

**INTRODUCTION DE LA BIONOMIE DANS LA GESTION
DES FORÊTS TROPICALES DENSES HUMIDES**

Photographies en couverture

Couverture de face : contreforts de *Piptadeniastrum africanum* (Hook f.) Brenan sur sol induré en sommet de colline (photographie : Daniël Delacotte)

Couverture arrière : envol de l'avion ULM « Eagle » (photographie : Daniël Delacotte)

système racinaire de *Piptadeniastrum africanum* en bordure de ravine (photographie : Fred Vooren)

Promotor : Dr. ir. R.A.A. Oldeman
Hoogleraar bosteelt& bosöcologie, Landbouwuniversiteit Wageningen

Co-promotor : Dr. J. L. Guillaumet
Directeur de recherche émérite, botaniste à l'I.R.D.

ERRATA

p. 55 : ... dans le paragraphe 6.6 . Lire : paragraphe 6.7

p. 58 : ... (voir § 4.1.1) . Lire : § 4.1.2

p. 63 : ... voir plan figure 5.2 . Lire : plan figure 5.1

p. 73 : ... (voir § 6.7.2) . Lire : § 6.7.1

p. 75 : ... (voir § 6.5) . Lire : § 6.6.1 et figure 6.8

p. 77 : ... (voir § 4.1.1) . Lire : § 4.1.2

p. 87 : ... (voir § 6.7.2) . Lire : § 6.8.2 dans texte et note bas de page

PN08201, 2692

Stellingen

1. Voor de ontwikkeling van een evenwichtig beheersysteem voor natuurbossen dient, op basis van de bionomische beginselen, de centrale stellingname voor de mens en zijn behoeftenbevrediging uit economische overwegingen, vervangen te worden door een centrale stellingname voor het biosysteem bos en de zich daarin voltrekende spontane processen.

[dit proefschrift]

2. Bij oogstbeheersing op bionomische grondslag kan voldaan worden aan de eisen van instandhouding van de ontwikkelde bosmatrix en van de aanwezige soortensamenstelling door de houtoogst te laten plaatsvinden volgens de optredende sterfepatronen en te beperken tot aftakelende bomen.

[dit proefschrift]

3. Sterfteverschijnselen in tropische regenbossen treden op, in en bij bomen uit het kronendak, volgens een patroon van « locale impulzen ».

[Putz, F. & K. Milton (1982). Tree mortality rates on Barro Colorado Island. In: E.G. Leigh, A.S. Rand & D.M. Windsor (Eds.). The ecology of a tropical forest. Seasonal rhythms and long-term changes, p. 95-100. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. ; dit proefschrift]

4. De dynamiek van bossen, uitgedrukt als het sterfeprocentage van een totale boompopulatie, zou, voor tropische regenbossen, uitgesplitst moeten worden in de optredende sterfeprocentages bij de boompopulaties die deel uitmaken van de verschillende kronendak compartimenten om een juiste vergelijkingsbasis te verkrijgen.

[dit proefschrift]

5. Van boomsoorten die geen differentiatie tussen kernhout en spinthout vertonen kan men niet algemeen veronderstellen dat ze daarom een kortere levensverwachting hebben.

[Ng, F.S.P. (1986). Tropical sapwood trees. Naturalia monspeliensis, no. hors série, Colloque international sur l'arbre II : 61-67.]

6. Groeimetingen aan een boom via opname van de diameter op borsthoogte geven een onvoldoend betrouwbaar beeld van de groeiverrichtingen.

[dit proefschrift]

7. Een bij veroudering binnen een boom optredende « afdaling van loof », aangeduid met de Franse bosbouwterm « descente de cime », kan gepaard gaan met het « opklimmen van wortels », oftewel een « remontée des racines » .

[dit proefschrift]

8. Het effect van « crown-shyness », zoals gedefinieerd door Jacobs (1955) ter aanduiding van afstandelijke boomkruinen bij exemplaren van eenzelfde soort en uitgebreid door Ng (1977) ter aanduiding van afstandelijke deelkronen binnen een volgroeide boom, wordt waarschijnlijk in eerste instantie veroorzaakt door een optredende waterstress en een verminderde zuigspanning van bladeren die zich binnen de optredende « ademruimten » van andere bladeren en bladmassa's ontwikkelen.

