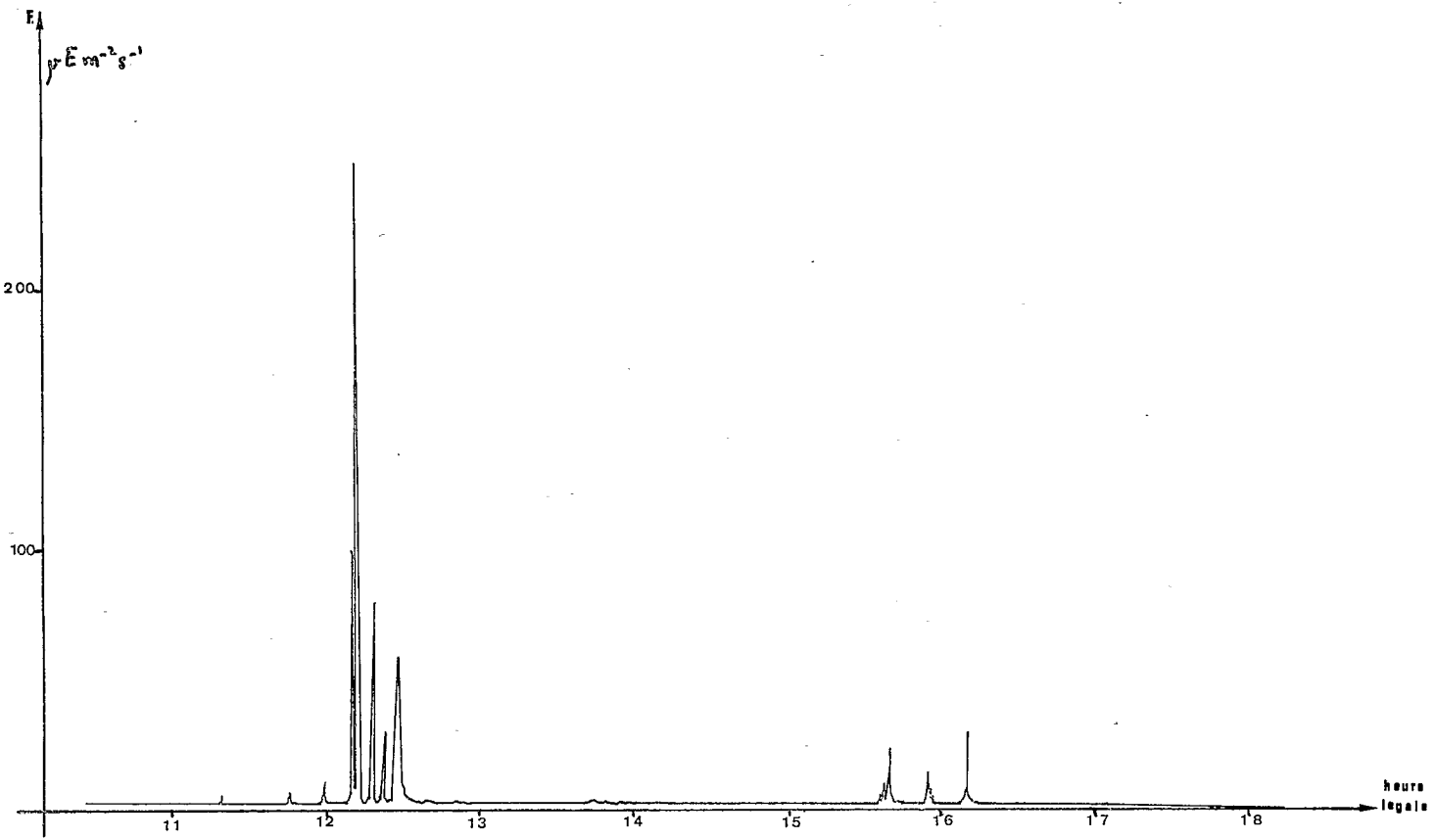

FIG. 11. — Éclairement absolu en un point représentatif du sous-bois par temps clair (enregistrement manuel).

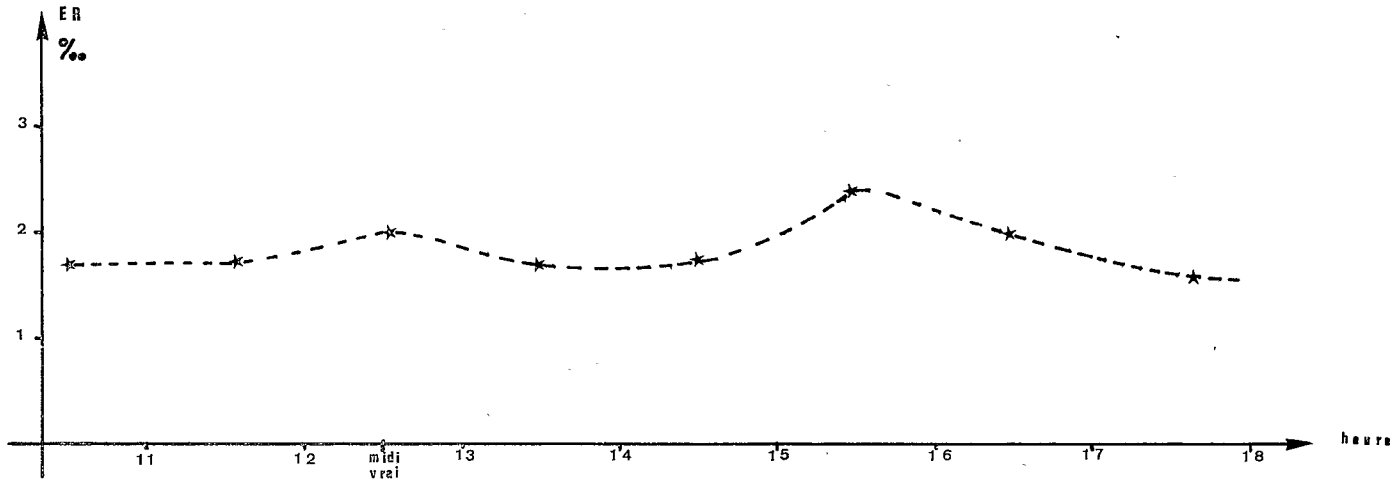

FIG. 18. — Éclairement relatif du point de la figure 11 en dehors des passages de taches de soleil.

pénombre du sous-bois et le rapport éclairement en dehors des taches sur éclairement diffus au-dessus du couvert est donc supérieur à l'EDR.

L'évolution des configurations relatives du feuillage et de la luminance du ciel est telle que, par ciel clair, le régime lumineux du sous-bois varie continuellement non seulement d'un point à l'autre et d'un instant à l'autre, mais bien aussi d'un jour à l'autre. Ceci fait que l'éclairement d'un point un jour donné peut difficilement être représentatif de l'éclairement de ce point au cours de l'année. L'écart que nous avons constaté entre l'énergie reçue au point de mesure et l'énergie moyenne reçue par le sous-bois de la parcelle ne remet pas en question la représentativité du point de mesure; et c'est bien parce qu'il a reçu pendant la journée de mesure une part égale d'énergie sous forme de pénombre et sous forme de taches que nous considérons qu'il donne une image acceptable du régime lumineux de la parcelle au cours de l'année.

