

In: *Problèmes d'écologie: structure et fonctionnement des écosystèmes terrestres* de la dir. de N. Lamotte et F. Bourliès  
-- Paris, New-York, Barcelone, Rilau, Nassou, 1978.

## CHAPITRE VII

# LA FORÊT SEMPERVIRENTE DE BASSE CÔTE-D'IVOIRE

par

F. BERNHARDT-REVERSAT, C. HUTTEL et G. LEMÉE

Les recherches sur les écosystèmes de la forêt sempervirente de basse Côte d'Ivoire ont été entreprises dans le cadre du Programme Biologique International par l'Office de la Recherche scientifique et technique Outre-Mer (O.R.S.T.O.M.) avec le soutien financier du P.B.I.

Des études sur cette forêt selon le concept global de l'écosystème envisagé comme « l'unité fonctionnelle de base de l'Écologie » étaient apparues particulièrement importantes en Côte d'Ivoire, où elle couvre encore de vastes surfaces et constitue de ce fait un potentiel économique précieux.

Ces études ont été facilitées par les connaissances réunies, depuis les premières explorations du botaniste A. Chevalier au début du siècle, par de nombreux chercheurs de différentes spécialités. Elles ont débuté en 1966 et ont été poursuivies jusqu'en 1975 par des phytoécologistes du Centre O.R.S.T.O.M. d'Adiopo-Doumé, près d'Abidjan, où se trouvent réunies de nombreuses disciplines scientifiques et des moyens matériels importants. L'équipe a bénéficié également de l'expérience acquise par le Centre technique forestier tropical (C.T.F.T.) sur la forêt ivoirienne.

### I. — LE CADRE GÉOGRAPHIQUE

28 FEV. 1980

En Côte d'Ivoire la forêt recouvre encore environ un tiers de la surface du pays, le reste étant le domaine des cultures et de la savane. Elle comprend deux grands types : la forêt sempervirente, au Sud et au Sud-Ouest (secteur ombrophile), et la forêt semi-décidue plus au Nord (secteur mésophile).

Les études ont été faites en forêt sempervirente, sur deux formations géologiques différentes.

DR 9980 BSV

## 1° Les localités étudiées

Dans la zone sublittorale des sables tertiaires, la forêt a été en grande partie défrichée. Il n'en reste plus que des lambeaux dont la forêt du Banco (5° 23' N, 4° 2' W, alt. 50 m), à quelques kilomètres à l'ouest d'Abidjan, mise en réserve en 1924, constitue un bel exemple. Sa surface est de 3 000 ha et couvre approximativement le bassin d'une petite rivière, le Banco, qui se jette dans la lagune à la sortie de la forêt. La partie centrale a été conservée en forêt naturelle. Bien qu'elle soit située dans une zone très habitée, cette forêt ne subit qu'une influence anthropique limitée ; la grande faune en a toutefois disparu en grande partie.

La forêt de Yapo (5° 42' N, 4° 6' W, alt. 70 m) est située à 45 km au nord de la forêt du Banco sur les schistes birrimiens. Elle représente un type de forêt largement répandu dans le secteur ombrophile et constitue elle-même un massif relativement étendu. Son statut est celui de « forêt classée », qui autorise une exploitation légère par les forestiers ; la zone étudiée montre effectivement les traces d'une exploitation assez récente, mais l'intervention humaine y demeure actuellement très faible.

## 2° Le climat

Le climat de la Côte d'Ivoire a fait l'objet de publications de M. Eldin (1971, 1974). Les données locales ont été fournies par les publications de l'ASECNA pour le Banco, les archives du CTFT pour Yapo et les relevés du laboratoire de Bioclimatologie de l'ORSTOM pour Adiopo-Doumé (Gosse et Eldin, 1973).

Le tableau I donne les moyennes mensuelles et annuelles des facteurs climatiques biologiquement importants dans des stations proches des forêts étudiées.

a) Les pluies sont réparties en deux saisons humides selon un régime de type équatorial : la plus importante, de mars à juillet, présente un maximum en juin ; la seconde, de septembre à novembre, montre un maximum en octobre (tableau I). Ainsi sont délimitées deux saisons à faible pluviosité avec un minimum en janvier (grande saison sèche) et un autre, moins marqué, en août (petite saison sèche). Les deux stations diffèrent par l'intensité des pluies en juin et juillet, qui est sensiblement plus élevée au Banco, plus proche du littoral ; cette différence se retrouve dans le total annuel.

Ce schéma représente une moyenne établie sur environ 40 ans, mais les variations d'une année à l'autre peuvent être importantes, le total annuel variant du simple au double à Yapo et plus au Banco. La durée et l'intensité des 4 saisons définies sont également très variables d'une année à l'autre, la petite saison sèche pouvant être totalement inexistante (Yapo en 1973).

b) L'humidité atmosphérique est toujours très élevée, ne descendant qu'exceptionnellement au-dessous de 65 % d'humidité relative pendant les journées les plus ensoleillées. Les moyennes mensuelles varient entre 80 et 86 %, sauf en août où l'on atteint un minimum de 77 %. En grande saison sèche, de courtes périodes d'« harmattan », vent du nord, peuvent parfois faire descendre l'humidité relative, particulièrement en janvier, à 45 % et moins.

c) A la différence des précipitations, le cycle annuel de la température moyenne mensuelle n'a qu'un seul maximum, en fin de grande saison sèche, et un seul minimum, en petite saison sèche. L'amplitude des variations saisonnières est faible,

Tableau I. — CARACTÈRES CLIMATIQUES DE LOCALITÉS PROCHES DES FORÊTS DU BANCO ET DE YAPO

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Année
Précipitations, mm													
le Banco (1), 1935-1973, minimum	0	0	46	21	108	181	6	5	9	16	41	15	1 369
maximum	132	161	273	332	538	1 059	868	216	338	627	385	155	3 287
moyenne	41	55	106	138	282	602	267	61	102	191	166	84	2 095
Yapo (2), 1933-1973, minimum	0	0	25	8	84	167	2	2	16	30	74	4	1 213
maximum	203	162	321	294	394	524	417	215	402	412	418	169	2 436
moyenne	30	54	138	153	236	315	163	64	122	218	174	72	1 739
Température sous abri, °C													
Adiopo-Doumé (3), 1950-1972, minimum	22,0	22,8	23,1	23,2	22,9	22,4	21,7	21,1	21,8	22,5	22,4	22,1	22,3
maxima moyens	31,2	32,1	32,3	31,9	31,1	28,8	27,8	27,4	28,0	29,3	30,6	30,5	30,0
maxima moyennes	26,6	27,5	27,7	27,5	27,0	25,6	24,7	24,3	25,0	23,9	26,5	26,3	26,2
Durée d'insolation, heures													
Adiopo-Doumé (3), 1956-1972	161	176	196	182	172	84	87	74	84	157	182	166	1 722
Reyennement solaire global cal/cm <sup>2</sup>													
Adiopo-Doumé (3), 1968-1972	10 759	12 022	14 486	13 759	13 332	9 641	8 506	8 110	9 430	12 497	11 881	11 537	135 960
Évapo-transpiration potentielle, mm (formule de Turc)													
Adiopo-Doumé, 1956-1972	105	113	128	121	113	77	79	77	81	108	112	105	1 219

(1) Station météorologique de l'École forestière du Banco.

(2) Station pluviométrique de la maison forestière de Yapo-Sud.

(3) Station météorologique du laboratoire de Bioclimatologie de l'ORSTOM.

inférieure à 4° C, alors que l'amplitude journalière moyenne est plus importante : elle varie entre 6° en grande saison des pluies et 9° en grande saison sèche.

d) La durée d'insolation et le flux de rayonnement solaire global montrent une évolution annuelle à deux maximums, l'un en mars à la fin de la grande saison sèche, l'autre, moins important, en octobre-novembre, en petite saison des pluies.

e) L'évapo-transpiration potentielle (ETP) est une grandeur climatique dont les valeurs mensuelles moyennes, qui figurent dans le tableau I, ont été calculées par la formule de Turc :

$$ETP = 0,4 \frac{t}{t + 15} \times \left[ (0,62 \frac{h}{H} + 0,18) I_{ga} + 50 \right]$$

où t est la température moyenne, H la durée astronomique du jour en heures et dixièmes, h la durée quotidienne d'insolation en heures et dixièmes,  $I_{ga}$  l'énergie du rayonnement solaire qui atteindrait le sol en l'absence d'atmosphère, exprimé en  $\text{cal/cm}^2/\text{jour}$ . La mesure de l'ETP au moyen d'un évapotranspiromètre sous gazon de *Paspalum notatum*, réalisée au laboratoire de Bioclimatologie d'Adiopo-Doumé, fournit des valeurs proches de l'ETP calculée. Son évolution saisonnière est parallèle à celle du rayonnement solaire.

f) Le déficit hydrique climatique est mesuré par la différence entre l'ETP et les précipitations pour une période donnée. Selon ce critère, la grande saison sèche moyenne dans la zone où se trouvent les forêts étudiées couvre les mois de décembre, janvier, février et une partie de mars, avec un déficit hydrique cumulé moyen de l'ordre de 170 mm ; si cette valeur, qui est sous-estimée, reçoit la correction de 20 % proposée par Eldin, elle est portée à 200 mm. Quant à la petite saison sèche, elle ne concerne que le mois d'août, avec un déficit moyen très faible. Il existe selon les années des différences importantes dans la durée et la rigueur de la période déficitaire et cette variabilité constitue par elle-même une caractéristique écologiquement très importante du climat.

Le climat de la forêt sempervirente de basse Côte-d'Ivoire est ainsi un climat à quatre saisons :

- grande saison sèche de 3 à 4 mois (décembre à mars), ensoleillé, chaude, avec ETP élevée ;
- grande saison des pluies, culminant en juin, avec ensoleillement, température et ETP diminuant progressivement ;
- petite saison sèche en août-septembre, très nuageuse, fraîche, à ETP faible ;
- petite saison des pluies en octobre-novembre, où la nébulosité est plus faible et l'ETP plus élevée.

Les deux saisons à forte pluviosité du cycle annuel ont donc des caractéristiques bioclimatiques différentes, ainsi que les deux saisons à faible pluviosité.

### 3° Géologie et géomorphologie

La zone sédimentaire des sables tertiaires forme une bande de quelques 30 km de large le long de la côte centre et est de la Côte-d'Ivoire. Ce sont des dépôts détritiques sableux, avec de nombreuses intercalations de lentilles d'argile, qui forment des plateaux horizontaux à une altitude proche de 100 m, entaillés par des talwegs profonds d'une cinquantaine de mètres au Banco, avec des versants dont la pente

atteint jusqu'à 50 %. Les 2 stations choisies au Banco sont situées l'une sur le plateau, l'autre dans un fond plat de talweg ; elles sont distantes de 400 m avec 50 m de dénivellation. Les sables tertiaires montrent une très bonne perméabilité et une dominance des déplacements de l'eau par percolation. Les conditions sont optimales pour une bonne infiltration et la formation d'une nappe phréatique profonde.

La forêt de Yapo est située sur une roche-mère métamorphique schisteuse, principalement des schistes arkosiques ou argileux avec des filons quartzitiques. Cette formation s'étend, au nord des sables tertiaires, sur tout le sud-est de la Côte-d'Ivoire. La topographie présente une suite de vallonnements à pentes douces, des sommets arrondis et des versants courts. La parcelle d'étude est implantée sur un sommet.

### 4° Les sols

Les sols de ces deux forêts se placent, selon la classification française, parmi les sols ferrallitiques fortement désaturés, groupe appauvri (Perraud, 1971).

La désaturation concerne l'horizon B et les sols fortement désaturés de basse Côte-d'Ivoire sont définis par une somme des bases échangeables inférieure à 1 milliéquivalent/100 g, un taux de saturation du complexe absorbant inférieur à 20 % et un pH inférieur à 5,5. Le « groupe appauvri » est caractérisé par un appauvrissement en argile concernant au moins les 40 cm supérieurs du sol.

La figure VII.1 représente les textures des sols des trois stations étudiées. Les sols du Banco sont très sableux. Le sol du talweg est un sol colluvionné et sablo-argileux dans toute son épaisseur. Le sol du plateau montre un horizon sablo-argileux léger qui surmonte une épaisse couche argilo-sableuse.