[Jacobs, M.R. (1955). Growth habits of the Eucalypts. Government Printer, Canberra. ; Ng, F.S.P. (1977). Shyness in trees. Nature Malaysiana 2 (2) : 34-37. ; dit proefschrift]

9. Omdat door menig onderzoek in « natuurlijke » bossen overduidelijk is aangetoond dat een bosecosysteem niet geteeld kan worden, maar een spontane ontwikkeling doormaakt, zou een universitaire vakgroep die deze processen bestudeert ook een overeenkomstige naam moeten dragen.

10. Elke vorm van samenwerking waarbinnen informatieuitwisseling optreedt, dus ook ontwikkelingssamenwerking, wordt gekenmerkt door het cybernetisch basisprincipe, dat aangeeft dat de organisatievorm die de meeste informatie heeft weten op te bouwen alsmaar rijker wordt van een dergelijke samenwerking.

[A basic Principle of Organization. In : Margalef, R. (1968). Perspectives in ecological theory. The University of Chicago Press, Chicago.]

11. De nederlandse bosbouwterm « overstaander », gebruikt ter aanduiding van bomen die gehandhaafd zijn voor zaadproductie na een bezaaikingsskap, vormt tevens een goede benaming voor in tropische regenbossen voorkomende « emergenten », omdat die zich zeer lang in een dominante positie in het kronendak kunnen handhaven en daar eenzelfde functie vervullen.

12. Een proefschrift waarin de proeve van het geschrift nog voldoende aandacht krijgt behoort men pas te verdedigen op een leeftijd waarop de secundaire diktegroei zijn intrede heeft gedaan.

Stellingen behorend bij het proefschrift van A.P. Vooren : Introduction de la bionomie dans la gestion des forêts tropicales denses humides.

Postulats

1. Pour le développement d'un système de gestion équilibrée des forêts naturelles, on devrait, sur la base des principes bionomiques, remplacer la priorité pour l'homme et l'assouvissement de ses convoitises selon des considérations économiques, par une priorité pour le biosystème forestier et les processus spontanés qui s'y déroulent.

[cette Thèse]

2. Avec une maîtrise de la récolte selon des principes bionomiques, les exigences d'une conservation de la matrice végétale et de la composition existante en espèces peuvent être assurées par une récolte de bois s'effectuant selon le cours des processus de mortalité et se restreignant aux arbres moribonds.

[cette Thèse]

3. Dans les forêts tropicales denses humides, la mortalité apparaît, parmi les arbres de la voûte forestière et au sein de chacun d'entre eux, en « pulsions localisées ».

[Putz, F. & K. Milton (1982). Tree mortality rates on Barro Colorado Island. In: E.G. Leigh, A.S. Rand & D.M. Windsor (Eds.). *The ecology of a tropical forest. Seasonal rhythms and long-term changes*, p. 95-100. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. ; cette Thèse]

4. La dynamique forestière, exprimée par le pourcentage de mortalité de toute une population arborescente, devrait, pour des forêts tropicales denses humides, être spécifiée en pourcentage de mortalité pour chacune des populations d'arbres constituant les différents compartiments de la voûte forestière, afin d'obtenir une base de comparaison appropriée.

[cette Thèse]

5. On ne peut supposer, de manière générale, que les espèces d'arbres ne montrant pas de différenciation en bois d'aubier et en bois de cœur, aient de ce fait une plus faible espérance de vie.

[Ng, F.S.P. (1986). Tropical sapwood trees. *Naturalia monspeliensis* no. hors série Colloque international sur l'arbre II : 61-67.]

6. Les mesures de croissance d'un arbre, obtenues par relevé de diamètre à 1,30 mètres de hauteur, représentent un indice insuffisamment fiable des prestations de croissance.

[cette Thèse]

7. La régression de la frondaison d'un arbre lors du processus de sénescence, désignée par le terme « descente de cime » dans le lexique forestier français, peut s'accompagner d'une « remontée des racines ».

[cette Thèse]

8. L'effet de « crown shyness », ainsi qu'il a été défini par Jacobs (1955) pour indiquer l'espacement des cimes d'arbres d'une même espèce et étendu par Ng (1977) pour indiquer l'espacement des « cimettes » au sein de la cime d'un arbre en phase de pleine expansion, est probablement en première instance provoqué par un stress hydrique et une réduction de la force de succion foliaire des feuilles se développant dans les « volumes de halètement » qui entourent les autres feuilles et feuilages.