Les conclusions de cette étude sont importantes. Elle met en évidence que l'éclairement dans les taches de soleil n'atteint jamais de valeurs vraiment élevées, ce qui est d'ailleurs bien ce qui a été partout observé en forêt tropicale. La plupart de ceux qui ont mesuré l'éclairement des taches ont conclu à l'instar de CACHAN *(loc. cit.)* : « dans *cette* forêt, l'éclairement dans les taches n'atteint pas de valeurs très élevées ». On est aujourd'hui autorisé à conclure que dans les forêts tropicales en général, l'éclairement dans les taches atteint des valeurs somme toute modestes, tout à fait compatibles avec un rendement photosynthétique élevé, même chez une plante « sciaphile ».

Nous avons constaté que les plants d'espèces arborées n'ont en sous-bois, pour ceux qui survivent, qu'une croissance de 1 à 2 cm par an, alors qu'ils sont capables dans les conditions énergétiques plus favorables des trouées d'avoir des croissances de plus de 1 m par an; parler dans leur cas de sciaphilie est donc trompeur; en fait, ces plants ne survivraient certainement pas longtemps sans l'apport énergétique des taches de soleil. Nous pensons même que l'éclairement des taches reste en définitive si faible par rapport aux possibilités d'utilisation qu'on ne commettrait pas une erreur appréciable en considérant que l'appareil assimilateur des petits plants d'arbres fonctionne en sous-bois dans la partie linéaire de la relation assimilation/éclairement. Si notre opinion est vérifiée, on n'est plus obligé de faire une étude fréquentielle des niveaux d'éclairement, on peut directement considérer l'éclairement moyen. L'EDR perdrait ainsi, dans le cas des forêts denses équatoriales, sa deuxième limite principale, la première, déjà envisagée, étant la différence de pénétration moyenne du diffus et du direct.

Pour nous résumer, l'EDR c'est bien sûr en premier lieu un indice qui rend compte de l'énergie disponible par ciel couvert; c'est aussi, et c'est finalement pour cela qu'il est le plus utilisé, un indice de degré de fermeture du couvert, de sa densité. Malheureusement, il ne donne, *a priori*, qu'une très vague idée des conditions de croissance par ciel clair quand se forment les taches de soleil, car les très fortes intensités lumineuses ne sont pas aussi bien utilisées que les intensités faibles. La valeur moyenne de l'éclairement surestime son utilité photosynthétique réelle. En fait, dans le cas d'une forêt comme la forêt de Taï, les valeurs instantanées de l'éclairement restent toujours modestes, ce qui redonne une signification physiologique donc écologique à la valeur moyenne de l'éclairement. Par ailleurs, si pour les forêts de la zone tempérée la pénétration relative du direct est inférieure à celle du diffus, pour toutes les forêts situées près de l'équateur on peut, d'après nous, considérer que le couvert offre le même obstacle au rayonnement direct et au rayonnement diffus.

Au total, l'EDR est, dans le cas des forêts denses équatoriales, un bon indice pour définir les conditions microstationnelles de croissance en sous-bois.

4) Interaction entre structure du couvert et pénétration de la lumière

La pénétration du direct et la formation des taches dépendent de la répartition angulaire des trous dans la voûte forestière. A moins que toutes les feuilles ne soient horizontales, la perméabilité d'un couvert augmente de l'horizon au zénith et c'est bien ce que traduit l'évolution générale de la surface relative des taches de soleil au cours de la journée; en mesurant la surface des taches, alors que le soleil se déplace, on réalise en effet une série de « inclined point quadrats » (Warren-Wilson).

Les accidents dans l'évolution de la surface moyenne des taches, tout comme ceux rencontrés lors de l'enregistrement de l'éclairement ponctuel, indiquent certainement l'existence de particularités structurales du couvert, mais l'importance de la diffraction sous un couvert dense et élevé interdit toute interprétation directe de ces accidents. En supprimant une partie du sous-bois, nous avons pu montrer l'origine d'un des accidents : le plateau ou minimum relatif de mi-journée. Nous allons voir maintenant si l'utilisation de la photographie hémisphérique peut permettre d'aller plus loin dans la compréhension de la pénétration de la lumière jusqu'au sous-bois.

a) *Matériel et méthode*

Depuis les travaux de Evans & Coombe (1959) avec l'objectif à miroir de Hill, la photographie hémisphérique a été souvent proposée comme moyen d'investigation de la structure des couverts et d'estimation de l'énergie disponible pour la régénération, surtout depuis la commercialisation d'objectifs à lentilles super grand angulaires dits « fish-eye » qui permettent d'obtenir des images de l'ensemble de la voûte forestière et surtout de ses trous (Anderson, 1966 *a* et *b*; Magdwick & Brumfield, 1969; Bonhomme, 1970; Becker, 1971; Bonhomme & Chartier, 1972; Ducrey, 1975 *a* et *b*).

Pour ce type de recherche, on dispose l'appareil photographique à l'horizontale avec une orientation constante pour pouvoir situer les trous par rapport aux déplacements apparents du soleil. L'objectif « fish-eye », en particulier celui que nous avons employé (Nikon), possède l'intéressante propriété de traduire, sur les clichés, les angles à partir du centre de l'image par des rayons directement proportionnels, ce qui simplifie l'interprétation des clichés.

Les photos analysées ci-après ont été prises du sous-bois de la parcelle 3, en décembre 1978, à une hauteur de 1,30 m (pour éviter de photographier l'opérateur).

Selon les recommandations des auteurs cités, nous avons utilisé un film panchromatique à grain très fin et grand contraste (Kodak « Recordak AHU 5786 ») avec le filtre orangé incorporé à l'objectif pour augmenter le contraste et diminuer les aberrations chromatiques inévitables sur ce type d'objectif. Le temps de pose est choisi en fonction de l'utilisation d'un diaphragme moyen, ce qui correspond à la meilleure définition. Afin de bénéficier d'un ciel vraiment uniforme, nous avons pris les photos à l'aube avant le lever du soleil, vers 6 heures.

Le film a été développé et agrandi sur papier 18 × 24, au laboratoire photographique de l'ORSTOM à Adiopodoumé par G. Petiot. La denture du film apparaît sur le tirage pour permettre le recentrage du cercle image.

Nous avons superposé aux agrandissements un calque portant 9 couronnes concentriques, correspondant chacune à un angle de 10°, et procédé au planimétrage des « trous ».

Ainsi qu'il a été dit maintes fois, le couvert de la forêt tropicale est caractéristique par sa multitude de très petits trous. Ces trous sont très difficiles, sinon impossibles à fixer sur la faible surface d'une photo en 35 mm, malgré la finesse du grain du film employé et d'autant que l'on perd certainement une partie de la définition du film en voulant obtenir un grand contraste. Cet aspect technique suffit à expliquer que l'on sous-estime la transparence d'un couvert dense au moyen de la photographie hémisphérique (Ducrey, 1975 *b*).