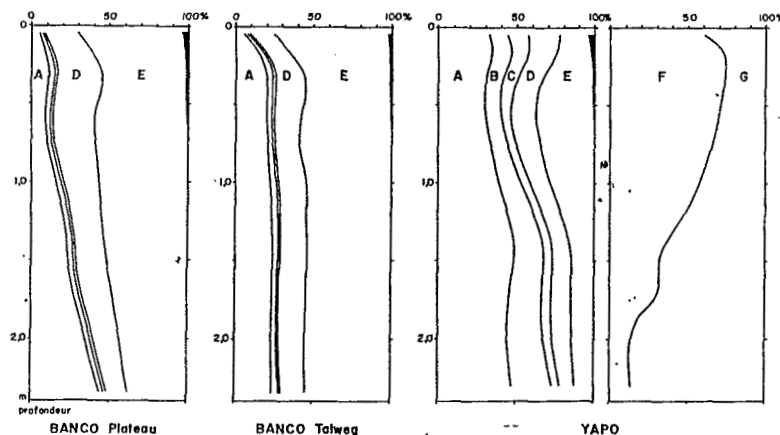


FIG. VII.1. — Texture des sols des trois stations (C. HUTTEL, 1975). A : argile (< 2 µm). — B : limon fin (2 à 20 µm). — C : limon grossier (20 à 50 µm). — D : sable fin (50 à 200 µm). — E : sable grossier (0,2 à 2 mm). — F : ensemble des éléments fins (jusqu'à 2 mm). — G : éléments grossiers (> 2 mm). — En noir : matière organique A à E : en % de la terre tamisée à 2 mm (« terre fine »). — F et G : en % de la terre totale.

A Yapo les sols sont caractérisés par la présence d'un horizon gravillonnaire à une profondeur de 100 à 150 cm. La teneur en éléments fins, argile et limon, de la terre fine est plus élevée qu'au Banco, le sol étant argilo-sableux en surface, et franchement argileux au-dessous de 120 cm.

## II. — INVENTAIRE ET STRUCTURE

Si la forêt dense ivoirienne a fait l'objet d'études floristiques dès le début du siècle avec A. Chevalier et ensuite avec A. Aubreville, les premiers essais de reconnaissance de groupements végétaux ne datent que de 1948 (Mangenot, Miège et Aubert). En appliquant les méthodes de l'école zuricho-montpelliéraine d'analyse de l'ensemble de la végétation vasculaire (épiphytes exclues), G. Mangenot (1955) décrit dans la classe des *Uapacetalia* (forêts ombrophiles sur sol bien drainés de basse altitude) trois associations :

- *Turraeantho-Heisterietum*, forêt psammohygrophile liée à de fortes précipitations et à un sol sableux ;
- *Diospyro-Mapanietum*, forêt pélohygrophile liée à un climat moins humide mais à un sol riche en argile ;
- *Eremospatho-Mabetum*, forêt subhygrophile présente dans la même zone climatique que le *Diospyro-Mapanietum*, mais sur des sols moins riches en argile.

Cette classification a été reprise et cartographiée pour l'ensemble de la Côte-d'Ivoire par Guillaumet et Adjanohoun (1971).

La forêt du Banco appartient au premier de ces groupements, celle de Yapo au second.

## 1° Composition floristique

La composition floristique a été établie pour les espèces arborescentes par l'inventaire complet, sur des surfaces de 0,25 ha (carrés de 50 × 50 m), des individus de plus de 40 cm de circonférence à 1,30 m de hauteur. A l'intérieur de certains de ces quadrats, des relevés de plus petite taille ont été faits, pour les arbres de 20 à 40 cm de circonférence et pour les strates arbustive et herbacée.

Le tableau II énumère les espèces d'arbres fréquentes dans au moins une des forêts étudiées, en ce qui concerne les individus de circonférence égale et supérieure à 40 cm à hauteur de poitrine. Sur le grand nombre d'espèces déterminées (100 à 124), une dizaine sont fréquentes dans une seule forêt et peuvent en être considérées comme caractéristiques. De nombreuses espèces ne sont pas assez abondantes pour permettre de définir leurs préférences. La rareté de certaines espèces, qui n'apparaissent que dans un relevé, peut être une rareté absolue, mais peut aussi avoir d'autres causes :

1° il peut s'agir d'espèces atteignant rarement la circonférence-limite de 30 cm mais pouvant être abondantes dans les tailles inférieures : *Discoglyprena caloneura*, *Cleistanthus polystachyus*, *Maesobotrya barberi*, *Memecylon guineense*. etc.

2° il peut également s'agir d'espèces caractéristiques d'autres groupements : espèces des forêts secondaires ou semi-décidues comme *Alstonia congensis*, *Ceiba pentandra*, *Funtumia elastica*, *Musanga cecropioides*, *Macaranga* div. sp., *Lophira alata* ; espèces des forêts marécageuses de bas-fond : *Symphonia globulifera*, *Uapaca esculenta*, *U. heudelotii*, *Cynometra ananta*.

Tableau II. — DENSITÉ MOYENNE, EN INDIVIDUS PAR HA, DES ESPÈCES LES PLUS ABONDANTES DANS LES FORÊTS DU BANCO ET DE YAPO (circonférence supérieure à 40 cm à la hauteur de 1,30 m).

	Banco	Yapo
<i>Dacryodes klaineana</i>	26	85
<i>Strombosia glaucescens</i>	25	37
<i>Allanblackia floribunda</i>	14	25
<i>Coula edulis</i>	13	18
<i>Diospyros sanza-minika</i>	8	22
<i>Blighia welwitschii</i>	15	4
<i>Trichoscypha arborea</i>	6	8
<i>Combretodendron africanum</i>	7	2
<i>Cola nitida</i>	7	2
<i>Carapa procera</i>	3	6
<i>Vitex micrantha</i>	4	3
<i>Turraeanthus africana</i>	15	2
<i>Chrysophyllum albidum</i>	6	+
<i>Berlinia confusa</i>	4	
<i>Tabernaemontana crassa</i>	4	
<i>Cola lateritia</i> var <i>maclaudii</i>	4	+
<i>Baphia bancoensis</i>	3	+
<i>Monodora myristica</i>	3	
<i>Scottelia coriacea</i>		15
<i>Scottelia chevalieri</i>		14
<i>Drypetes aylmeri</i>		14
<i>Scyttopetalum thieghemii</i>		13
<i>Tarrietia utilis</i>	+	8
<i>Coelocaryon oxycarpum</i>	1	7
<i>Garcinia guetoides</i>		5
<i>Anthostema aubryanum</i>		4

On a identifié 99 espèces d'arbres au Banco, 124 à Yapo et 107 à Taï, sur environ 5 ha pour chacune de ces forêts. A ces nombres il convient d'ajouter 5 à 10 espèces indéterminées. Ces valeurs montrent bien la relative pauvreté floristique des forêts africaines : des valeurs plus élevées ont été obtenues en Amérique tropicale, et surtout en Indo-Malaisie. La différence est illustrée par les courbes aire-espèce établies d'après nos relevés et celles construites au Surinam et en Malaisie, mais on remarquera que l'on n'a pas atteint de plateau (fig. VII.2).

Les différences de richesse floristique entre nos trois stations sont en accord avec les travaux de G. Mangenot (1950) pour qui l'association « pélohygrophile » (Yapo) est la plus riche et l'association « psammohygrophile » (Banco) la plus pauvre. Cette différence est significative : le nombre moyen d'espèces par relevé de 0,25 ha est de 25 au Banco et de 29 à Yapo.

## 2° Éléments de la structure

La structure de la strate arborescente est définie par un ensemble de paramètres de

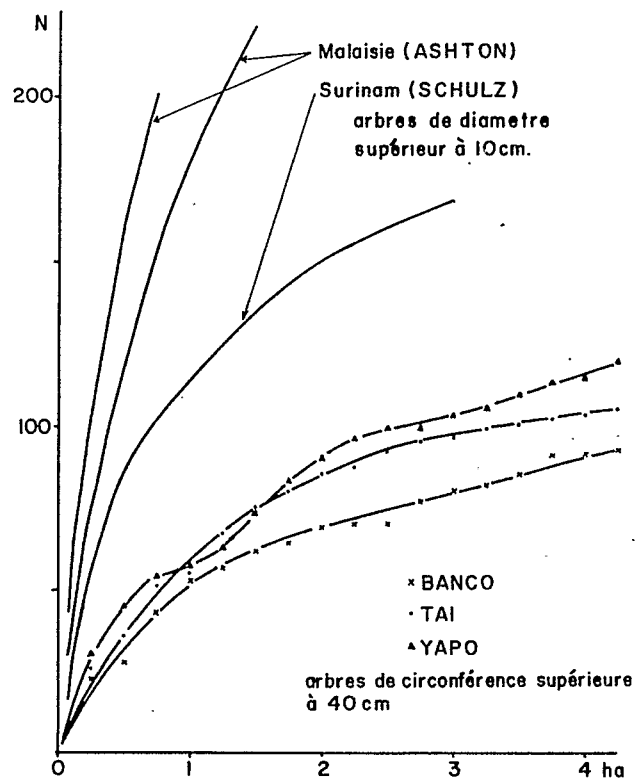


FIG. VII.2. — Courbe de la relation entre surface et nombre d'espèces d'arbres,  $N$ , dans trois forêts de Côte d'Ivoire comparées à trois forêts hors d'Afrique.

dimensions dans les parcelles (densité, hauteur, aire basale, répartition des arbres) ainsi que les relations pouvant exister entre ces paramètres.

1. *Densité du peuplement arborescent* (tableau III). — Bien que la densité soit très variable d'un quadrat à un autre dans une même forêt, elle est significativement plus élevée à Yapo qu'au Banco. Toutefois lorsque la circonférence-limite est fixée à 120 cm, la densité des arbres de taille supérieure (dits gros arbres) est la même dans les deux forêts.

Tableau III. — DENSITÉ ET AIRE BASALE DU PEUPEMENT ARBORESCENT

	Banco	Yapo
Densité (arbres par ha)		
circonférence > 40 cm	265 ± 21	427 ± 44
circonférence > 120 cm	66 ± 10	68 ± 4
Aire basale (m <sup>2</sup> par ha)	30 ± 2,6	31 ± 2,3

2. *Aire basale* (tableau III). — L'aire basale, somme des sections des troncs à 1,3 m de hauteur pour une surface donnée, est exprimée en m<sup>2</sup> de section par ha de terrain. Les valeurs trouvées par quadrat varient de 21 à 44, pour une moyenne de l'ordre de 31 et il n'y a pas de différence entre les deux forêts.

3. *Répartition des arbres en classes de circonférence*. — Les mesures de circonférence ont été regroupées en classes de 10 ou 20 cm et on a ajusté la distribution à une distribution théorique. Les distributions théoriques proposées sont nombreuses. Un modèle mathématique à deux paramètres a été établi par Caussinus et Rollet (1970) ; ce modèle peut s'ajuster à tous les types de distribution observés, mais la signification biologique des deux paramètres n'est pas très claire. Le modèle exponentiel (Rollet et Caussinus 1969) et le modèle hyperbolique (Pierlot 1966) sont plus simples et faciles à interpréter. Si la répartition suit une exponentielle la probabilité pour qu'un arbre passe (ou ne passe pas) dans la classe immédiatement supérieure est constante et indépendante de sa taille. Dans le cas de l'hyperbole cette probabilité est une fonction décroissante de la taille. Les deux modèles ont été calculés sur nos relevés, l'hyperbole selon la méthode donnée par Pierlot, l'exponentielle selon une méthode originale que nous a communiquée Pernès (comm. pers.).

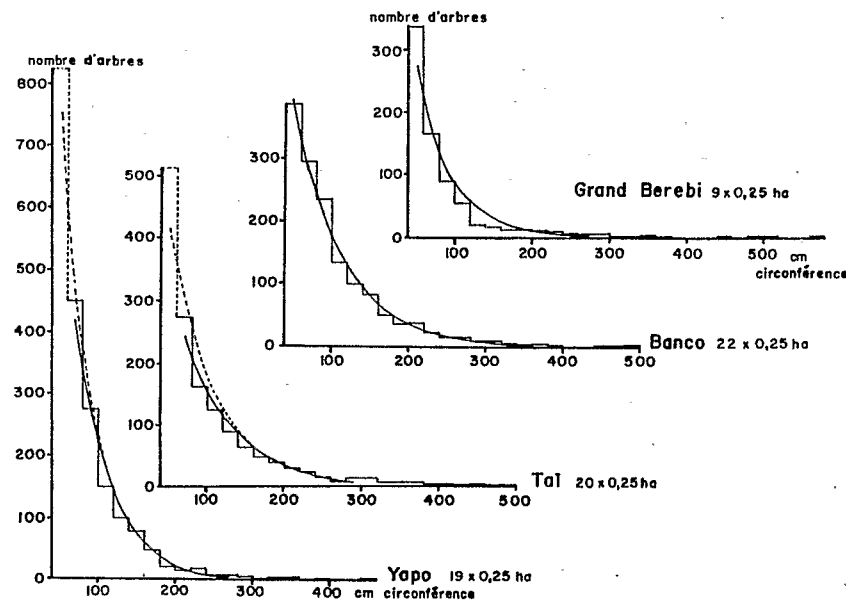


FIG. VII.3. — Répartition des arbres en classes de circonférence de 20 cm. Histogrammes : distribution observée. Courbes : ajustement à une exponentielle.