[Jacobs, M.R. (1955). *Growth habits of the Eucalypts*. Government Printer, Canberra ; Ng, F.S.P. (1977). Shyness in trees. *Nature Malaysiana* 2 (2) : 34-37 ; cette Thèse]

9. Puisque maintes études dans les sylves « naturelles » ont clairement démontré qu'un écosystème forestier ne peut être cultivé, mais évolue de manière spontanée, une unité de recherche universitaire étudiant ces processus devrait porter un nom approprié.

10. Pour chaque forme de coopération impliquant un échange d'informations, donc également pour une coopération en développement entre pays, le principe de base de la cybernétique s'applique, stipulant que la forme d'organisation ayant réussi à accumuler le plus d'informations s'enrichit davantage par une telle coopération.

[A basic Principle of Organization. In : Margalef, R. (1968). *Perspectives in ecological theory*. The University of Chicago Press, Chicago]

11. Le terme « overstaander » du lexique forestier néerlandais, qui désigne les arbres maintenus comme semenciers après coupe d'ensemencement, peut également être utilisé pour désigner les « émergents » caractérisant les forêts tropicales denses humides et occupant longtemps une position dominante dans la voûte, puisqu'ils s'y acquittent d'une fonction similaire.

12. Une Thèse de Doctorat accordant réellement de l'attention à l'épreuve d'écriture devrait par ailleurs être soutenue à un âge où la croissance secondaire a fait son apparition.

Postulats accompagnant la Thèse de Doctorat de A.P. Vooren : Introduction de la bionomie dans la gestion des forêts tropicales denses humides.

Introduction de la bionomie dans la gestion des forêts tropicales denses humides

A.P. Vooren

Proefschrift

ter verkrijging van de graad van doctor
in de landbouw- en milieuwetenschappen
op gezag van de rector magnificus,
dr C.M. Karssen
in het openbaar te verdedigen
op maandag 1 november 1999
des namiddags te vier uur in de Aula
van Wageningen Universiteit

ISN 966154

CIP-DATA KONINKLIJKE BIBLIOTHEEK, DEN HAAG

Vooren, A.P.

Introduction de la bionomie dans la gestion des forêts tropicales denses humides
/ A.P. Vooren - [S.l. : s.n.] - III

Thesis Universiteit Wageningen. - With ref. -

With summary in English and Dutch.

ISBN 90-5808-114-1

Subject headings : tropical rain forest / forest management / forest ecology ; tropics
/ Côte d'Ivoire / tropical rain forest

Avant-propos

Pour la réalisation de ce travail plusieurs étapes d'acquisition de connaissances ont été franchies, chacune caractérisée par des rencontres décisives avec des personnes qui ont contribuées, directement ou indirectement, à façonner les idées, à stimuler les réflexions, à polir les conceptions brutes et à arrondir les angles parfois encore trop vifs.

D'abord en Côte d'Ivoire, où un stage initial au Laboratoire de Botanique du Centre ORSTOM d'Adiopodoumé m'a permis de découvrir la sylve tropicale, ses acteurs et le monde de la recherche scientifique qui tente de chiffrer les énigmes qui le passionnent. MM. Jean-Louis GUILLAUMET, Francis KAHN, Daniel-Yves ALEXANDRE et Christian DE NAMUR furent de ceux qui m'ont accompagné et m'ont fait découvrir de nombreuses sources d'inspiration pour ce travail.

Ensuite le rencontre avec le Professeur Roelof A. A. OLDEMAN, à ce temps nommé à l'Université Agronomique de Wageningen, qui tout au long de ce travail sylvicole s'est profilé comme le moteur de sa genèse et le guide spirituel. Les premières ébauches furent dressées à son instigation, le décollage prémédité, les matériels testés. Du ballon captif câblé au CNRS par M. Claude-Marcel et Mme Annette HLADIK au nouveau nommé « drone », héliporté et téléguidé à l'Université de Wageningen par MM. Jan-Hein LOEDEMAN et John STUIVER, ce fut l'avion ULM « Eagle » qui a finalement permis l'envol dans les nuages. En Forêt de Tai, de courants ascendants au tourbillons révoltants, les passions furent partagées au cours des années de terrain et de paillasse avec les stagiaires forestiers du Centre Néerlandais d'Adiopodoumé : Riet BARINK, Niek BECH, Don OFFERMANS, Ronald SINOO et Loes DE LEEUW, Wenny HO, Wouter-Leen HIJWEEGE et Anne DE FRAITURE. Qui de nous a appris le plus de qui pendant ces fréquents séjours en forêt restera toujours une question ouverte.