Notre but n'étant pas ici de mesurer la transparence du dais forestier à Taï, mais d'étudier sa structure, nous admettrons, par hypothèse, que la répartition des petits trous (ceux qui n'apparaissent pas sur les photos) est en moyenne identique à celle des gros.

b) *Résultats*

Les figures 13 et 14 illustrent deux cas individuels bien différenciés : la figure 13 montre une situation où la transparence au centre de la photo est « élevée » (1,38 %) et diminue ensuite rapidement avec un léger maximum secondaire entre 50° et 60°; la figure 14 illustre une autre situation où la transparence est faible au centre (nulle pour le cercle central) et où le pic secondaire est relativement important (0,69 %).

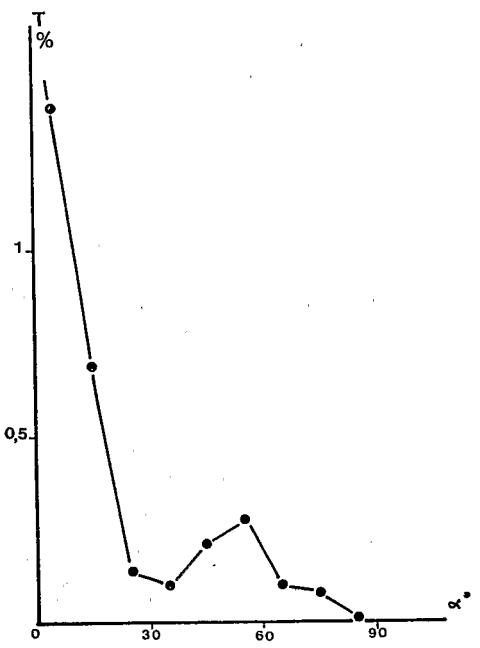

FIG. 13. — Transparence angulaire du couvert au-dessus d'un point du sous-bois de la station, obtenue par photographie fish-eye.

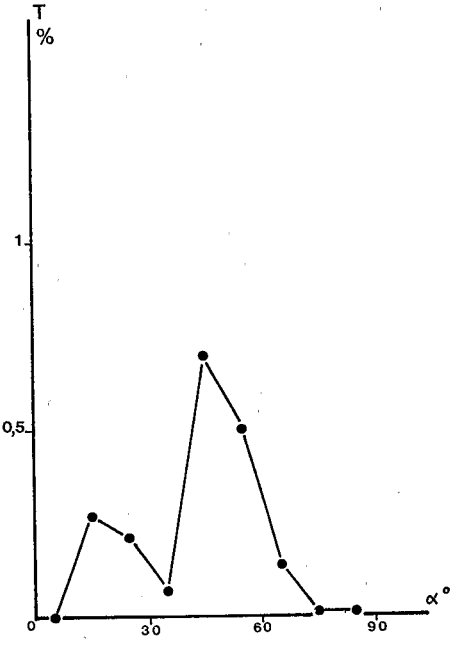

FIG. 14. — *Idem* figure 13 pour un autre point.

La figure 15 est obtenue à partir de 12 clichés différents et montre un pic secondaire bien net : 0,77 % de transparence entre 40 et 50°.

Les différents pourcentages de transparence obtenus permettent de calculer, pour un ciel uniforme (en utilisant la relation empirique $L = \sin 2\alpha$), une transparence moyenne $T = 0{,}46$ % semblable aux valeurs mesurées à l'EDR : 0,45 et 0,51 %. Cette similitude est vraisemblablement un artefact : la surface des grands trous a sans doute été légèrement surestimée, ce qui compense la disparition des petits trous. Mais l'essentiel est qu'il existe, comme nous le démontrent ces photos, à une hauteur variant autour de 45°, une zone claire dans le dais. Ce fait nous paraît essentiel,

bien que, à notre connaissance, il n'ait été signalé auparavant que par TAMAI pour une forêt de *Chamaecyparis* (KAWANABE *et al.*, 1975; TAMAI, 1976). Il correspond bien à l'évolution quantitative et qualitative des taches au cours de la journée.

Quantitativement, nous avons noté dans chaque station un pic dans la surface des taches au milieu de matinée et d'après-midi; qualitativement, nous avons signalé la grande netteté des taches en dehors de la période de mi-journée. Tandis qu'autour de midi, on observe une multitude de taches de très petite taille et qui se chevauchent souvent, le reste de la journée les taches s'individualisent, gagnant en surface ce qu'elles perdent en nombre.

c) *Discussion*

Les modèles simples de pénétration de la lumière qui sont basés sur l'hypothèse de couches de feuilles indépendantes (aléatoires) ne rendent pas compte d'une évolution discontinue de la transparence en fonction de l'angle d'incidence des rayons.

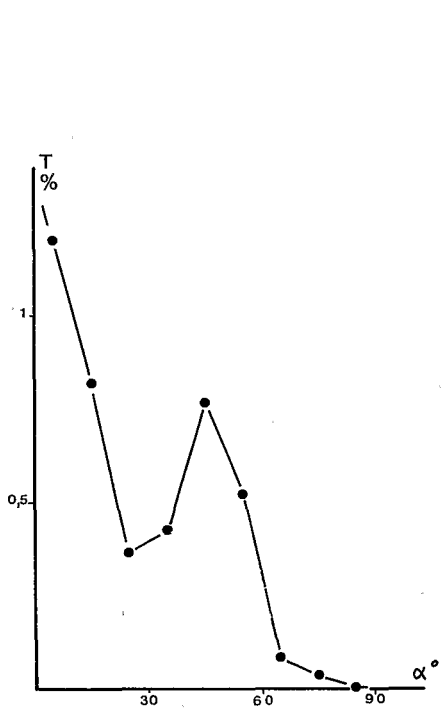

FIG. 15.

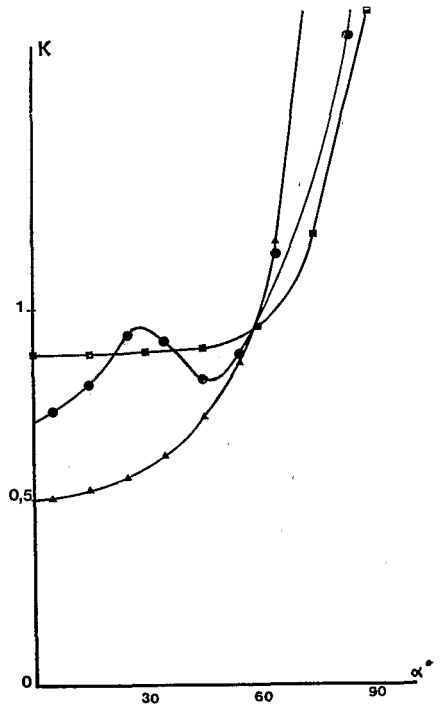

FIG. 16.