Ajustement de l'ensemble de l'effectif des relevés. — Sur la figure VII.3 les répartitions observées sont représentées par des histogrammes et les distributions théoriques exponentielles par des courbes. L'ajustement est bon au Banco, mais ne peut être obtenu à Yapo qu'au-dessus de la classe de circonférence 40-60 cm ; la déviation est due à des effectifs trop forts dans cette première classe. La distribution hyperbolique calculée sur les mêmes relevés ne s'ajuste dans aucune des deux forêts.

Au Banco la mortalité des arbres serait donc indépendante de leur taille et constante. Ce caractère ne se retrouve à Yapo que pour les individus ayant plus de 60 cm de circonférence, le taux de mortalité au passage de la première classe à la seconde étant plus élevé que celui des passages aux classes supérieures.

**Ajustement des populations de quelques espèces.** — La distribution des effectifs en classes de taille pour les espèces les plus abondantes montre des modalités différentes. L'ajustement à une exponentielle est très bon pour les espèces dominées n'atteignant pas de grandes tailles, *Diospyros sanza-minika* et *Strombosia glaucescens*. L'ajustement est encore bon pour des espèces devenant plus grandes telles que *Coula edulis* et *Allanblackia floribunda*. En revanche, *Turraeanthus africana*, *Blighia welwitschii*, *Dacryodes klaineana* ont une courbe en demi-cloche significativement différente d'une distribution exponentielle. Les courbes proches de l'exponentielle indiquent une forte sciaphilie de l'espèce (cas des petits arbres dominés) tandis que les courbes en



Forêt du Parc National du Banco, près d'Abidjan. A gauche, tronc chargé d'épiphytes. Au centre, liane suspendue au dessus du chemin. (Cliché Lemée).

demi-cloche expriment une tendance à l'héliophilie (cas des arbres plus grands pouvant émerger de la voûte forestière). Les grands arbres dominants ne sont pas assez nombreux pour permettre le calcul de la distribution théorique.

La comparaison des répartitions de la même espèce dans différentes forêts peut mettre en évidence des différences de comportement suivant celles-ci. En moyenne c'est à Yapo que l'on trouve les comportements les plus sciaphiles et au Banco les plus héliophiles. Cette tendance est déjà visible sur les graphiques de la figure VII.3 ; les courbes en L très redressé (Yapo) indiquent une sciaphilie plus forte que les courbes en L surbaissé (Banco) (Causinus et Rollet 1970).

**4. Distribution spatiale des arbres.** — a) Stratification aérienne verticale. —

Le nombre des strates et leur définition ont été longuement discutés ; des méthodes pour les reconnaître ont été données (Newman 1954). On s'accorde en général pour reconnaître cinq strates (Richards 1952, Longman et Jenik 1974) mais, en dehors des deux strates extrêmes, strate herbacée et strate arborescente supérieure, il n'y a pas de discontinuité nette de l'étagement vertical (Schnell 1971), comme le montre la photographie ci-contre.

b) Répartition horizontale. — W. H. J. de Beaufort (1972) a effectué des mesures pour essayer, selon une méthode décrite par Greig-Smith (1957), de définir le mode de répartition des arbres dans la forêt. De ces résultats ressort une tendance à l'agrégation des jeunes arbres et une évolution de la distribution des arbres avec leur âge : les individus jusqu'à 100 cm de circonférence sont répartis au hasard et les grands arbres ont une tendance à être distribués régulièrement. Jones (1955) avait signalé une semblable évolution au Nigeria.

**5. Relation hauteur - circonférence des arbres.** — La courbe est d'allure classique, avec une pente forte pour les circonférences faibles. Le ralentissement de la pente et la dispersion des points augmentent avec la circonférence, mais il n'existe pas de plateau pour les fortes circonférences.

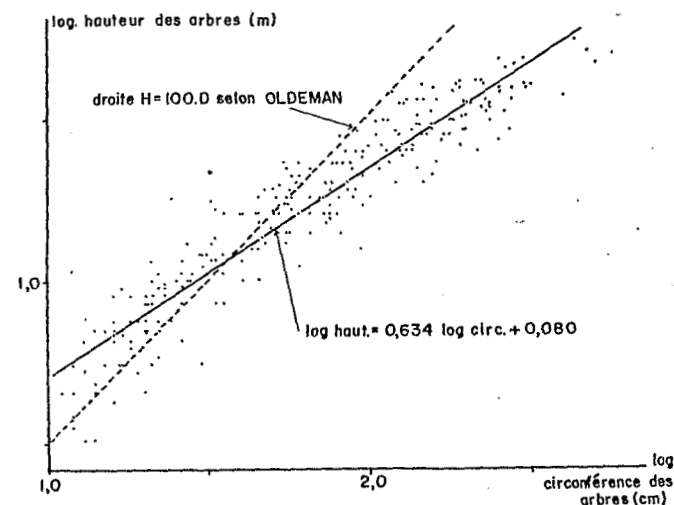


FIG. VII.4. — Relations hauteur-circonférence des arbres en coordonnées logarithmiques.

La transformation logarithmique permet de construire une droite de corrélation (fig. VII.4). La liaison est hautement significative ( $r = 0,994$ ) et un test de linéarité fait sur plus de 200 couples de mesures confirme que cette droite est bien représentative de la liaison.

### III. — ESTIMATION DU BILAN HYDRIQUE

Le bilan hydrique a été établi selon la formule générale :

$$P = ETR + R + D \pm \Delta H$$

En forêt, le couvert végétal intervient de façon complexe dans la distribution des eaux de pluie :

$$P = P_{sol} + E_t + I$$

1. *Les précipitations.* — Le régime pluviométrique a été décrit dans le chapitre consacré aux conditions climatiques.

2. *Écoulement le long des troncs,  $E_t$ .* — Il a été mesuré pendant plus d'une année dans la forêt du Banco sur une parcelle de 300 m<sup>2</sup> où tous les arbres, au nombre de 16, munis d'une gouttière en plastique enroulée en spirale à la base du tronc. Cet écoulement est faible et représente moins de 1 % des précipitations sous couvert.

3. *Précipitations sous couvert,  $P_{sol}$ .* — Elles sont recueillies par des auges rectangulaires ayant 500 cm<sup>2</sup> de surface collectrice et un profil évitant les pertes par éclaboussures. Ces pluviomètres sont posés à 50 cm au-dessus du sol et les eaux sont collectées dans des bidons de 25 l. La précision de la mesure hebdomadaire est de 5 ml, c'est-à-dire 0,1 mm de pluie. Le nombre de pluviomètres utilisés a été porté de 3 à 12 et enfin à 24. A partir de 12 pluviomètres, la précision obtenue sur la moyenne est de 10 % lorsque les précipitations dépassent 5 mm.

La complexité de la forêt sempervirente et la nécessité d'obtenir des résultats analysables statistiquement nous ont fait choisir une répartition au hasard.

4. *Interception totale,  $E_t + I$ .* — A la station du plateau de la forêt du Banco, un petit chablis naturel a permis de faire des mesures de précipitations à découvert et l'interception a ainsi été estimée à 15 %. La faible étendue de ce chablis pouvait toutefois modifier localement par effets aérodynamiques l'importance des précipitations.

La méthode indirecte qui compare les précipitations sous couvert aux relevés pluviométriques des postes météorologiques les plus proches, ne peut être employée que sur des périodes de temps assez longues en raison de l'hétérogénéité dans la répartition des précipitations en régions tropicales. Le poste de l'École forestière du Banco, distant de 2,2 km de nos parcelles, permet de calculer sur les trois années de mesures (1969-1971) une interception de 10 à 12 %. Les mesures du poste pluviométrique du C.T.F.T. à Yapo-Sud, situé à 3,5 km de notre parcelle de Yapo, conduisent à estimer l'interception à 22 %. Cette forte différence est en accord avec la plus grande densité des strates intermédiaires et basses dans cette dernière station.

Les travaux d'autres auteurs ont conduit à des valeurs très variables : 38 % dans une forêt subtropicale du Brésil (Freise 1936), 28 % dans une plantation serrée de *Shorea robusta* au Bengale (Dabral et Rao 1969), 17 % au Panama (Mc Ginnis et coll. 1969), 12 à 26 % à Porto-Rico (Odum et coll. 1970, Kline et Jordan, 1968), 15 % au Ghana (Nye 1961), 5 % au Costa-Rica (Mc Coll 1970), 3 % au Nigeria (Hopkins 1965). Ces taux d'interception sont des moyennes calculées sur des durées plus ou moins longues.

5. *Ruissellement, R.* — Les parcelles de mesure ont été implantées dans des endroits plats où le ruissellement diffus ne peut jouer qu'un rôle réduit. Roose (1967) a montré d'ailleurs que dans le bilan annuel le ruissellement n'atteint pas 1 % des précipitations dans les forêts même sur forte pente.

6. *Drainage, D.* — Les méthodes proposées pour la mesure du drainage sont soit inutilisables en forêt, soit trop imprécises pour l'établissement d'un bilan (Roose et Henry des Turreaux 1970). Il a donc été impossible de calculer un bilan hebdomadaire lorsque le front d'humectation du sol descendait au-delà de la plus profonde mesure d'humidité du sol. En revanche il est possible d'estimer les pertes par drainage pour un bilan annuel.

7. *Variations du stock d'eau du sol,  $\Delta H$ .* — a) *Méthodes.* — Les mesures hebdomadaires d'humidité du sol ont été faites selon la méthode désormais classique fondée sur le ralentissement de neutrons rapides. Un humidimètre HP 110 (Source Ra-Be de 5 mCi) associé à un IP 110 furent utilisés jusqu'en décembre 1970 ; puis, à partir de janvier 1971 un humidimètre HP 310 (Source Am-Be de 50 mCi) associé à une échelle de comptage EC 310 ou ECP 511. Les mesures sont faites dans des tubes en duraluminium de 2,50 m implantés verticalement dans le sol (5 tubes dans chaque station).

Les mesures sont faites à des profondeurs fixes et la distance verticale entre deux mesures est de 10 cm jusqu'à 1,4 m de profondeur puis de 20 cm au-delà. La méthode ne donne pas une mesure ponctuelle, les neutrons diffusant dans une « sphère d'action » d'un rayon de 20 à 30 cm dans notre cas.

L'emploi d'un réflecteur neutronique (Moutonnet et coll. 1967) permet de faire la première mesure à une profondeur de 12 cm. Pour l'exploitation des résultats les mesures ont été regroupées en 4 tranches de sol d'épaisseur croissante avec la profondeur, 0 à 27, 27-67, 67-127 et 127-232 cm.

L'étalonnage sur le terrain a été réalisé par mise en relation des comptages neutroniques avec l'humidité volumique des horizons, que l'on obtient par mesure de l'humidité pondérale et de la densité apparente sèche du sol. L'humidité pondérale est obtenue sur des prélèvements de sols à la tarière. La densité apparente a été obtenue au Banco au moyen d'un densitomètre à membrane sur des prélèvements qui ont été faits sur plusieurs profils dans des fosses. A Yapo la forte proportion d'éléments grossiers a nécessité l'emploi d'autres méthodes. La tarière employée par Bonzon et Picard (1969) permet le prélèvement de sol en place dont on peut connaître le volume. On a ainsi mesuré les densités apparentes jusqu'à 1,30 m de profondeur sur 50 profils. Au-delà de cette profondeur, limite de la tarière, on a employé le densitomètre à rayons gamma. Cet appareil, de présentation extérieure semblable à celle de la sonde à neutrons, permet la mesure de la densité apparente des sols dans les tubes d'accès employés pour les mesures neutroniques.

b) **Résultats.** — Le tableau IV donne les valeurs maximales et minimales des réserves d'eau en mm et de leur amplitude de variation. A la station de talweg du Banco, où la texture est homogène sur tout le profil, cette amplitude décroît régulièrement avec la profondeur et n'est fonction que de l'activité des racines. A la station de plateau, la décroissance est masquée par l'augmentation de la teneur en argile avec la profondeur. A Yapo ce sont les gravillons qui perturbent ce schéma. Les horizons superficiels peuvent céder jusqu'à plus de la moitié de leur eau et, dans les plus profonds, cette fraction n'est plus que de l'ordre du tiers.

Les variations sont cycliques avec deux minimums annuels, ou un seul lorsque la petite saison sèche est peu marquée (1971 au Banco, 1973 à Yapo).