Des discussions stimulantes furent toujours une source d'inspiration avec de nombreux autres chercheurs qui de ce temps séjournaient ou étaient de passage au Centre ORSTOM d'Adiopodoumé, au Centre Technique Forestier Tropical, à l'Université d'Abidjan, à l'Institut d'Ecologie Tropicale et à la Mission d'Assistance Technique Allemande. Les botanistes MM. Christian DE NAMUR, Tanguy JAFFRE, Mlle Anneke DE ROUW, MM. Henri GNESIO TEHE, Michel GREMAUD, Jean MALEY et le Professeur Laurent AKE ASSI, les forestiers MM. Henri-Félix MAITRE, Jean-Guy BERTAULT, Bernard MALLET, Ballé PITY et Jürgen PRETZSCH, les pédologues MM. Emmanuel FRITSCH, Arie VAN KEKEM, Jean COLLINET et Christian VALENTIN, les hydrologues MM. Alain CASENAVE et André MAHIEUX, les zoologues MM. Henri DOSSO, Ekkehardt WAITKUWAIT, Knut HENTSCHEL, M. Christophe et Mme Hedwige BOESCH, les entomologistes MM. Guy COUTURIER et Yaya SANGARE, ont tous bien voulu partager les expériences en Forêt de Tai ou dans d'autres massifs forestiers en Côte d'Ivoire.

Le Ministère de la Recherche Scientifique de la République de Côte d'Ivoire, le programme de l'Homme et la Biosphère, MAB-UNESCO, guidé par MM. David KABALA et Malcolm HADLEY et l'Institut d'Ecologie Tropicale des MM. Henri DOSSO et Yaya SANGARE ont matériellement et administrativement soutenu ce travail. L'Ambassade Royale des Pays-Bas en Côte d'Ivoire a assuré les immatriculations et transports d'équipement. MM. Jean COLLINET et Bernard POUYAUD, dirigeants du Centre ORSTOM d'Adiopodoumé, et M. Michel GREMAUD du Centre Suisse ont bien voulu autoriser l'hébergement, l'utilisation des bibliothèques, l'herbier, les laboratoires de botanique et photo et les nombreux vols d'essais effectués avec l'avion ULM à Adiopodoumé.

Au cours de la rédaction, les différents chapitres ont été lus et commentés par le Professeur Roelof OLDEMAN, MM. Jean-Louis GUILLAUMET, Daniel-Yves ALEXANDRE et Mme Annie GAUTIER-HION. Je les remercie pour les remarques constructives apportées. Tout au long de ces années l'aide technique et administrative de M. Eddie DE BRUIJN et Mme Marthy BOUDEWIJN a été fort appréciée.

Il serait difficile de retracer les contributions de tout un chacun à l'approfondissement des réflexions en dehors de la période qui était initialement prévue pour ce travail de thèse. Les idées évoluent et la longue rédaction de ce travail réalisé en Côte d'Ivoire, entrecoupée et suivie par d'autres missions scientifiques, s'en est certes trouvée enrichie. Que ceux et celles qui ne soient pas mentionnés ici pour leurs contributions ultérieures, veuillent bien m'en excuser, mais qu'ils retrouvent quelque part dans ce texte, ne serait ce que par son accomplissement, un signe de reconnaissance.

Glossaire des termes

Anénochorie : dispersion des fruits ou des graines par le vent.

Anthèse : épanouissement de la fleur ou floraison.

Architecture: un ensemble de rapports de dimensions entre les parties constitutives d'un système vivant à une échelle biologique déterminée.

Bionomie : 1. science qui étudie les relations probabilistes et déterministes du vivant avec le milieu ; 2. l'ensemble des lois positives, statistiques et mathématiques, par exemple, qui ont pu être dégagées de l'étude des phénomènes de la vie. Dérivé du grec ancien $\betaιοζ$ = vie et $\omegaρωζ$ = loi, le terme est ici employé pour désigner la science qui étudie les limites aux conditions de développement et d'existence des différentes formes de vie dans des milieux changeants.