FIG. 15. — *Idem* figure 13, moyenne à partir de clichés pris en 12 points.

FIG. 16. — Coefficient angulaire d'extinction K de différents couverts.

Carrés = couvert planophile d'après COWAN. Triangles = couvert sphérique. Points = couvert de la station 3 d'après les valeurs moyennes de transparence angulaire (fig. 15).

α, en degrés, est l'inclinaison par rapport à la verticale.

telle que nous la constatons sur les photographies; en règle générale, la transparence diminue plus ou moins rapidement, mais toujours régulièrement, depuis la verticale jusqu'à l'horizontale en fonction de l'inclinaison des feuilles. La transparence observée est bien maximale pour une incidence verticale et s'annule pour une incidence horizontale mais présente, et il convient d'en chercher l'origine, un maximum relatif pour les incidences moyennes.

On calcule, aussi bien en partant de la transparence moyenne globale des 12 clichés que des transparences angulaires par les relations de BONHOMME, un indice foliaire de 6. C'est à partir de cette valeur que nous avons calculé le coefficient d'extinction angulaire K de la loi de Beer-Lambert $I/I_0 = \exp(-KF)$.

Les valeurs ainsi calculées de K ont été portées sur la figure 16 où nous avons également fait figurer les valeurs de K pour une distribution sphérique ($K = 1/2 \cos \alpha$) et pour un couvert planophile selon LEMEUR (1973). On note que la courbe expérimentale est intermédiaire entre les deux courbes théoriques, les trois courbes se croisent pour une incidence de 30-35°.

On remarque que l'absorption du couvert est relativement forte pour les faibles incidences (0 à 30°) et relativement faible pour les incidences élevées (au-delà de 60°). Ces caractéristiques conduisent à une égalisation des conditions d'éclairement des couches assimilatrices profondes, au cours de la journée, et permettent donc à un couvert d'atteindre un rendement photosynthétique élevé, comme l'ont montré les travaux de ISOBE (1969) ou KUROIWA (1970). Un couvert dont les feuilles ont une inclinaison prononcée au sommet et deviennent de plus en plus horizontales au fur et à mesure que l'on se rapproche du sol, réalise de telles performances, et il est à noter que, à part certaines herbacées clinophiles (plagiophiles) rencontrées çà et là, les feuilles du sous-bois ont un port planophile évident.

Mais une modification de l'inclinaison des feuilles en fonction de l'épaisseur des couches traversées par la lumière ne peut expliquer la discontinuité de la distribution de la transparence.

Si dans le cas de certaines formations herbacées, les feuilles peuvent être considérées comme des entités détachées de tout support, il n'en est pas de même pour les forêts dont les feuilles sont, ainsi que le note ANDERSON (1966 *a*), groupées autour des branches pour former les houpiers. La distribution des feuilles est donc évidemment fortement agrégative, ce qui autorise à considérer non plus les feuilles prises isolément, mais bien chaque houpier en tant qu'obstacle à la pénétration de la lumière.

Si on considère le houpier d'un arbre comme un obstacle opaque unique, on peut, pour simplifier, l'assimiler à un disque horizontal. On s'aperçoit alors que l'éclairement diminue en se rapprochant du disque ou augmente en s'en éloignant (fig. 17). Latéralement, l'éclairement augmente à partir de l'axe. Il existe ainsi sous le houpier un volume qui affecte la forme d'une poire pointe en bas, où l'éclairement est suffisamment amoindri pour que les possibilités de survie d'un autre houpier soient si faibles que la propabilité de présence soit voisine de zéro et qu'on puisse parler de « volume d'exclusion ».

Considérons un arbre B croissant au voisinage d'un arbre déjà adulte A (fig. 18).

Deux tendances inverses vont régir sa croissance :

— la tendance normale à croître en hauteur qui, en moyenne, permet à l'arbre de bénéficier d'un surcroît d'énergie ($B1$ à $B2$);

— la tendance inverse qui se manifeste passé une certaine hauteur; en se rap-

prochant de *A*, plus *B* grandit plus sa couronne doit se rétrécir et plus son bilan énergétique se détériore (*B*2 à *B*3 à *B*4).

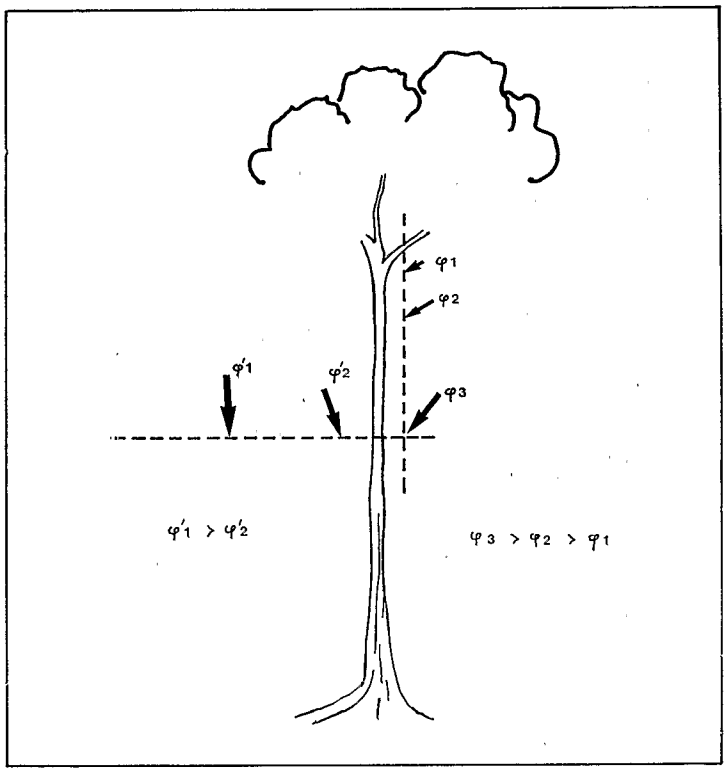

FIG. 17. — Schéma montrant la diminution du flux lumineux au voisinage immédiat d'un houpier.

Au-delà de la hauteur pour laquelle l'éclairement est maximum (*B*2 sur la figure), la croissance va donc se ralentir et s'arrêter à une hauteur d'équilibre (*B*3 sur la figure) qui dépend du degré de tolérance à l'ombrage de l'espèce à laquelle appartient *B*.

Le même mécanisme joue de proche en proche en se rapprochant du sol, pour les individus moins hauts que *B*.

Au total, il tend à s'établir une certaine symétrie par rapport aux plus grands arbres qui peut expliquer la fréquence particulièrement élevée des trous dans le feuillage pour une incidence voisine de 45°.

On notera que les feuilles sont éphémères et que l'édification d'une structure hautement adaptée à la captation de la lumière n'est rendue possible que parce que les générations successives de feuilles s'édifient autour des houpiers qui sont des structures stables.