Tableau IV. — VALEURS LIMITES OBSERVÉES DES RÉSERVES D'EAU DU SOL À DIFFÉRENTES PROFONDEURS

Profondeur	Banco, plateau 1969-71		Banco, talweg 1969-71		Yapo 1971-73	
	mm	%	mm	%	mm	%
0 - 27 cm, Max.	43,5	100	67,2	100	76,4	100
	20,3	47	40	59	29,4	37
27 - 67 cm, Max.	55,6	100	91,6	100	108,4	100
	28,8	52	56	61	69,2	64
67 - 127 cm, Max.	111	100	140,4	100	234	100
	70,8	64	86,4	62	167,4	72
127 - 230 cm, Max.	276	100	247,8	100	491,4	100
	200	72	164,8	66	379	77
Réserves totales (0 - 230 cm) Max.	486	100	547	100	910	100
	320	66	347	63	645	71

8. **Évapotranspiration à partir du sol, ETR-I.** — Les valeurs obtenues sont très fragmentaires. Elles varient entre 0,5 et 8,4 mm/jour. Les valeurs les plus élevées se rencontrent au début ou à la fin des saisons humides et les plus faibles en pleine saison sèche. Les moyennes calculées sont de 2,5 mm/jour au Banco et 3,2 mm/jour à Yapo. Il n'y a pas de différence entre les deux stations du Banco, mais les valeurs observées sont plus élevées à Yapo.

9. **Bilan hydrique annuel.** — En complétant nos mesures par des observations météorologiques, il est possible d'établir un bilan annuel pour la période d'étude. Les mesures des précipitations à découvert sont fournies par les postes météorologiques les plus proches. Pour les périodes où l'évapotranspiration réelle n'est pas mesurable dans nos stations, on l'a remplacée par l'évapotranspiration potentielle calculée par la formule de Turc (1961) (voir Climatologie). La concordance entre ces deux évapotranspirations est bonne en saison humide (Bernhard-Reversat, Huttel et Lemée 1972). Cette évapotranspiration calculée comprenant l'eau d'interception évaporée directement des cimes des arbres, il a fallu faire une correction pour séparer l'eau évapotranspirée à partir du sol (ET) et l'interception (I). Le drainage est calculé par différence. On a négligé un des flux d'eau, le stockage d'eau dans la végétation

par augmentation de la biomasse ; mais ce transfert peut être estimé à 0,3 mm/an seulement. Le tableau V donne les moyennes de trois années de mesures au Banco et de deux années à Yapo. Le drainage représente selon la station du quart au tiers des précipitations, mais ces valeurs ne peuvent être considérées comme des moyennes représentatives : les trois années de mesure au Banco sont des années à faible pluviosité (moyenne sur 38 ans : 2 140 mm) et l'on peut espérer en année normale un drainage de l'ordre de 900 mm, soit 40 % des précipitations. Il est plus difficile d'estimer une moyenne représentative à Yapo. Les deux années de mesures furent très pluvieuses (moyenne sur 40 ans : 1 740 mm), mais elles furent aussi marquées par des durées d'insolation supérieures à la moyenne pendant la saison humide. On peut estimer que le drainage ne doit guère y dépasser 550 mm, soit 30 % des précipitations.

Tableau V. — ÉLÉMENTS DU BILAN HYDRIQUE ANNUEL

	Banco, plateau 1969-71		Banco, talweg 1969-71		Yapo 1972-73	
	mm	%	mm	%	mm	%
(1) Précipitations à découvert . . . . .	1 800	100	1 800	100	1 950	100
(2) Précipitations sous forêt . . . . .	1 615	90	1 555	86	1 510	77
(3) Écoulement sur les troncs . . . . .	15	1	15	1	15	1
(4) Interception vraie (1) - (2 + 3) . . . . .	170	10	230	12	425	22
(5) Eau évapo-transpirée du sol . . . . .	975	54	965	54	1 000	51
(6) ET réelle totale (4 + 5) . . . . .	1 145	64	1 196	66	1 425	73
(7) Drainage (1 - 6) . . . . .	655	36	605	34	525	27

#### IV. — BIOMASSE VÉGÉTALE, PRODUCTIVITÉ PRIMAIRE ET CYCLE DE LA MATIÈRE ORGANIQUE

La productivité primaire forestière annuelle se répartit entre une contribution à l'augmentation de la biomasse ligneuse, une production régulière d'organes caducs et, en cas d'exploitation, une exportation par l'homme. Cette dernière étant inexistante ou négligeable dans les localités étudiées ici, le bilan complet de la matière organique de l'écosystème comprend seulement les stocks dans les différents compartiments et les flux entre eux-ci.

##### 1° La biomasse végétale

1. **Biomasse aérienne.** — a) **Cubage des arbres.** — Nos relevés et les tarifs de cubage établis par le Centre technique des forêts tropicales (C.T.F.T. 1968) per-



mettent d'estimer le volume de bois fort (diamètre supérieur à 7 cm) des arbres sur pied. Des relations de type  $V = aD^3$  ont été établies sur un grand nombre d'arbres abattus (2614, répartis en 120 espèces). Douze tarifs différents ont été calculés ; ils sont valables selon les cas pour une seule espèce, pour une famille ou pour un groupe d'espèces ayant un même port. Ces valeurs ayant été établies sur des forêts de basse Côte d'Ivoire de mêmes caractères que celles de Yapo ou du Banco, elles peuvent leur être appliquées.

Les valeurs moyennes obtenues pour les arbres de circonférence supérieure à 40 cm sur 20 placettes de 0,25 ha, soit une surface totale de 5 ha par forêt, sont de 560 m<sup>3</sup>/ha au Banco et de 500 m<sup>3</sup>/ha à Yapo. Ces deux moyennes ne sont pas significativement différentes. La dispersion des résultats plus grande au Banco (280-875 m<sup>3</sup>/ha) qu'à Yapo (340-660 m<sup>3</sup>/ha) traduit une hétérogénéité structurale plus importante de la première.

b) **Masse volumique du bois fort.** — Les prélèvements de bois ont été faits avec une tarière de Pressler à raison de deux par arbre. Des prélèvements de disques sur des arbres abattus dans des chantiers d'exploitation ont permis de constater l'absence de variations systématiques selon la hauteur et de mesurer les densités chez des espèces à bois trop dur pour utiliser la tarière. Pour certaines espèces on a utilisé les données établies par le C.T.F.T. (1968).

Les densités observées s'échelonnent de 0,33 (*Hannoa klaineana*) à 1,07 (*Lophira alata*). Les mesures ont été pratiquées sur les espèces dont le cubage était le plus important et la liste arrêtée lorsque les trois quarts du cubage total étaient atteints. La densité moyenne ainsi calculée sur l'ensemble de ces espèces a été appliquée aux autres.

c) **Biomasse ligneuse des petites branches.** — Les observations faites dans d'autres forêts tropicales ont conduit à utiliser le facteur 1,3 pour passer du volume de bois fort au volume total épigé (Dawkins 1967).

Des mesures de la biomasse des tiges de moins de 40 cm de circonférence à 1,30 m ont été faites au Banco, où l'exploitation d'un chablis a également permis d'estimer le poids des tiges de lianes à environ 5 % de la biomasse aérienne des arbres.

d) **Biomasse foliaire.** — Son estimation a été faite à partir de la production annuelle de litière en admettant que la durée moyenne de vie du feuillage dans les forêts étudiées est d'une année et en appliquant la correction de 20 % proposée par Bray et Gorham (1964) pour la perte de matière sèche peu avant leur chute. Les valeurs ainsi calculées ont reçu une confirmation pour la station de plateau du Banco par un échantillonnage effectué dans un chablis qui a conduit à une estimation de 9 tonnes/ha.

La strate herbacée et les épiphytes, qui ne représentent qu'une très faible fraction de la biomasse, n'ont pas fait l'objet de mesures.

2. **Biomasse souterraine.** — La répartition verticale et la biomasse des racines ont fait l'objet d'une publication de C. Huftel (1974) dont est tirée la figure VII.5.

Cette biomasse a été évaluée par sondages à l'aide d'une tarière spéciale (Bonzon et Picard 1969) ainsi que par mise à jour des racines sur une placette du Banco.

3. **Biomasse totale.** — Le tableau VI récapitule les données recueillies. On y a figuré les résultats de Müller et Nielsen (1965) qui, dans une forêt dégradée proche

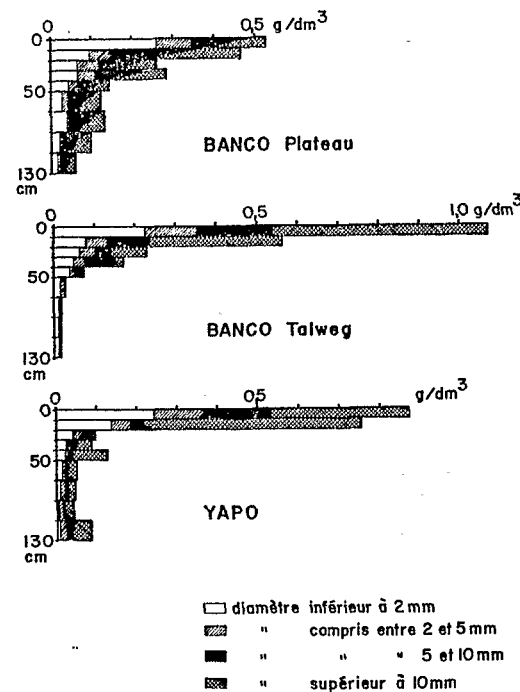


FIG. VII.5. — Répartition verticale des racines, en grammes de matière sèche par dm<sup>2</sup> de sol, classées selon leur diamètre (C. HUTTEL, 1975).

du Banco et sur un échantillonnage restreint par abattage, ont obtenu des valeurs bien plus faibles. Les données que nous avons obtenues prennent au contraire rang parmi les plus élevées établies en Asie du Sud-Est (Ogawa *et al.* 1965 ; Kira et Ogawa 1971).

Tableau VI. — BIOMASSES VÉGÉTALES DE FORÊTS SEMPÉRENTÉES DE CÔTE D'IVOIRE en t/ha

	le Banco	Yapo	Languedou (1)
Biomasse ligneuse :			
Arbres (circonf. > 40 cm)			} 240
troncs . . . . .	360	330	
branches . . . . .	105	95	
Arbustes (circonf. < 40 cm) . . . . .	15		
Racines . . . . .	49		
Feuilles . . . . .	9	8	2,5
Lianes . . . . .	24		
Biomasse totale . . . . .	562		290,5

(1) Müller et Nielsen, 1965.

## 2° Productivité primaire nette

La productivité primaire nette d'un écosystème forestier se répartit entre une contribution à l'augmentation de biomasse ligneuse, qui est « l'incrément » ou « accroissement courant » des sylviculteurs, et à la production d'organes caducs, essentiellement feuilles et organes reproducteurs.

1. *Accroissement des arbres.* — L'augmentation de circonférence a été mesurée avec des dendromètres à ruban métallique, les mesures étant faites toutes les trois semaines.

Les arbres sélectionnés se répartissent en deux séries. Une première série de mesures concerne des individus de différentes tailles pris parmi les espèces les plus abondantes à la station de plateau du Banco et de Yapo (*Allanblackia floribunda*, *Dacryodes klaineana*, *Strombosia glaucescens* et *Turraeanthus africana*). Une deuxième série de mesures est faite dans des parcelles de 800 m<sup>2</sup> (Banco) ou de 400 m<sup>2</sup> (Yapo) où tous les arbres de plus de 30 cm de circonférence sont cerclés.

Au total plus de 250 arbres ont été suivis pendant des périodes de 5 à 7 ans.

a) *Rythme de croissance.* — Le minimum de croissance se situe en janvier pour tous les arbres. En revanche la croissance maximale peut se produire à des dates différentes selon l'année, selon l'espèce et même selon l'individu ; on peut également observer sur certains arbres deux maximums de croissance dans l'année. Cette forte variabilité, surtout intraspécifique, est signalée par de nombreux auteurs cités par Hopkins (1970). Elle est estompée si l'on s'adresse à un ensemble d'arbres et si l'on suit les variations de la vitesse d'accroissement de l'aire basale par exemple. On peut en tirer les conclusions suivantes :

- la croissance la plus importante a lieu au début de la grande saison des pluies ;
- après ce maximum la vitesse moyenne de croissance diminue régulièrement ;
- la croissance est la plus faible en grande saison sèche, où les fortes pluies accidentelles provoquent cependant une reprise de croissance temporaire.

Des rythmes semblables ont été observés en Côte d'Ivoire par Mariaux (1967), au Nigeria par Hopkins (1970), à Costa Rica (Lojan 1967), Porto Rico (Murphy 1970) et en Amazonie (Moraes 1970).

b) *Accroissement annuel.* — Les augmentations de volume ont été calculées à l'aide des tarifs de cubage du C.T.F.T. (1968) et multipliées par la masse volumique moyenne, soit 0,65. Les valeurs figurant dans le tableau VII représentent en fait une augmentation nette de biomasse ou « incrément annuel vrai » des auteurs soviétiques.