Biométrie: 1. science qui étudie, à l'aide des mathématiques (statistiques, calcul de probabilités), les variations biologiques à l'intérieur d'un groupe déterminé; 2. l'analyse statistique de l'observation des phénomènes de la vie.

Dynamique: tout processus où le facteur temps joue un rôle déterminant.

Ecosphère : la partie de la planète qui contient toutes les formes de vie et l'environnement physique qui conditionne leur existence ; [l'écosphère est ici considérée plus étendue que la biosphère et incorpore ainsi également l'atmosphère et la lithosphère].

Ecosystème : un système écologique, sans dimensions spatiales et temporelles spécifiques, constituant une entité par interaction d'une communauté d'organismes, ou « biosystème », avec son environnement physique.

Forêt : un écosystème dont les principaux constituants de la biomasse sont des arbres qui forment une couverture telle qu'elle obscurcit durablement le sol.

Géobiocénose : terme équivalent à « écosystème », utilisé dans les langues slaves et germaniques (cf. Sukachev, 1944, cité par Odum, 1971) avant d'être remplacé par celui-ci.

Homéostasie : état d'équilibre d'un système physique fermé caractérisé par autorégulation des flux d'énergie et de matière menant à l'entropie totale. Voir aussi « Biostasie » dans Oldeman (1983).

Jardinage : mode de gestion sylvicole d'une forêt en futaie, essentiellement de conifères, consistant à guider et favoriser, d'une manière presque individuelle, le développement des sujets en arbres de première qualité (voir Schütz, 1990).

Monopodial : se dit d'un axe primaire végétal (tige ou tronc) édifié par croissance indéterminée d'un bourgeon terminal.

Résilience : capacité d'un écosystème de résister aux changements.

Stationnaire : qui demeure un certain laps de temps dans le même état, qui ne change, n'évolue pas. Adjectif dérivé de **station** : espace quelconque présentant un ensemble déterminé de conditions d'existence ; lieu où vit une espèce animale ou végétale.

Structure: des dispositions ou arrangements d'arbres ou d'espèces qui peuvent être décrits par des modèles statistiques.

Sustainability : néologisme anglais qui signifie littéralement « la capacité de soutenir ». Couramment traduit en français par « durabilité », qui n'a cependant pas le même champs sémantique et représente le caractère de ce qui est durable, c'est-à-dire de nature à durer longtemps. Le terme est employé dans le cadre d'un développement qui envisage de réconforter les besoins actuels sans créer d'entrave pour une utilisation future des ressources disponibles.

Sylviculture : la culture des forêts, qui est souvent, à tort, associée à une culture axée sur la seule production du bois, indiquée par le néologisme « ligniculture ».

Sylvimétrie : néologisme inspiré de biométrie*, désignant les analyses métriques de la forêt.

Sympodial : se dit d'un axe primaire (tige ou tronc) qui est édifié par succession de différents segments d'axes différenciés à croissance déterminée.

Vieillissement : voir texte p. 141 : ici employé pour indiquer tout processus menant au déclin de l'arbre.

Zoochorie : dispersion des fruits ou des graines par des animaux.

TABLE DE MATIERES

Avant-propos	I
Glossaire des termes	III
1. INTRODUCTION	1
2. CONCEPT DE LA BIONOMIE	4
2.1 Priorité bionomique ou économique?	4
2.2 Valorisation des ressources naturelles: une réflexion en marge	8
2.3 Mono- et plurivalence	9
2.4 Forêts monumentales et forêts utilitaires	12
2.5 L'approche bionomique en sylviculture	14
2.6 Récapitulation conceptuelle	17
3. HYPOTHÈSE DE TRAVAIL	18
3.1 Potentiel de régénération de la forêt	19
4. CADRE PHYSIQUE	24
4.1 Stations d'étude	26
4.1.1 Dispositif de recherche	26
4.1.2 Traces d'occupation humaine	29
4.2 Climat	32
4.2.1 Zones et types de temps	32
4.2.2 Périodicité de la pluviosité et durée des saisons sèches	34
4.2.3 Différents types de pluie	37
4.2.4 Données climatiques générales	38
4.2.5 Interactions climat - végétation	39
4.3 Géologie, hydrologie et relief	41
4.4 Sols et aspects d'enracinement, drainage, érosion et fertilité	44
4.4.1 Aspects d'enracinement	46
4.4.2 Aspects de drainage et d'érosion	47
4.4.3 Aspects de fertilité	47
5. ORGANISATION DE LA FORET	50
5.1 Composition en espèces et répartitions spatiales	50
5.1.1 Variations continues	51
5.1.2 Répartitions grégaires	54
5.2 Architecture de trois types de forêt	56
5.2.1 Méthodes et techniques	56