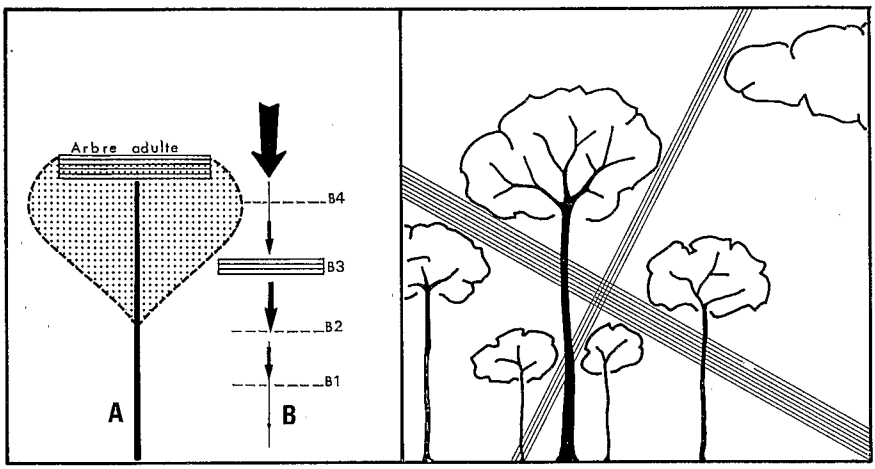

FIG. 18. — *A gauche :* la présence de l'arbre adulte en *A* affecte le gradient lumineux vertical symbolisé par la taille des flèches descendantes. Dans le cône pointillé, l'éclairement ne permet pas un bilan photosynthétique positif. L'inversion locale du gradient lumineux conduit à décaler verticalement les arbres voisins.

A droite, coupe est-ouest montrant le passage de deux taches de soleil.

Bien entendu, les houpiers ne sont pas réellement opaques et le maximum de transmission du couvert s'observe bien pour une incidence de 0°, le maximum de transmission à 45° n'est que relatif.

Dans sa description de l'architecture des couverts tropicaux, OLDEMAN (1974) arrive intuitivement à des conclusions très voisines des nôtres. Ainsi pour OLDEMAN, comme pour nous, les arbres inférieurs tendent à croître jusqu'à une limite qu'il appelle « surface d'inversion subie » et créent à leur tour une limite analogue pour les arbres du dessous : la « surface d'inversion créée ».

Nous nous rangeons également à ses côtés quand il écrit : « L'ensemble des arbres d'avenir ne détermine nullement l'architecture forestière, mais la subit... » En effet, ce sont bien les arbres en place les premiers qui déterminent la position spatiale des arbres suivants, même si le profil d'éclairement sur lequel se base en partie l'auteur est arbitraire et n'explique rien.

Nous contestons, par contre, l'emploi du mot « surface » dans l'expression « surface d'inversion », mot qui rappelle trop la notion de strate telle que l'a définie RICHARDS (1952). Cette notion laisse entendre qu'il existe en forêt des hauteurs privilégiées, des couches alternées avec ou sans feuillages. Pour qu'une réelle stratification puisse exister, il faudrait que la croissance de la forêt se présente comme un phénomène d'ensemble, mais il n'en est rien. Nous avons montré que même une espèce aussi typiquement « sciaphile » que *Turraeanthus africana* ne régénère qu'à la faveur des trouées de chablis (ALEXANDRE, 1977) et chacun s'accorde maintenant à considérer la forêt comme une somme de chablis, juxtaposés ou superposés, cicatrisés ou en cours de cicatrisation. Il y a ainsi une imbrication d'arbres de tous âges dont les uns, adultes, ont cessé de croître en hauteur et les autres, juvéniles, croissent

encore rapidement. Il ne peut y avoir de strate dans ces conditions si l'on considère à la fois les adultes et les juvéniles (NEWMAN, 1954). Même si l'on ne considère que les arbres adultes, appelés par OLDEMAN arbres du « présent », l'existence de hauteurs privilégiées ne peut résulter que de la fréquence localement élevée d'un petit nombre d'espèces, ou de la rencontre d'espèces de mêmes tailles. De telles particularités floristiques locales sont sans doute fréquentes en forêt tropicale, mais ces forêts sont surtout connues pour leur grande diversité spécifique d'ensemble. A une échelle suffisante, la distribution des hauteurs de houpier doit donc être, à n'en pas douter, aléatoire.

C'est bien ce que montre le profil de surface foliaire donné par KATO *et al.* (1978) : ce profil qui porte sur une parcelle de 2 000 m^2 de la forêt de Pasoh (Malaisie) montre une unique strate d'arbres distribuée « en cloche » autour de 25 m de hauteur moyenne. A cette strate d'arbres s'ajoute, au niveau du sol, une strate de monocotylédones et de petits plants issus de réserves séminales : les différences physiologiques et floristiques sont ici indissociables de la distinction structurale.

d) *Conclusions*

Les conclusions de cette étude effectuée au moyen de la photographie hémisphérique confirment et précisent les résultats précédents :

— Sur le plan descriptif, la forêt présente un maximum relatif marqué de transparence pour les incidences moyennes.

— Sur le plan écologique, nous obtenons de nouvelles preuves, d'une part du caractère limitant et donc déterminant de la lumière pour l'édification de la structure forestière, d'autre part du haut niveau d'adaptation de cette structure qui permet l'utilisation optimale de la lumière, caractère dont il est parfois fait état sans preuve.

— Enfin, sur le plan théorique de la modélisation, la probabilité de rencontrer une feuille à un endroit donné n'est pas aléatoire, mais dépend de la structure des couches supérieures; c'est dire qu'il faudrait employer un modèle markovien pour toute description précise du fonctionnement énergétique de la forêt tropicale.

DISCUSSION

L'analyse bibliographique faite au début de ce travail révèle un certain état de confusion apparente : il semble qu'on se soit le plus souvent attaché à interpréter des mesures faites dans des conditions fixées par les circonstances plutôt qu'à établir, avant les mesures, un protocole propre à répondre à tel ou tel aspect écologique précis. L'éclairement relatif qui nous intéresse particulièrement a été mesuré un peu n'importe comment et baptisé souvent à tort « daylight factor », ce qui n'est pas étranger à toutes les critiques apportées à ce paramètre.

En fait, nous pensons, avec ANDERSON, que le « daylight factor » est un bon paramètre du microclimat forestier à condition de ne pas le pervertir. Ainsi qu'elle le rappelle, on doit avant tout bien distinguer les mesures effectuées par ciels couverts de celles effectuées par ciels clairs en raison de la différence de pénétration des rayonnements directs et diffus (ANDERSON, 1964 *a* et *b*). Le terme de « daylight factor » ne s'applique qu'aux mesures faites par temps uniformément couvert, c'est pourquoi nous avons adopté, pour sa traduction, la formule d'Éclairement Diffus Relatif.