Tableau VII. — ACCROISSEMENT ANNUEL DE LA BIOMASSE LIGNEUSE AÉRIENNE

	Période de mesures	Moyenne t/ha/an	Valeurs extrêmes t/ha/an	% moyen de la biomasse	Pertes par mortalité t/ha/an
Banco, plateau	1969-74	4.60	2.89 - 5.43	0.96	0.05
Banco, talweg	1969-74	3.05	1.63 - 4.87	0.65	0.12
Yapo, plateau	1968-74	4.65	2.86 - 6.12	1.06	0.11

Ces valeurs de productivité sont faibles, mais très comparables à celles qui ont été établies dans les forêts naturelles équatoriales d'autres pays. Des mesures faites en forêt de Languédédou, proche du Banco, mais perturbée par des éclaircies, ont donné des valeurs sensiblement plus élevées : 7,5 tonnes/ha, soit une augmentation annuelle de biomasse de 3,1 % (Müller et Nielsen 1965).

Les pertes par mortalité, qui ont été rapportées également sur le tableau, n'ont représenté que 1 à 4 % de la production annuelle moyenne par le fait qu'elles n'ont touché que de petits arbres sur les placettes étudiées.

2. *Production de litière.* — Le tableau VIII présente les résultats de deux années de récolte de litière (trois pour les feuilles au Banco) (F. Bernhard 1970). Les valeurs obtenues concordent bien avec la plupart des résultats trouvés dans des forêts semblables.

La chute des feuilles subit un rythme annuel avec un maximum en grande saison sèche et un minimum en grande saison des pluies. La comparaison des rythmes pour quelques espèces présentes dans différentes stations montre leur spécificité et leur indépendance des facteurs stationnels.

Tableau VIII. — PRODUCTION DE LITIÈRE, EN T/HA/AN (mat. sèche à 100° C)

	Banco, plateau	Banco, talweg	Yapo, plateau	Yapo, versant
Feuilles	8,19	7,43	7,12	6,25
Fleurs + fruits	1,1	0,66	1,05	0,53
Branches	2,58	1,09	1,45	2,26
Total :	11,87	9,18	9,62	9,04

3. *Production primaire et efficacité photosynthétique.* — On a estimé par sommation la productivité primaire annuelle du peuplement arborescent en faisant deux hypothèses : l'accroissement des parties souterraines est lié à leur biomasse dans le même rapport que pour les parties aériennes ; la litière de feuilles fraîches a perdu 20 % de matière sèche avant sa chute. Le tableau IX montre que la production totale est comprise entre 13,6 et 17 tonnes par ha, valeurs légèrement inférieures à la moyenne mondiale avancée par Whittaker et Woodwell (1971) pour la forêt tropicale pluvieuse.

En prenant comme équivalent calorifique moyen de la matière sèche produite 4,5 kcal/g, on peut calculer l'énergie fixée annuellement par le peuplement arborescent (tableau IX). Le rapport de cette productivité photosynthétique nette à l'énergie du rayonnement solaire incident dans le visible estimé à 45 % de celle du rayonnement global, soit 61 180 cal/cm<sup>2</sup>/an, serait alors le suivant :

Banco, station de plateau = 1,25 %  
 Banco, station de Talweg = 1,00 %  
 Yapo, station de plateau = 1,15 %

Cette efficacité photosynthétique est nettement supérieure à celle de 0,8 % que Müller et Nielsen ont trouvée dans la forêt dégradée de Languédédou, proche du Banco.

Tableau IX. — ÉVALUATION DE LA PRODUCTIVITÉ PRIMAIRE NETTE, EN T/HA/AN, ET DE L'ÉNERGIE FIXÉE PAR LES ARBRES, EN KCAL/M<sup>2</sup>/AN.

	Banco, plateau		Barco, talweg		Yapo, plateau	
	mat. sèche	énergie fixée	mat. sèche	énergie fixée	mat. sèche	énergie fixée
(1) Accroissement des troncs et branches . . . . .	4,6		3,0		4,6	
(2) Accroissement des racines . . . . .	0,7		0,5		0,7	
(1 + 2) Augmentation de biomasse . . . . .	5,3	2 380	3,5	1 560	5,3	2 380
(3) Production de feuilles et organes reproducteurs . . . . .	11,7	5 270	10,1	4 540	10,2	4 600
(1 + 2 + 3) Production annuelle totale . . . . .	17,0	7 650	13,6	6 100	15,6	6 980

### 3° La litière et sa décomposition

La quantité de litière présente sur le sol a été mesurée mensuellement. Elle atteint un maximum de 3 à 4 t/ha en grande saison sèche et un minimum de 1 t/ha ou moins entre juillet et octobre. Bien que cette variation saisonnière suive celle de la production de litière, elle ne lui est pas totalement parallèle, par suite de variations, également saisonnières, dans la vitesse de décomposition. Celle-ci a fait l'objet de mesures selon deux méthodes (F. Bernhard 1970, F. Bernhard-Reversat 1972).

**1. Établissement des coefficients de décomposition.** — La mesure de la quantité moyenne de litière présente sur le sol à différentes dates permet de calculer un coefficient de décomposition établi par H. Jenny *et al.* (1949) et appliqué aux forêts tropicales par Nye (1961) et Olson (1963), coefficient dérivé de l'équation :  $DL = (A - KL)dt$  où L est la quantité de litière au début de l'intervalle de temps t considéré, dL la variation de cette quantité et A l'apport pendant cet intervalle.

Pour une année entière, dans un système en équilibre ( $dL = 0$ ), on a trouvé  $K = 3,3$  sur le plateau et 4,2 dans le talweg du Banco, 3,6 à Yapo.

Pour connaître les variations de la vitesse de décomposition au cours de l'année, on a calculé les valeurs mensuelles du taux de décomposition  $K'$  :

$$K' = \frac{A - (dL / dt)}{L}$$

qui peut s'écrire, moyennant deux approximations simples :

$$K' = \frac{A - (L_1 - L_0)}{L \cdot (L_0 + L_1) / 2}$$

où  $L_0$  et  $L_1$  sont les quantités de litière au début et à la fin du mois.

La vitesse de décomposition montre une corrélation nette avec la pluviosité en dehors de la grande saison sèche, et avec l'apport de litière fraîche au début de cette saison.

**2. Mesure de la perte de poids de la litière.** — Une étude directe de la décomposition a été faite en mesurant la perte de poids de lots de feuilles placées sur le terrain dans des filets en matière plastique à larges mailles. Les résultats (fig. VII.6) mettent en évidence les différences entre les deux stations du Banco. Par des échanges de litière entre celles-ci, on a montré que l'influence stationnelle était prépondérante, malgré les différences de composition chimique des litières ; il semble que la teneur en bases échangeables et le pH plus élevés dans le fond de talweg puissent être en cause par l'intermédiaire de leur influence sur les organismes détriticoles.

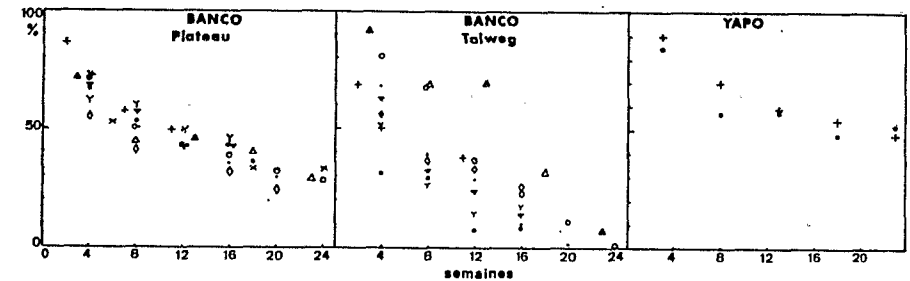


FIG. VII.6. — Décomposition de la litière de feuilles in situ : évolution du poids de matière sèche en % du poids initial. Les différents signes représentent des essais faits à différentes périodes de l'année.

D'après les courbes obtenues, la décomposition de la litière est totale en 9 mois environ sur le plateau du Banco, en 5 mois seulement dans le talweg, et en 11 mois à Yapo ; ce dernier résultat, obtenu sur une seule série de mesures est sans doute trop élevé.

Madge au Nigéria (1965, 1969) et Nye au Ghana (1961) ont trouvé des vitesses de décomposition du même ordre.

### 4° La matière organique du sol et sa décomposition

**1. Teneur du sol en carbone.** — Les résultats, donnés dans le tableau X, mettent en évidence un horizon de surface humifère sur le plateau du Banco, son absence dans le talweg, la station de la forêt de Yapo étant intermédiaire.

Tableau X. — CARBONE DE LA MATIÈRE ORGANIQUE DU SOL ET CAPACITÉ POTENTIELLE DE MINÉRALISATION

	Profondeur	Banco plateau	Banco talweg	Yapo
Carbone, en t/ha	0-10 cm	50	29	37
	10-50 cm	120	70	33
C minéralisé en 7 jours en incubation, mg/g de C total	0-10 cm	4,6	3,5	6,0
	10-50 cm	1,2	3,1	14,4

2. *Capacité de minéralisation du carbone.* — Elle a été mesurée par le dégagement de CO<sub>2</sub> du sol incubé pendant 7 jours à 30° C à une humidité proche de la capacité de rétention matricielle. Les résultats montrent un dégagement très faible pour les sols du Banco au-dessous de 10 cm de profondeur alors qu'il reste élevé à Yapo, ce qui pourrait contribuer à expliquer le faible stock de matière organique dans le sol de cette forêt (tableau X).

Des mesures faites sur des échantillons des sols du Banco ajustés à des humidités différentes ont montré que les fortes humidités ne deviennent défavorables à l'activité respiratoire que pour des valeurs élevées exceptionnelles in situ.

3. *Activité de la faune du sol.* — Le rôle de la faune dans le cycle de la matière organique est important, mais mal connu en forêt tropicale. Les approches qui en ont été faites restent très limitées ; elles permettent cependant d'évaluer l'importance de certains éléments de la faune.

a) *Les vers de terre.* — La station de talweg du Banco est caractérisée par la présence d'une grande quantité de turricules de vers de terre, qui sont au contraire très rares dans la station de plateau ainsi qu'à Yapo. Ces turricules sont approximativement cylindriques, de 5 à 12 cm de haut pour 1 à 3 de large. Pour estimer leur importance, on a prélevé sur 10 surfaces de 1 m<sup>2</sup> la totalité des turricules reconnaissables. Les résultats montrent une grande variabilité : la moyenne est de 2 600 g/m<sup>2</sup> avec un écart type de 450 g.

Les analyses faites sur ces turricules ont montré qu'ils contenaient un peu plus d'argile et de limon et un peu moins de sable grossier que la surface du sol (0-10 cm). La densité apparente des turricules est très élevée :  $2,20 \pm 0,1$  alors que celle du sol est de 1,3 entre 0 et 10 cm, 1,5 vers 100 cm. Ceci explique que les turricules, même lorsqu'ils ne sont plus en activité, ne soient pas pénétrés par les racines malgré leur richesse en certains éléments.

L'activité biologique globale, mesurée par le dégagement de CO<sub>2</sub>, n'est pas significativement différente dans la terre des turricules et dans le sol superficiel. En revanche, la minéralisation de l'azote en étuve est plus active dans les turricules ; cet azote minéral n'étant pas absorbé par des racines et la grande compacité empêchant un entraînement efficace par les pluies, la teneur en azote minéral y est très élevée.

Le rôle des turricules a donc un double aspect : la remontée en surface de matériaux profonds, la minéralisation active avec accumulation de N minéral.

b) *Les microarthropodes du sol.* — Seules ont été faites des numérations globales des microarthropodes de l'horizon supérieur, humifère. Les prélèvements ont été faits par la méthode de Berlese sur des échantillons carrés de 10 cm de côté et de 3 cm d'épaisseur. Les densités trouvées par m<sup>2</sup> sont de 54 000 pour le sol du plateau du Banco, 26 000 pour celui de Yapo et 17 500 seulement pour celui du talweg du Banco ; ces valeurs sont en relation directe avec la teneur en matière organique.

c) *Les termites.* — Leur importance dans la pédogenèse des sols tropicaux a été mise en évidence par de nombreux auteurs et des revues bibliographiques lui ont été consacrées (P. Boyer, 1971 ; G. Bachelier, 1973), mais on possède peu de données quantitatives quant à leur action sur la matière organique des sols forestiers.

On a dénombré les termitières épigées sur 20 surfaces de 50 m<sup>2</sup> dans chaque station, soit pour 1 000 m<sup>2</sup>,  $57 \pm 8,4$  sur le plateau du Banco,  $75 \pm 8,6$  dans le talweg,  $23 \pm 4,6$  à Yapo. Maldague (1970) trouve, dans une forêt ombrophile du Zaïre, une densité

de 87 termitières pour 1 000 m<sup>2</sup>, avec prédominance des espèces humivores comme dans nos stations où dominent *Cubitermes fungifaber* et *Thoracotermes* sp.