5.2.2 La forêt en haut de versant	60
5.2.3 La forêt en milieu de versant	66
5.2.4 La forêt en bas de versant	73
5.2.5 Architecture forestière « toposéquentielle »	78
5.2.6 Récapitulation méthodologique	81
5.2.7 Architecture, diversité et biomasse	82
5.3 Dynamique de la croissance	86
5.3.1 Accroissement en diamètre	86
5.3.2 Considérations méthodologiques	87
5.3.3 Différenciation du bois	89
6. CHRONIQUE DE LA MORTALITÉ	92
6.1 Méthodes et techniques de travail	93
6.1.1 Précisions méthodologiques	93
6.1.2 Techniques d'inventaire	97
6.1.3 Cubage du bois mort	98
6.2 Composition floristique de l'ensemble du passé	99
6.3 Processus et temps de décomposition	100
6.4 Taux de mortalité et de chute d'arbres	103
6.5 Distribution de diamètres	106
6.6 Modalités et déterminismes des chutes de bois	110
6.6.1 Déracinement	111
6.6.2 Bris de tronc	115
6.6.3 Démembrement	118
6.6.4 Relations causales	119
6.7 Répartition spatiale du bois mort	120
6.7.1 Répartition « toposéquentielle »	120
6.7.2 Apparition en grappe de la mortalité	123
6.8 Périodicités des chutes de bois	128
6.8.1 Périodicité saisonnière	128
6.8.2 Périodicité diurne	129
6.8.3 Effets et déterminismes des périodicités	131
6.9 Typologie du déclin des grands arbres	132
7. RECONNAISSANCE D'ARBRES VIEILLISSANTS	135
7.1 Dépérissage et sénescence	136
7.2 Méthodes et techniques de travail	137
7.2.1 Limitations méthodologiques	137
7.2.2 Techniques employées	139
7.3 Développement de <i>Piptadeniastrum africanum</i>	141
7.3.1 Description succincte de l'espèce	141
7.3.2 Organisation de la forme arborescente	144
7.3.3 Expansion, régression et déclin de la cime	148
7.3.4 Reconnaissance aérienne du vieillissement	154

7.4 Développement de <i>Pycnanthus angolensis</i>	160
7.4.1 Description succincte de l'espèce	160
7.4.2 Organisation de la forme arborescente	162
7.4.3 Expansion, régression et déclin de la cime	164
7.4.4 Reconnaissance aérienne du vieillissement	166
7.5 Comparaison du développement des deux espèces	168
8. EXPLOITABILITE BIONOMIQUE DE LA FORET	172
8.1 Quelques règles bionomiques élémentaires	172
8.1.1 Composition	172
8.1.2 Architecture	173
8.1.3 Dynamique	173
8.2 Prévision des prélevements	174
8.2.1 Expériences et propositions pour une approche aérienne	175
8.2.2 Expériences avec les inspections visuelles terrestres	177
Annexe 1	179
Bibliographie	182
Samenvatting	204
Summary	212
Curriculum vitae	220

"A hundred and fifty years ago a plainsman could kill an American bison, cut out only the tongue for his dinner, and discard the rest of the animal. He was not in any important sense being wasteful. Today, with only a few thousand bison left, we would be appalled at such behavior."

"the Tragedy of the Commons"

G. Hardin, 1968

1. INTRODUCTION

Le problème de la disparition des forêts denses humides tropicales - dont tous les médias se sont fait l'écho depuis une quinzaine d'années, longtemps après la parution des premiers récits alarmants dans la littérature spécialisée (voir par exemple pour l'Afrique de l'Ouest: Chevalier, 1929; Lavauden, 1934; Aubréville, 1938) - peut, enfin, être considéré comme connu et internationalement débattu (*cf.* Heissenbuttel *et al.*, 1993). Aussi serait-il superflu de s'y attarder longuement dans le cadre de cette introduction.