Le résultat des mesures dépend non seulement des conditions météorologiques mais aussi, évidemment, de la gamme de sensibilité spectrale du capteur; mais l'uti-

lisation des appareils dépend de l'évolution technologique et si, actuellement, pour apprécier le rayonnement utile à la photosynthèse on s'adresse aux « quantomètres », naguère le meilleur capteur était le luxmètre qui, ce qu'on sait depuis longtemps, surestime le rayonnement transmis en raison de son pic de sensibilité dans le jaune et d'une certaine queue de réponse dans l'infrarouge. La plupart des luxmètres sous-estiment en outre le rayonnement incident en raison de leur faible réponse aux rayons fortement obliques.

Au total, avec les éléments de critique actuels, c'est une certaine homogénéité qui se dégage de nos mesures et du premier chaos bibliographique dont la confusion n'est qu'apparente. Elle permet de conclure à une certaine similitude des forêts tropicales entre elles, avec un EDR voisin de 0,5 %, quand on le mesure avec un quantomètre et 0,7 % avec un luxmètre.

L'EDR est sûrement le plus simple des paramètres signifiants du microclimat du sous-bois, mais il reste insuffisant. Par beau temps, les conditions d'éclairement du sous-bois sont en effet complètement perturbées par la présence des taches de soleil qui restent très mal connues malgré l'excellente étude de EVANS. Elles sont souvent réputées très brillantes (certains parlent de 100 % d'EDR, alors que l'éclairement relatif d'un chablis moyen n'atteint généralement pas plus de 60-70 % pendant les phases ensoleillées) et l'absence pratiquement complète d'étude sur la physiologie des plantes du sous-bois laisse planer l'hypothèse de sciaphilies extrêmes, donc de réponses négatives à l'éclairement accru des taches.

L'étude des conditions énergétiques de régénération en sous-bois devrait comprendre, d'une part, l'étude de l'assimilation photosynthétique des différentes espèces sciaphiles, d'autre part, celle de l'énergie reçue à chaque instant de la journée par un grand nombre d'individus du sous-bois pendant une longue période; ce travail est irréalisable avec des moyens matériels réduits. Nous avons donc abordé le problème autrement, en tentant de répondre à deux questions : 1° Quelle est la surface du sol occupée par les taches ? 2° Quelle est la luminosité des taches ? A cette deuxième question, nous n'apportons qu'une réponse partielle : faible !

Nous avons montré que la surface relative occupée par les taches est de l'ordre de 10 % pendant les 6 heures de mi-journée. Fait intéressant, cette surface relative est inversement proportionnelle à l'EDR. Si l'on compare la surface des taches (10 %) à l'EDR (0,5 %), ce dernier donnant une idée de la porosité réelle du couvert, on mesure l'importance des phénomènes de diffraction et on comprend mieux la relativement faible brillance des taches de soleil : le flux lumineux de rayons directs provenant du disque solaire est dispersé sur une surface grossièrement 20 fois plus grande que la surface des trous du feuillage, ce qui fait que l'éclairement relatif au sein des taches ne dépasse que rarement 5 % de l'éclairement en plein découvert. En d'autres termes, d'un point situé dans une tache de soleil on ne voit, à travers le trou du feuillage correspondant, qu'une partie seulement du disque solaire; le diamètre apparent du soleil étant voisin de 0°5 (soit 1/100 de Radian), on ne voit plus qu'une partie du disque dès que le diamètre de la trouée est inférieur au centième de sa hauteur au-dessus du sol (soit à midi, avec le soleil au zénith, 30 cm pour une trouée à 30 m de haut). Une fois la diffraction amorcée, les rayons directs, c'est-à-dire en fait ceux qui proviennent du disque solaire, ont une probabilité accrue de rencontrer des obstacles : les strates inférieures recoupent les taches issues de la voûte, ce qui explique bien la forme confuse et l'hétérogénéité lumineuse des taches au niveau du sol : par exemple, il ne nous a pas été possible d'établir une relation valable entre surface et brillance des taches.

On se rappelle que la faible luminosité des taches de soleil avait déjà été signalée maintes fois mais elle pouvait apparaître comme un peu aberrante; elle s'inscrit en fait parfaitement dans le schéma actuel de la pénétration du rayonnement à travers un couvert forestier dense et élevé.

Par beau temps, l'énergie lumineuse qui parvient au sous-bois sous forme de taches est donc vraisemblablement parfaitement utilisable par les plantes même en admettant, comme VETH, qu'au-delà de 10 % du plein ensoleillement, il y a une saturation de l'appareil photosynthétique des espèces tropicales et plusieurs travaux plus récents montrent qu'au moins en ce qui concerne les espèces sylvicoles, cette saturation n'apparaît pas avant un éclairement relatif de 50 %. D'ailleurs, tout au long de cette étude, sans en apporter de preuve formelle, nous découvrons de nombreux indices du rôle fortement limitant de la lumière.

CONCLUSION

Le rapport entre l'éclairement en sous-bois et l'éclairement à découvert par ciel uniformément couvert, ou éclairement diffus relatif, est comme l'a bien montré ANDERSON un excellent indice, qui traduit la fermeture ou densité d'un couvert; mais il ne suffit pas, dans la majorité des cas, à décrire les conditions de croissance d'une plante sous un couvert.

Il peut se faire, par exemple, que les « trous » du feuillage ne soient pas répartis au hasard. Ils peuvent être orientés, comme au bord d'une route forestière : l'éclairement total reçu dépendra alors évidemment de l'orientation de la route. Dans le cas d'un couvert aléatoire, la densité de trous augmente en se rapprochant de la verticale : en zone tempérée où le soleil est toujours fortement incliné sur l'horizon et où ses rayons rencontrent donc les zones denses du feuillage, la perméabilité au direct est moindre que celle au diffus et l'EDR surestime la quantité globale de rayonnement transmis; près de l'équateur, cette surestimation s'atténue.

Plus généralement, c'est la réponse photosynthétique même des plantes qui interdit de considérer directement l'EDR. En effet, surtout chez les plantes sciaphiles, le rendement photosynthétique baisse quand l'éclairement augmente; une moyenne d'éclairements n'a donc aucune signification pour la plante. En montrant l'importance des phénomènes de diffraction et la faiblesse des pics d'éclairement en sous-bois, nous sommes autorisés à supposer qu'aux niveaux lumineux atteints, la relation photosynthèse/éclairement est linéaire. Une moyenne est alors signifiante et l'EDR prend une véritable valeur écologique.

En moyenne, l'EDR (dans le visible) du sous-bois de la forêt de Taï est voisin de 0,5 % et c'est donc de cette fraction de l'énergie incidente dont disposent les semis d'arbres. Cet apport énergétique est très faible et les espèces qui survivent longtemps dans ces conditions sont sans doute à l'extrême limite des possibilités d'adaptation physiologique.

BIBLIOGRAPHIE

ALEXANDRE D. Y., 1977. — Régénération naturelle d'un arbre caractéristique de la forêt équatoriale de Côte-d'ivoire : *Turraeanthus africana* Pellegr. *Œcol. Plant.*, **12**, 3, 241-262.

ALLÉE W. C., 1926. — Measurement of environmental factors in the tropical rain forest of Panama. *Ecology*, **7**, 273-302.