## V. — LES CYCLES BIOGÉOCHIMIQUES DES MACROÉLÉMENTS

La circulation des éléments nutritifs dans un écosystème est caractérisée par des flux entrants, des flux circulant entre les différents sites de stockage et des flux sortants. Ces phases ont fait l'objet de mesures qui sont exposées ci-dessous et dont le tableau XI donne une vue d'ensemble.

### 1° Les entrées d'éléments dans l'écosystème

Elles sont assurées essentiellement par la voie des précipitations, les minéraux altérables étant en quantités négligeables dans les horizons supérieurs du sol. L'entrée d'azote par fixation de l'azote atmosphérique demeure cependant une inconnue.

Les mesures des teneurs de l'eau de pluie en éléments faites à Adiopo-Doumé (Roose, 1974) mettent en évidence l'abondance du calcium et de l'azote, ce dernier principalement sous forme organique (tableau XI). Des apports en potassium importants ont été trouvés en zone tropicale africaine par Nye (1961), Genevois (1967), et Boyer (1973), mais ils sont faibles à Adiopo-Doumé.

### 2° Stockage dans la végétation

La quantité de bioéléments immobilisée dans la biomasse ligneuse aérienne a été estimée par abattage d'arbres dans des forêts de type identique à celles qui sont étudiées, avec prélèvement d'échantillons de sciure à différentes hauteurs sur le tronc. Compte tenu de la contribution relative des espèces principales, qui représentent 60 p. cent de l'ensemble de la biomasse, on a calculé par extrapolation la minéralomasse totale. Pour les racines, dont la teneur en éléments minéraux n'a pas été mesurée, on a adopté l'estimation de 10 p. cent des parties aériennes avancée par d'autres chercheurs (Greenland et Kowal, 1960 ; Golley *et al.*, 1969). C'est le total de ces valeurs qui figure dans le tableau XI : elles montrent des différences notables entre les deux forêts, le calcium emmagasiné étant plus important et les autres éléments moins importants à Yapo qu'au Banco.

Des mesures faites sur de petites surfaces au Banco ayant montré que la durée de vie des feuilles est de l'ordre d'une année, on a retenu la quantité d'éléments contenus dans la litière d'une année pour l'appréciation de la minéralomasse des feuilles, à l'exception de l'azote pour lequel on a apporté un facteur de correction de 1,3, rapport que nous avons observé à plusieurs occasions entre les feuilles sur l'arbre et les feuilles fraîchement tombées.

### 3° Les flux entre la végétation et le sol

Ceux-ci se font principalement par la chute de litière, la décomposition des racines mortes (que nous n'avons pu mesurer) et le pluviollessivage.

Tableau XI. — STOCKS ET FLUX DES CYCLES BIOGÉOCHIMIQUES DES ÉLÉMENTS MAJEURS

	N		P		K		Ca		Mg	
	Banco pl.	Banco tal. / Yapo	Banco pl.	Banco tal. / Yapo	Banco pl.	Banco tal. / Yapo	Banco pl.	Banco tal. / Yapo	Banco pl.	Banco tal. / Yapo
(1) Entrées par précipitations kg/ha/an . . . . .	1 373	1 065	111	101	686	484	1 376	581	7	242
(2) Stocks dans la biomasse ligneuse, kg/ha . . . . .	175	132	7	4	25	26	51	38		23
(3) Stocks dans la biomasse caduque (feuilles-organes reproducteurs), kg/ha . . . . .	6 500	2 600	50	25	80	115	100	80		75
(4) Réserves du sol (0-50 cm)* kg/ha . . . . .	60	13	1,5	9,5	60	82	23	34		16
(5) Apport au sol par pluviollessivage, kg/ha/an . . . . .	161	124	9,8	4,6	28	27	57	44		25
(6) Apport au sol par la litière kg/ha/an . . . . .	13	11	1	1	7	5	12	6		3
(7) Rétention dans la biomasse ligneuse, kg/ha/an . . . . .	233	148	12,3	15,1	95	114	92	84		44
(8) Absorption (5 + 6 + 7), kg/ha/an . . . . .										

\* N total ; P assimilable ; K, Ca et Mg échangeables.

1) *Apports par la litière.* — Les échantillons de litière fine fraîchement tombée, comprenant les feuilles, organes reproducteurs, rameaux et branches de petites dimensions, ont été analysés séparément pendant une année (Bernhard, 1970).

Le tableau XI fait apparaître les différences entre stations : au Banco, la litière est plus riche dans le talweg que sur le plateau, notamment en potassium, mais c'est l'inverse pour le magnésium ; à Yapo, l'apport d'azote, de phosphore, de magnésium est plus faible qu'au Banco, mais celui du calcium nettement plus élevé. Ces différences vont dans le même sens que celles de l'accumulation dans la biomasse et dépendent comme elle de la nature du sol.

2) *Pluviollessivage.* — Seul l'entraînement par l'eau d'égouttement (« through-fall ») a été mesuré, l'écoulement le long des troncs (« stemflow ») n'ayant qu'une faible importance dans l'apport total.

Dans les 3 sites, les eaux de pluies ont été recueillies toutes les semaines dans 12 à 20 pluviomètres par station. Les analyses d'échantillons groupant 4 semaines ont été faites pendant 2 ans.

Les teneurs en azote, potassium et magnésium des eaux de pluviollessivage sont proportionnelles aux teneurs dans les litières. Par contre l'accumulation relative de calcium dans les feuilles à Yapo ne se traduit pas par un lessivage plus important de cet élément, et semble donc concerner le calcium fixé. Enfin, la quantité de phosphore trouvée dans les eaux d'égouttement est relativement importante à Yapo, comparée à la teneur dans les feuilles.

Il existe une relation entre la quantité de pluie et la quantité d'éléments minéraux qu'elle contient (fig. VII.7). Sous forêt, le type de la relation dépend de l'élément considéré. Dans tous les cas l'augmentation de la quantité lessivée est très rapide avec l'augmentation de la pluviosité jusqu'à 100 - 200 mm par 4 semaines. Au-delà, la quantité d'élément reste constante (cas du magnésium) ou augmente faiblement (cas du calcium et du phosphore). La pente reste forte dans le cas de l'azote et du potassium.

#### 4° Les éléments minéraux dans le sol

1) *Libération des éléments minéraux de la litière.* — La composition chimique de la litière de feuilles a été suivie au cours de la décomposition *in situ* (Bernhard-Reversat 1972). Malgré des résultats variables d'un essai à l'autre, on peut observer que le potassium est rapidement lessivé : 70 à 80 % ont disparu après 2 semaines, 80 à 90 % après 4 semaines. Le potassium apporté par la chute de litière de la saison sèche pourra donc être utilisé par la végétation avant la saison des pluies et les possibilités de pertes par lixiviation sont ainsi diminuées. Le magnésium et le phosphore disparaissent sensiblement plus vite que la matière organique, mais non le calcium.

Le comportement de l'azote est complexe. Nous avons observé dans un cas, et d'autres auteurs l'ont également noté en forêts tempérées, une augmentation en valeur absolue de la quantité d'azote présente. En outre on a montré qu'une minéralisation nette assez importante de l'azote pouvait déjà avoir lieu dans la litière (Bernhard-Reversat, 1974).

Les éléments minéralisés au niveau de la litière peuvent être directement utilisés par la végétation grâce au chevelu de racines qui pénètre dans la litière.

2) *Les réserves du sol.* — a) Les cations échangeables. — L'analyse des bases échangeables a été faite à plusieurs reprises à des saisons différentes. La variabilité

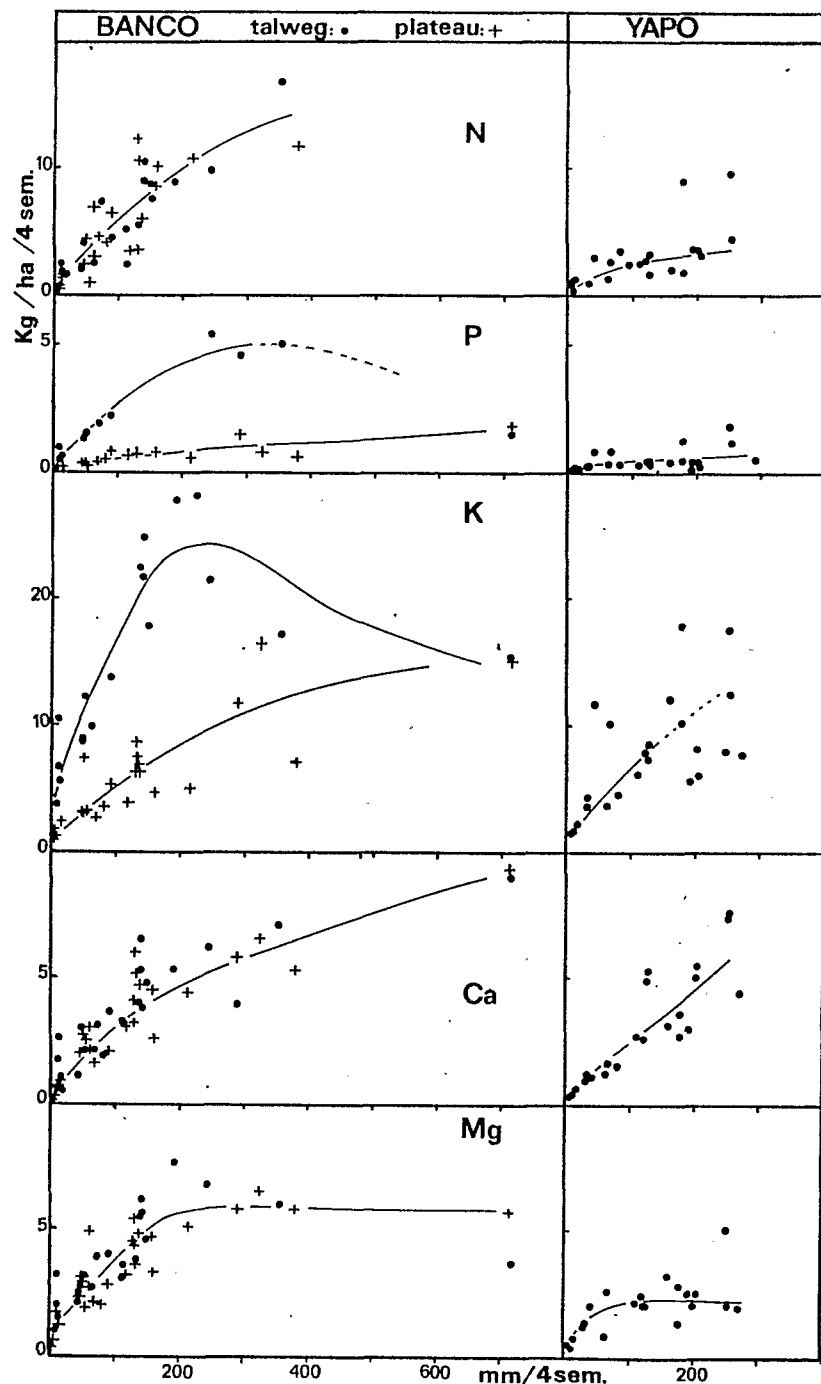


FIG. VII.7. — Relations entre l'intensité des précipitations sous forêt et la quantité d'éléments minéraux qu'elles apportent au sol par ha pour des périodes de 4 semaines.

est élevée et les résultats moyens obtenus ne représentent que des ordres de grandeur. De plus les réserves mobilisables du sol comprennent, outre les cations échangeables, des formes labiles qui n'ont pas été étudiées. Le tableau XI montre que c'est le fond de talweg du Banco qui a les réserves échangeables les plus importantes.

b) Azote et phosphore. — Le stock d'azote total dans le sol est sensiblement plus faible à Yapo qu'au Banco. La quantité d'azote minéral est toujours très faible, malgré une minéralisation nette active, car il est rapidement utilisé par la végétation.

Le phosphore assimilable a été extrait selon la méthode décrite par Duchaufour. La disparité entre les trois stations est plus élevée que pour les autres éléments.

c) Minéralisation de l'azote dans le sol. — La minéralisation de l'azote a été étudiée *in vitro* et *in situ* (Bernhard-Reversat, 1974).

Les mesures au laboratoire n'ont montré de production d'azote nitrique élevée que dans l'horizon 0-10 cm ; dans les horizons inférieurs la production d'azote nitrique est très faible ou nulle ; l'ammonification diminue également en profondeur, mais plus lentement.

La nitrification, mesurée à des humidités différentes, montre une grande sensibilité à ce facteur ; elle est nulle aux faibles humidités, passe par un optimum qui varie selon le site, puis diminue aux humidités élevées. Une dénitrification très rapide se produit dans les sols saturés.

Des mesures de la minéralisation *in situ* faites toutes les quatre semaines pendant 18 mois à 2 ans n'ont pas montré de variations saisonnières caractéristiques. Les productions annuelles sont données dans le tableau XII. Le taux de minéralisation en forêt de Yapo est relativement faible malgré une minéralisation potentielle en étuve élevée ; il est possible que l'azote y soit sous une forme plus difficilement décomposable qu'au Banco, peut-être à cause d'une protection par les colloïdes argileux. Au Banco la différence entre les deux sites correspond bien à une plus faible capacité de minéralisation sur le plateau, en relation avec un pH plus bas et un rapport C/N plus élevé.

Tableau XII. — MINÉRALISATION NETTE DE L'AZOTE *in situ*, EN KG/HA/AN

	Banco, plateau	Banco, talweg	Yapo
Litière	8	12	3
Sol, 0-10 cm	167	156	125
Litière + sol	175	168	128
N minéralisé dans le sol, en % de N total	9,8	12,5	8,0

3) Circulation des éléments minéraux dans les horizons supérieurs du sol. — Dans chaque station ont été placés deux lysimètres constitués par des auges de 50 cm de long sur 10 cm de large. Ils sont remplis de sable grossier siliceux et placés dans le sol latéralement à partir d'excavations, de telle sorte que le profil et la végétation au-dessus des lysimètres ne soient pas perturbés. L'épaisseur de sol au-dessus de ceux-ci est de 40 cm. Pour diminuer l'imprécision due au nombre insuffisant de lysimètres, la solution recueillie est comparée à celle de deux pluviomètres placés à proximité immédiate.

Le phosphore et le potassium ne sont entraînés qu'en proportion minime au-dessous de 40 cm, ces deux éléments étant retenus ou réabsorbés dans les horizons supérieurs du sol. Le calcium est l'élément le moins bien retenu. L'azote, dont le comportement est intermédiaire, est cependant moins entraîné au Banco qu'à Yapo.

#### 5° Les flux entre le sol et la végétation

En l'absence de mesures des quantités d'éléments absorbés annuellement par la végétation, on peut en faire une évaluation par la somme des éléments retenus dans la biomasse ligneuse et restitués avec la litière, les racines mortes et l'eau de lavage du peuplement végétal. Seule la restitution par les racines mortes n'a pas été évaluée. Les éléments entrant par les pluies participent sans doute à l'absorption, mais les systèmes étudiés étant dans un état stable, on admet qu'ils sont équilibrés par les éléments sortants.

L'absorption ainsi évaluée (tableau XI) montre des différences importantes dans le taux de renouvellement des éléments selon les stations : en forêt de Yapo, le taux d'absorption de N et de Mg était le plus faible, et celui de Ca le plus important ; le talweg du Banco a montré une absorption de P et K bien plus importante que les autres stations.

#### 6° Les sorties de l'écosystème

En l'absence d'exploitation, les pertes d'éléments se limitent à leur entraînement par les eaux vers la nappe phréatique et vers les cours d'eau. Bien qu'il n'ait pas été possible de déterminer quantitativement ces sorties, nous disposons de quelques données qualitatives.

Au Banco, l'eau prélevée périodiquement dans un ruisseau dont la source est située en aval de la station de talweg a montré une composition en éléments minéraux qui confirme les résultats obtenus par les lysimètres : traces de phosphore, peu de potassium, teneurs plus élevées en magnésium et azote total (dont la moitié seulement est sous forme minérale), le calcium ayant les plus fortes teneurs.

#### 7° Aspects globaux des cycles biogéochimiques

Le cycle de l'azote est caractérisé par la faible importance du stock du sol relativement à celui de la biomasse totale, le rapport du premier au second étant de 4 au Banco, de 2 seulement à Yapo ; ces valeurs sont inférieures à celles des forêts des autres zones climatiques (H. Ellenberg, 1971). La cause en est la vitesse de minéralisation importante de l'azote organique, qui subit par ailleurs une nitrification quasi totale malgré l'acidité du sol (P. de Rham, 1971 ; F. Bernhard-Reversat, 1974). On constate par ailleurs que la minéralisation annuelle dans la litière et dans l'horizon supérieur du sol est égale à la quantité apportée dans le même temps pour la litière fine totale (tableau XII).

Le phosphore est présent dans le sol en quantités extrêmement variables d'un site à l'autre. Le cycle du phosphore est presque « fermé » : l'apport par les précipitations est très faible, l'entraînement par les eaux de percolation et les pertes par drainage sont presque nuls. Des expériences faites avec du phosphore radioactif par Luse (1970) en forêt tropicale à Porto Rico montrent que le système racinaire de l'horizon supérieur

du sol est remarquablement efficace pour absorber le phosphore minéralisé lors de la décomposition de la litière. De plus, dans ces sols pauvres en phosphore, la compétition entre la végétation et les microorganismes du sol, qui se traduit par une absence de minéralisation nette, empêche toute perte de phosphore minéral hors de l'écosystème.

Le cycle du potassium se caractérise par des flux quantitativement plus importants que les réserves du sol en élément échangeable. Dans l'écosystème ces réserves ne représentent qu'une faible partie du potassium mis en jeu dans les cycles biogéochimiques. En outre, sans être aussi fermé que le cycle du phosphore, le cycle du potassium montre peu d'échanges avec l'extérieur. Mathieu (1972) est parvenu aux mêmes conclusions par l'étude des eaux d'un bassin versant en forêt semi-décidue ivoirienne.

Le calcium et le magnésium ont un cycle plus ouvert que celui du potassium, particulièrement pour le premier. Les réserves du sol en Ca échangeable sont un peu plus grandes que celles des autres cations, mais très inférieures aux quantités stockées dans la végétation.

### CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Les études sur deux types de forêt pluvieuse sempervirente de basse Côte d'Ivoire, dont les principaux résultats viennent d'être exposés, permettent de dégager quelques caractéristiques essentielles de ces écosystèmes, mais aussi de mettre en évidence de vastes domaines où l'état de nos connaissances est encore très insuffisant.

1) Les inventaires floristiques complets sur des surfaces échantillons, nécessaires à la caractérisation de la photocoenose, sont réalisables dans ces forêts comme ailleurs, ainsi que l'ont montré G. Mangonot, Miège, Schnell, Guillaumet en Afrique occidentale ; ils ont conduit ces auteurs à y reconnaître les unités phytosociologiques indicatrices de conditions écologiques différentes. Il existe cependant, à l'intérieur de ces unités, une certaine hétérogénéité liée à des facteurs topographiques (formes du relief), floristiques (tendance à l'agrégation de nombreuses espèces dans les strates inférieures), structuraux (discontinuité des couronnes des arbres « émergents »), évolutifs (chablis récents et recrûs d'ancienneté variable). Cette hétérogénéité pose le problème de la délimitation de placettes aussi représentatives que possible de l'écosystème pour les études quantitatives. Dans la présente étude, c'est après un inventaire floristique et une approche de la structure sur l'ensemble des phytocoenoses qu'ont été choisies les placettes représentant un état moyen du stade de peuplement âgé, en équilibre, stade qui couvre d'ailleurs la plus grande surface de ces phytocoenoses.

2) A la variabilité spatiale s'ajoute une *variabilité dans le temps* à des échelles différentes :

— cycle climatique annuel auquel s'ajustent des processus biologiques tels que l'activité cambiale, la production des graines, la chute des feuilles, la vitesse de dégradation de la litière ;

— variabilité interannuelle, constatée particulièrement au niveau de la production primaire et qui peut être partiellement liée aux variations météorologiques entre années, mais dépend aussi d'autres facteurs comme le montre l'absence de parallélisme entre la production ligneuse annuelle des différentes placettes ;

— variabilité d'ordre séculaire, liée au cycle biologique des arbres, dont la phase initiale a pour origine les chablis.

3) Le *fonctionnement* des écosystèmes forestiers est dominé par les deux niveaux trophiques des *producteurs primaires* et des *consommateurs détriticoles*. Ces derniers, qui constituent des réseaux alimentaires d'une extrême complexité auxquels participent microorganismes et faune détritivore, ont une importance dans le fonctionnement de l'écosystème sans commune mesure avec leur biomasse. La grande activité de minéralisation du carbone et de l'azote, l'importance numérique de la faune des microarthropodes dans l'horizon humique, l'abondance des termitières et, localement, des Oligochètes, attestent cette importance.

Trait d'union entre producteurs et détriticoles, le pool de *matière organique morte* produite par les premiers se répartit en différents sous-compartiments ; seuls la litière de feuilles, fleurs et fruits, les bois morts de petits diamètres tombés sur le sol et la matière organique incorporée au sol ont fait l'objet de mesures. Les troncs et branches morts sur pied ainsi que ceux tombés au sol, qui dans une forêt naturelle non exploitée forment une portion importante de la nécromasse, n'ont pu être évalués.

Le *bilan annuel de l'eau* et son cycle climatique saisonnier ainsi que les *cycles biogéochimiques* constituent également des caractéristiques fondamentales des écosystèmes forestiers tropicaux quant à leurs fonctions de régulation du régime hydrologique et de conservation de la fertilité du sol.

4) Ces études sur la forêt ivoirienne ont mis en évidence quelques *problèmes* inhérents à ce type d'écosystème, problèmes qui, malgré leur importance, n'ont été encore que peu abordés en raison des difficultés techniques qu'ils présentent.

a) En premier lieu se pose la question de la *représentativité* des placettes de mesure face à l'hétérogénéité structurale et floristique de la phytocoenose. Cette hétérogénéité peut être soit analysée sur des placettes de petites dimensions, mais en nombre approprié, soit intégrée sur des surfaces plus grandes et peu nombreuses. Des études sur le nombre et la dimension des surfaces constituant un échantillon représentatif restent à entreprendre malgré la lourdeur de ce travail, car elles conditionnent la valeur des résultats finaux.

b) Les variations à très longue période liées à la *dynamique interne* de la forêt naturelle à partir de la chute d'arbres morts commencent à peine à être abordés. On a, en effet, trop souvent tendance à considérer la forêt comme une formation stable alors qu'elle est une mosaïque de stades jeunes, mûrs et sénescents. Cette approche relève des méthodes d'analyse démographique des populations.

c) La connaissance des composantes du *bilan photosynthétique net* et de l'*efficacité photosynthétique* du rayonnement par utilisation d'enceintes d'assimilation et de respirométrie *in situ*, ou par la méthode micrométéorologique de mesure des flux de CO<sub>2</sub>, n'est encore qu'à peine esquissée. Les dimensions et l'hétérogénéité latérale de la canopée rendent de telles tentatives particulièrement difficiles et exigent des moyens puissants.

d) Les bilans globaux des flux d'éléments minéraux entrants et sortants des écosystèmes forestiers, dont l'établissement serait indispensable pour déceler les tendances évolutives des cycles biogéochimiques, ne seront réalisables que par le choix de bassins versants appropriés pour une telle étude.

e) Le rôle de la faune dans la consommation primaire, ses conséquences sur la production végétale et la régénération des arbres, sont encore à peine abordés.

5) L'évolution démographique et le développement économique de la Côte d'Ivoire sont à l'origine de nombreuses pressions exercées sur la forêt. Les études en forêt naturelle apporteront des éléments de référence pour des études similaires qui doivent être développées dans des formations artificielles dérivées de celle-ci.

a) Les grandes *plantations* de type industriel (hévéa, palmier à huile, cacaoyer) et, à une échelle plus réduite, les plantations d'essences forestières locales ou introduites, constituent des écosystèmes simplifiés dont la productivité, l'action sur la matière organique du sol et sur la circulation des éléments minéraux mériteraient une comparaison avec la forêt climacique.

b) La *culture traditionnelle* apporte une perturbation plus grave au milieu par le défrichement, les brûlis et la modification du microclimat. Il en résulte en particulier des modifications du bilan hydrique, du stock de matière organique et des cycles biogéochimiques sur lesquels on ne dispose encore que de données très fragmentaires.

c) Le retour vers des *formations boisées secondaires* après abandon de cultures comporte une succession de stades dont la description floristique a été partiellement faite, mais dont l'évolution de la production primaire reste à établir.

d) Outre sa fonction de production, la forêt équatoriale a, comme toutes les forêts du Globe, une *fonction de protection* : conservation du sol, régulation du débit des cours d'eau, maintien des caractères du climat local, conservation de la flore et de la faune liées aux biotopes forestiers. Ces titres plaident en faveur de la conservation des grands massifs forestiers existant encore en Côte d'Ivoire.