ALLEN L. H., LEMON & MULLER, 1972. — Environment of a Costa Rican forest. *Ecology*, **53**, 1, 102-111.

ANDERSON M. C., 1964 *a*. — Studies of the woodland light climate. I. The photographic computation of light conditions. *J. Ecol.*, **52**, 27-41, 643-663.

ANDERSON M. C., 1964 *b*. — Light relations of terrestrial plant communities and their measurement. *Biol. Rev.*, **39**, 425-486.

ANDERSON M. C., 1966 *a*. — Stand structure and light penetration. II. A theoretical analysis. *J. appl. Ecol.*, **3**, 41-54.

ANDERSON M. C., 1966 *b*. — Some problems of simple caracterization of the light climate in plant communities. In: BRAINBRIDGE *et al.*, ed., *Light as an ecological factor*, 77-90. Blackwell, 452 p.

ANDERSON M. C., 1970. — Interpreting the fraction of solar radiation available in forest. *Agr. Meteor.*, **7**, 19-28.

ANDERSON M. C. & MILLER E. E., 1974. — Forest cover as a solar camera: penumbral effects in plant canopies. *J. appl. Ecol.*, **11**, 2, 691-697.

ASHTON P. S., 1958. — Light intensity measurements in rain forest near Santarem, Brasil. *J. Ecol.*, **58**, 65-70.

ATKINS W. R. G., POOLE H. H. & STANBURY F. A., 1937. — The measurement of the intensity and the colour of the light in woods by means of emission and rectifier photoelectric cells. *Proc. Roy. Soc., Ser. B*, **121**, 427-450.

BECKER M., 1971. — Une technique nouvelle d'utilisation des photographies hémisphériques pour la mesure du climat lumineux en forêt. *Ann. Sci. Forest.*, **28**, 4, 425-442.

BIGGS W. W. *et al.*, 1971. — Photosynthesis light sensor and meter. *J. Ecol.*, **52**, 1, 125-131.

BJORKMAN O. & LUDLOW M. M., 1972. — Characterisation of the light climate of the floor of a Queensland rain forest. *Carnegie Inst. Yb.*, **71**, 85-94.

BJORKMAN O. *et al.*, 1972. — Photosynthetic performance of two rain forest species in their native habitat and analysis of their gas exchanges. *Carnegie Inst. Yb.*, **71**, 94-102.

BONHOMME R., 1970. — Application de la technique des photographies hémisphériques *in situ* à la mesure de l'indice foliaire. In: *Techniques d'étude des facteurs physiques de la biosphère*, INRA, p. 501-505.

BONHOMME R. & CHARTIER P., 1972. — The interpretation and automatic measurement of hemispherical photographs to obtain sunlit foliage area and gap frequency. *The Israel J. agric. Research*, **22**, 2, 52-61.

BONNIS G., 1980. — *Étude des chablis en forêt dense humide sempervirente de Taï (Côte-d'Ivoire)*. Multi. ORSTOM, 29 p., annexes.

BRINKMANN W. L. F., 1971. — Light environment in tropical rain forest of Central Amazonia. *Acta Amazonica*, **1-2**, 37-49.

BÜNNING E., 1947. — *In den Wälden Nord-Sumatras*. Bonn.

CACHAN P., 1963. — Signification écologique des variations microclimatiques verticales dans la forêt sempervirente de Basse Côte-d'Ivoire. *Ann. Fac. Sci. Univ. Dakar*, **8**, 89-155.

CACHAN P. & DUVAL J., 1963. — Variations microclimatiques verticales et saisonnières dans la forêt sempervirente de Basse Côte-d'Ivoire. *Ann. Fac. Sci. Dakar*, **8**, 5-87.

CARTER G. S., 1934. — Reports of the Cambridge expedition to British Guiana 1933. Illumination in the rain forest at the ground level. *J. Linn. Soc.*, **38**, 579-589.

CATINOT R., 1965. — Sylviculture tropicale en forêt dense africaine. *Bois For. Trop.*, n^{os} 101, 102, 103, 104.

COSTER C., 1935. — Licht, ondergroei en wortelconcurrentie. *Tectona*, **28**, 612-619.

DIRMHIRN I., 1961. — Light intensity at different levels. Entomological studies from a high tower in Mpanga forest, Uganda. *Trans. Roy. Ent. Soc. London*, **113**, 11, 270-274.

DUCREY M., 1973. — Appréciation du rayonnement solaire dans et sous le couvert forestier. Congrès « Le soleil et la vie », Paris, 1973.

DUCREY M., 1975 *a*. — Utilisation de photographies hémisphériques pour calculer la perméabilité de la voûte forestière au rayonnement solaire. I. Analyse théorique de l'interception. *Ann. Sci. For.*, **32**, 2, 73-92.

DUCREY M., 1975. — Utilisation des photographies hémisphériques pour le calcul de la perméabilité de la voûte forestière au rayonnement solaire. II. Étude expérimentale. *Ann. Sci. For.*, **32**, 4, 205-221.

ELLENBERG H., 1963. — *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*, Stuttgart.

EVANS G. C., 1939. — Ecological studies of the rain forest of Southern Nigeria. II. The atmospheric environmental conditions. IV. Intensity of illumination in the undergrowth of primary and secundary forest. *J. Ecol.*, **27**, 436-482.

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.

EVANS G. C. & COOMBE D. E., 1959. — Hemispherical and woodland canopy photography and the light climate. *J. Ecol.*, **47**, 103-113.

FEDERER C. A. & TANNER C. B., 1966. — Spectral distribution of light in the forest. *Ecology*, **47**, 4, 555-560.

GATES M., 1965. — Energy, plants and ecology. *Ecology*, **46**, 1-13.

GAY L. W. *et al.*, 1971. — Solar radiation variability on the floor of a pine plantation. *Agric. Meteor.*, **8**, 39-50.

GÉRARD Ph., 1960. — Étude écologique de la forêt dense à *Gilbertiodendron dewevrei* dans la région d'Uele. INEAC, n° 87, 159 p.

GERMAIN R. & EVRARD C., 1956. — Étude écologique et phytosociologique de la forêt à *Brachystegia laurentii*. INEAC, ser. Sci., n° 67.

GRUBB P. J. & WHITMORE T. C., 1967. — A comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador. III. The light reaching the ground vegetation. *J. Ecol.*, **55**, 33-57.

HARI P. *et al.*, 1976. — A new approach for measuring light inside the canopy in photosynthesis studies. *Silva Fennica*, **10**, 2, 94-102.

ISOBE S., 1969. — Theory of the light distribution and photosynthesis in canopies of randomly dispersed foliage area. *Bull. Nat. Inst. agr. Sci. (Tokyo)*, **A 16**, 1-25.

KATO R. *et al.*, 1978. — Plant biomass and growth increment studies in Pasoh Forest. *Malayan Nature J.*, **30**, 2, 211-224.

KAWANABE S., TAMAI S. & TSUTSUMI T., 1975. — Effects of thinning on the biomass and the light climate in *Chamaecyparis obtusa* stand. *Bull. Kyoto Univ. For.*, **47**, 26-33.

KUBIN S., 1971. — Measurement of radiant energy, ch. 19, in: SESTÁK, CATSKY & JARVIS, eds. *Plant Photosynthetic production, manual of methods*. The Hague, 818 p.

KUROIWA S., 1970. — Total photosynthesis of a foliage in relation to inclination of leaves. In: *Prediction and measurement of photosynthetic productivity*. Pudoc, p. 79-89.

LEIGH E. G., Jr., 1975. — Structure and climate in tropical rain forest. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **6**, 67-86.

LEMÉE G., 1959. — Effets des caractères du sol sur la localisation de la végétation en zone tropicale et équatoriale humide, Unesco. *Actes du colloque d'Abidjan*, p. 25-39.

LEMEUR R., 1973. — Effects of spatial leaf distribution on penetration and interception of direct radiation. *Ecol. Conserv.*, **5**, 349-356. Unesco, *Actes du colloque d'Uppsala*.

LONGMAN K. A. & JENIK J., 1974. — *Tropical forest and its environment*. London, Longman group Ltd., 196 p.

LUNDEGARDH H., 1924. — *Der Kreislauf der Kohlensaüre in der Natur*. Jena, Gustav Fisher.

MCCREE K. J. & LOOMIS R. S., 1969. — Photosynthesis in fluctuating light. *Ecology*, **50**, 422-428.

MCLEAN 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.

MADGWICK H. A. I. & BRUMFIELD G. L., 1969. — The use of hemispherical photographs to assess light climate in forest. *J. Ecol.*, **57**, 2, 537-542.

MONTENY B. A. *et al.*, 1974. — *Étude spectrale du rayonnement solaire en Basse Côte-d'Ivoire*. Multi ORSTOM, 23 p.

MOREAU R. E., 1935. — Some eco-climatic data for closed evergreen forest in tropical Africa. *J. linn. Soc. (Zool.)*, **39**, 285-293.

NEWMAN I. V., 1954. — Locating strata in tropical rain forest. *J. Ecol.*, **42**, 1, 218-219.

NIERSTRASZ E., 1975. — *Clairières et chablis en forêt naturelle*. Multi. ORSTOM, 21 p., pl.

NONATO DA CONCEICAO P., 1977. — Alguns aspectos ecofisiológicos de floresta tropical húmeda de terra firme. *Acta amazonica*, **7**, 2, 157-178.

OLDEMAN R. A. A., 1974. — Écotopes des arbres et gradients écologiques verticaux en forêt guyanaise. *Terre et Vie*, **28**, 487-520.

PERRIN DE BRICHAMBAUT C., 1963. — *Rayonnement solaire et échanges radiatifs naturels*. Gauthier-Villars, 300 p.

PERRIN DE BRICHAMBAUT C., 1973. — Rayonnements naturels et bilans énergétiques : application aux régions intertropicales. *Bois For. Trop.*, **147**, 3-34.

PIETERS A., 1963. — *Studie van de Natuurlijke Verjonging in het Evenaarswood van de Streek van Yangambi.* Thèse Univ. Gent, 134 p.

RICHARDS P. W., 1952. — *The tropical rain forest.* Cambridge, Univ. Press, 450 p.

ROBERTSON G. W., 1966. — The light composition of solar radiation and spectra available to plants. *Ecology*, **47**, 640-643.

ROLLET B., 1969. — La régénération naturelle en forêt dense humide sempervirente de la plaine de la Guyane vénézuélienne. *Bois For. Trop.*, **124**, 19-38.

ROSS R., 1954. — Ecological studies on the rain forest of Southern Nigeria. III. Secundary succession in the Shasha forest reserve. *J. Ecol.*, **42**, 259-282.

ROUSSEL L., 1980. — Essences d'ombre et de lumière : vues modernes sur une notion ancienne. *Rev. For. Franç.*, **32**, 1, 35-43.

SCHULZ J. P., 1960. — *Ecological studies on rain forest in Northern Surinam.* Amsterdam, Van Eedenfonds, 267 p.

SMITH J. S., 1936. — Light and the forest canopy. *Malayan Forester*, **5**, 7-12.

STOCKER O., 1935. — Assimilation and Atmung westjawanischer Tropenbäume. *Planta*, **24**, 420-445.

SYNNOTT T. J., 1975. — *Factors affecting the regeneration and growth of seedlings of Entandrophragma utile.* Thèse, Makerere University, Kampala.

SZEICZ G., 1966. — Field measurement of energy in the 0.4-0.7 micron range. In: BRAINBRIDGE R., EVANS G. C. & RACKHAM O., eds. *Light as an ecological factor*, p. 41-52. Blackwell, Oxford, 452 p.

TAMAI S., 1976. — Studies on the stand structure and light climate. II. Methods of investigating the sunfleck on the forest floor. *Bull. Kyoto Univ. For.*, **48**, 69-79.

TRAPP E., 1938. — Untersuchung über die Verteilung der Helligkeits in einen Buchenbestand. *Bioklimatologie*, ser. B, **5**, 153-158.

VETH B. M., 1940. — Over de lichtbehoefte van planten in de tropen. *Bull. Agric. Congo Belge*, **31**, 75-81.

VOOREN A. P., 1979. — *Essai sur la voûte forestière et sa régénération. Analyse structurelle et numérique d'une toposéquence en forêt de Taï, Côte-d'Ivoire.* Maîtrise Université agronomique, Wageningen.

WALTER H., 1973. — *Ecology of tropical and subtropical vegetation.* II. *The continuously wet tropical rain forest.* Van Nostrand Reinhold Co., p. 72-143.

WALTON A. B., 1936. — More investigations on light intensity. *Malay. Forest.*, **5**, 111-115.

WARREN-WILSON J., 1960. — Inclined point quadrats. *New Phytol.*, p. 59.

WARREN-WILSON J., 1963. — Estimation of foliage denseness and foliage angle by inclined point quadrat. *Austr. J. Bot.*, **11**, 95-105.

WARREN-WILSON J., 1965. — Stand structure and light penetration. I. Analysis by point quadrats. *J. appl. Ecol.*, **2**, 383-390.

WHITMORE T. C., 1966. — A study of light conditions in forests in Ecuador with some suggestions for further studies in tropical forests. In: BRAINBRIDGE *et al.*, ed. *Light as an ecological factor*, p. 235-248. Blackwell, 452 p.

WHITMORE T. C. & WONG Y. K., 1959. — Patterns of sunflakes and shade in tropical rain forest. *Malay. Forest.*, **22**, 1, 50-62.

WILLIAMS W. A., LOOMIS R. S. & ALVIM P. DE T., 1972. — Environment of evergreen rain forest on the lower Rio Negro. *Trop. Ecol.*, **13**, 1, 65-78.

YODA K., 1974. — Three dimensional distribution of light intensity in a tropical rain forest of West Malaysia. *Jap. J. Ecol.*, **24**, 4, 247-254.