## BIBLIOGRAPHIE

- BACHELIER (G.), Faune des sols et termites. In : *Les sols ferrallitiques*, t. IV, *Init. Doc. Techn.* n° 21, ORSTOM Paris, 107-142, 1973. — BARTHOLOMEW (W. V.), MEYER (J.), LAUDELOUT (H.). — Mineral nutrient immobilization under forest and grass fallow in the Yangambi region, with some preliminary results on the decomposition of plant material on the forest floor. *Publ. INEAC*, sér. sc., 57, 27 p., 1953. — BEAUFORT (W. H. J. DE). — Distribution des arbres en forêt sempervirente de Côte d'Ivoire. *Rapport multigr.* ORSTOM Adiopodoumé, 1972. — BERNHARD (F.). — Étude de la litière et de sa contribution au cycle des éléments minéraux en forêt ombrophile de Côte d'Ivoire. *Écol. Plant.*, 5, 247-266, 1970. BERNHARD-REVERSAT (F.). — Décomposition de la litière de feuilles en forêt ombrophile de Basse Côte d'Ivoire. *Écol. Plant.*, 7, 279-300, 1972. — BERNHARD-REVERSAT (F.). — L'azote du sol et sa participation au cycle biogéochimique en forêt ombrophile de Côte d'Ivoire. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 11, 263-282, 1974. — BERNHARD-REVERSAT (F.), HUTTEL (C.), LEMÉE (G.). — Quelques aspects de la périodicité écologique et saisonnière en forêt ombrophile sempervirente de Côte d'Ivoire. In : *Tropical Ecology, with an emphasis on organic production*, 1971. Symposium New-Delhi, F. B. et P. M. Golley Ed., Athens, 217-234, 1972. — BONZON (B.), PICARD (D.). — Matériel et méthodes pour l'étude de la croissance et du développement en pleine terre des systèmes racinaires. *Cahiers ORSTOM*, Sér. Biol., 9, 3-18, 1969. — BOYER (J.). — Cycles de la matière organique et des éléments minéraux dans une cacaoyère camerounaise. *Café, Cacao, Thé*, 17, 3-23, 1973. — BOYER (P.). — Les différents aspects de l'action des termites sur les sols tropicaux. In : *La vie dans les sols*, P. Pesson ed. Gauthier-Villars, Paris, 279-334, 1971. — BRAY (J. R.), GORHAM (E.). — Litter production in forests of the world. *Adv. Ecol. Res.*, 2, 101-157, 1964.



C.T.F.T. — Étude sur l'approvisionnement en bois de l'usine de pâte cellulosique de Yaou. 1<sup>re</sup> partie : Étude des potentiels en bois disponible. *Doc. multigr.*, 126 p., Nogent-sur-Marne, 1968. — CAUSSINUS (H.), ROLLET (B.). — Sur l'analyse au moyen d'un modèle mathématique des structures par espèces des forêts denses humides sempervirentes de plaine. *C.R.A.S.*, Sér. D, 270, 1341-1344, 1970.

DAWKINS (H. C.). — Wood production in tropical rain forest. *J. Ecol.*, 55, 20P-21P. 1967.

ELDIN (M.). — Le climat. In : *Le milieu naturel de la Côte d'Ivoire*, Mémoire n° 50, ORSTOM, Paris, 73-108, 1971. — ELDIN (M.). — Déficits hydriques, durée de la saison sèche. Carte et notice. In : *Atlas de la Côte d'Ivoire*, Inst. de Géogr. tropic. Univ. d'Abidjan. 1974.

FREISE (F.). — Das Binnenklima von Urwäldern im subtropischen Brasilien. *Petermans Mitteilungen*, 82, 301-307, 1936.

GÉNEVOIS (L.). — L'alimentation minérale des végétaux par la pluie. Cas des régions tropicales. *J. Agric. Trop. Bot. Appl.*, 14, 582-597, 1967. — GOLLEY (F. B.), MAC GINNIS (J. T.), CLEMENTS (R. G.), CHILD (G. I.) et DUEVER (M. J.). — The structure of tropical forests in Panama and Columbia. *BioScience*, 19, 693-696, 1969. — GOSSE (G.), ELDIN (M.). — *Données agroclimatologiques recueillies à la station ORSTOM d'Adiopodoumé*, 1948-1972. Doc. multigr. Centre ORSTOM Adiopodoumé. 23 p., 1973. — GREENLAND (D. J.), KOWAL (J. L. M.). — Nutrient content of the moist tropical forest of Ghana. *Pl. and Soil*, 12, 154-174, 1960. — GREIG-SMITH (P.). — *Quantitative Plant Ecology*. Butterworth's Scient. Publ. London, 1957. — GUILLAUMET (J.-L.), ADJANOHOON (E.). — La végétation de la Côte-d'Ivoire. In : *Le milieu naturel de la Côte d'Ivoire*, Mém. ORSTOM n° 50, 157-263, 1971.

HOPKINS (B.). — Vegetation of the Olokemeji Forest Reserve, Nigeria. III. The microclimate, with special reference to their seasonal changes. *J. Ecol.*, 53, 125-138. 1965. — HOPKINS (B.). — Vegetation of the Olokemeji forest Reserve, Nigeria. VI. The plants of the forest site, with special reference to their seasonal growth. *J. Ecol.*, 58, 765-793. 1974. — HUTTEL (C.). — Estimation du bilan hydrique dans une forêt sempervirente de basse Côte-d'Ivoire. *AIEA*, Proc. Symp. Vienne 1971, 439-452. 1972. — HUTTEL (C.). — Root distribution and biomass in three Ivory Coast rain forest plots. *Colloque d'Écologie tropicale*, Caracas, Golley et Medina éd., 123-130. 1974.

JENNY (H.), GESSEL (S. P.), BINGHAM (F. T.). — Comparative study of the decomposition rate of organic matter in temperate and tropical regions. *Soil Sci.*, 68, 419-432. 1949. — JONES (E. W.). — Ecological studies on the rain forest of Southern Nigeria. IV : The plateau forest of the Okomu Forest Reserve. *J. Ecol.*, 43, 564-594. 1955. — JORDAN (C. F.), KLINE (J. R.). — Mineral cycling : some basic concepts and their application in a tropical rain forest. *Ann. Rev. Ecology Systematics*, 3, 33-50. 1972.

KIRA (T.), OGAWA (H.). — Assessment of primary production in tropical and equatorial forests. In : *Productivity of forest ecosystems*, Proc. Symp. Bruxelles 1969, Unesco, 309-321. 1971. — KIRA (T.), OGAWA (H.), YODA (K.), OGINO (K.). — Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation in Thailand. IV. Dry matter production with special reference to the Khao Chong rain forest. *Nature and Life in Southeast Asia*, 149-174. 1967. — KLINE (J. R.), JORDAN (C. F.). — Tritium movement in soil of tropical rain forest (Puerto-Rico). *Science*, 160, 550-551. 1968.

LEMÉE (G.), HUTTEL (C.), BERNHARD-REVERSAT (F.). — Recherches sur l'écosystème de la forêt subéquatoriale de Basse Côte d'Ivoire. *La Terre et la Vie*, 29, 169-264, 1975. LOJAN (L.). The tendencies of the radial growth of 23 tropical forest species. *Turrialba*, 18 (3), 275-281. 1967. — LONGMAN (K. A.), JENIK (K.). — *Tropical forest and its environment*. Tropical Ecology Series, Longman, London, 196 p., 1974.

MADGE (D. S.). — Leaf fall and litter disappearance in a tropical forest. *Pedobiologia*, 5, 272-288, 1965. — MADGE (D. S.). — Field and laboratory studies on the activity of two species of tropical earthworms. *Pedobiologia*, 9, 188-214. 1969. — MÁLDAGUE (M. E.). — Rôle des animaux édaphiques dans la fertilité des sols forestiers. *Publ. INEAC. sér. Sci.*, n°112, 245 p., 1970. — MANGENOT (G.). — Études sur les forêts des plaines et plateaux de la Côte-

d'Ivoire. *IFAN, Études éburnéennes*, 4, 5-61. 1955. — MANGENOT (G.), MIÈGE (J.), AUBERT (G.). — Les éléments floristiques de la basse Côte-d'Ivoire et leur répartition. *C.R. Soc. Biogéogr.*, 212-214, 30-34, 1948. — MARIAUX (A.). — Les cernes dans les bois tropicaux africains. Nature et périodicité. *Bois et forêts des Tropiques*, 114, 23-37. 1967. — MATHIEU (P.). — *Apports chimiques par les précipitations atmosphériques en savane et sous forêt. Influence du milieu forestier intertropical sur la migration des ions et sur les transports solides (Bassin de l'Amittoro, Côte-d'Ivoire)*. Thèse, Nice, 454 p., 1972. — Mc COLL (J. G.). — Properties of some natural waters in a tropical wet forest of Costa-Rica. *BioScience*, 20, 1096-1100. 1970. — Mc GINNIS (J. T.), GOLLEY (F. B.), CLEMENTS (R. G.), CHILD (G. I.), DUEVER (M. J.). — Elemental and hydrologic budgets of the Panamanian tropical moist forest. *BioScience*, 19, 697-700, 1969. — MORAES (V. H. F.). — Periodicity in stem growth of trees of the amazonian forest. *Pesquis. Agropec. Brasil (Ser. Agr.)*, 5, 315-320. 1970. — MOUTONNET (P.), BUSCARLET (L. A.), MARCESSE (J.). — Emploi d'un humidimètre à neutrons de profondeur associé à un réflecteur pour la mesure de la teneur en eau des sols au voisinage de la surface. *Ann. I.T.B.T.P.*, 233, 1-5. 1967. — MÜLLER (D.), NIELSEN (J.). — Production brute, pertes par respiration et production nette dans la forêt ombrophile tropicale. *Det Forstlige Forsavaesen i Danmark*, 29, 69-160. 1965. — MURPHY (P. G.). — Tree growth at El Verde and the effects of ionizing radiations. In : « *A tropical rain forest* », éd. H.T. Odum USAEC, D. 141-D. 171. 1970.

NEWMAN (I. V.). — Locating strata in tropical rain forest. *J. Ecol.*, 42, 218-219. 1954. — NYE (P. H.). — Some soil forming processes in the humid tropics. IV. The action of soil fauna. *J. Soil Sci.*, 6, 73-83. 1955. — NYE (P. H.). — Organic matter and nutrients cycles under moist tropical forest. *Plant and Soil*, 13, 333-346, 1961.

ODUM (H. T.), MORE (A. M.), BURNS (L. A.). — Hydrogen budget and compartments in the rain forest. In : *A Tropical Rain Forest*, Ed. H.T. Odum, USAEC. H 105-H 122. 1970. — OGAWA (H.), YODA (K.), OGINO (K.), KIRA (T.). Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation in Thailand. II. Plant biomass. *Nature and Life in Southeast Asia*, 4, 51-81, 1965. — OLSON (J. S.). — Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology*, 44, 322-331. 1963.

PERRAUD (A.). — Les sols. In : *Le milieu naturel de la Côte-d'Ivoire*. Mémoire n° 50, ORSTOM, Paris, 265-291. 1971. — PERLOT. — Structure et composition de forêts denses d'Afrique centrale, spécialement celles du Kivu. *Acad. Roy. Sci. O.M. Bruxelles*, Nouv. sér. 1966.

RHAM (P. de). — *L'azote dans quelques forêts, savanes et terrains de culture d'Afrique tropicale humide*. Thèse Lausanne, 124 p., 1971. — RICHARDS (P. W.). — *The Tropical Rain Forest*. Cambridge University Press, 1952. — ROLLET (B.), CAUSSINUS (H.). — Sur l'utilisation d'un modèle mathématique pour l'étude des structures des forêts denses humides sempervirentes de plaine. *C.R.A.S. Sér. D.*, 268, 1853-1855, 1969. — ROOSE (E. J.). — Quelques exemples des effets de l'érosion hydrique sur les cultures. *C.R. Colloque Fertilité des sols*, Tananarive, II, 1385, 1967. — ROOSE (E. J.). — Influence du type de plante et du niveau de fertilisation sur la composition des eaux de drainage en climat tropical humide. *Comm. XIII<sup>e</sup> Journ. Hydraulique*, Paris, 1974. — ROOSE (E. J.), HENRY des TURREAUX (P.). — Deux méthodes de mesure du drainage vertical dans un sol en place. *Agr. Trop.* 25, 1079-1087, 1970.

SCHNELL (R.). — *Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux*. 2. *Les milieux, les groupements végétaux*. Gauthier-Villars Éd., Paris, 1971.

TURC (L.). — Évaluation des besoins en eau d'irrigation, évapotranspiration potentielle. *Annales agr. INRA*, 12, 13-49, 1961.

WHITTAKER (R. H.), WOODWELL (G. M.). — Measurement of net primary production of forests. In : *Ecologie et Conservation*, 4, *Productivité des écosystèmes forestiers*, UNESCO, Paris, 159-175. 1971. — WIEGERT (R. G.). — Effect of ionizing radiations on leaf fall, decomposition, and litter microarthropods of a montane rain forest. In : *A Tropical Rain Forest* H. T. Odum ed., Div. Techn. Inf. U.S. Atom. Energy comm., H 89-H 100, 1970.