Le sort ultime qui va être réservé à ces grandes formations végétales ne peut pas non plus être ignoré dans un monde qui est inexorablement engagé dans une expansion démographique galopante et une course effrénée aux dernières ressources disponibles. Si les écosystèmes forestiers tropicaux n'échapperont point à « la globalisation des procès de transformation technique, économique, sociale » (Barrau *et al.*, 1983), processus plus couramment désigné comme « la mondialisation », et qu'il intrigue de pronostiquer combien de ce patrimoine naturel pourrait spontanément survivre à cette frénésie d'expansion économique sans frein ni lien, il n'en devient pas moins urgent de déterminer quelles stratégies efficaces pourraient encore être déployées pour infléchir les tendances actuelles d'une « conversion » quasi-totale (*cf.* Meyers, 1980; Poore *et al.*, 1989).

L'espoir de conserver à l'avenir une étendue encore substantielle de forêts denses humides réside dans le réveil d'une opinion publique qui exige une réforme totale des pratiques d'utilisation de ces biomes. Fut-il dans un passé récent encore pratique courante de ne soustraire que quelques mètres cubes de bois d'œuvre par hectare avant d'abandonner un chantier d'exploitation ou une concession forestière, sur le continent africain le plus souvent à la merci des formes d'agriculture vivrière et de rente, grandes consommatrices d'espaces boisés, les préoccupations actuelles¹ se dirigent vers la création de domaines forestiers permanents, durablement gérés pour leur double vocation d'écran écologique et de ressource naturelle renouvelable (voir par exemple Cleaver *et al.*, 1992; Johnson et Cabarle, 1993).

¹ Et « sub-actuelles » comme attestent les écrits de Chevalier (1929).

Avec la raréfaction des ressources, l'abus incité par abondance devient incriminable comme l'illustre l'anecdote de Hardin (1968), cité en épigraphe. L'attitude que l'exploitation forestière, exercée d'une manière trop radicale dans la plupart des pays tropicaux (Repetto, 1988), a pu adopter dans l'utilisation des forêts tropicales correspond fatallement à cette description. La seule exploitation du bois précieux, devenu l'unique produit forestier négociable dans le commerce international - d'emblée considéré inépuisable et ensuite contesté de l'être - suffisait en effet à rentabiliser l'opération. Les multiples « passages », à intervalles de plus en plus rapprochés afin de multiplier les gains rapides, résultèrent dans une surexploitation systématique des meilleures essences et entraînèrent une grave dévalorisation biologique et économique des forêts résiduelles (Poore *et al.*, 1989).

La disparition totale du couvert forestier, qui n'intervient qu'à plus ou moins longue échéance après une dilapidation qualitative, ne peut, cependant, être imputée au seul prélèvement sélectif de quelques essences (Estève, 1992). Comme le soulignent Johnson et Cabarle (1993): "*tropical deforestation is much less a matter of silviculture than of public policy, economic pressures, and social conditions*".

A l'échelle mondiale, la déforestation peut être considérée comme la résultante d'un enchaînement d'événements qui se manifeste dans un contexte politique économique incitant à créer des gains rapides en numéraires, propres à conforter un développement essentiellement urbain qui est stigmatisé, pour son caractère inéquitable et disparate, « élitaire » (Dumont, 1986). Basée sur une production du type minier, cette forme de « développement » ne peut, en effet, qu'être éphémère et instable.

En Afrique de l'Ouest, et notamment en Côte-d'Ivoire, la négligence d'une gestion efficace des massifs, ouverts par exploitation forestière, a permis l'installation furtive des cultures sur brûlis suivie d'une extension soutenue des cultures de rente (Bertrand, 1983; Pretzsch, 1986; Sawadogo, 1987). La disparition de la forêt est ici l'expression d'une politique prétendument laxiste, mais en réalité volontariste envers toute transformation (Repetto, 1988; Palmer, 1989; Barthod *et al.*, 1994). En effet, après le bois il n'y avait souvent d'autre recours que d'exploiter la fertilité éphémère du sol forestier afin de couvrir les besoins en devises pour subvenir aux exigences des populations toujours grandissantes, d'abord essentiellement rurales et ensuite, en majorité, urbaines.

Le recul constant des aires de forêts denses humides tropicales (*cf.* Lanly, 1994; FAO, 1997) et la reconnaissance et médiatisation des multiples valeurs et fonctions environnementales de ces riches biomes, dont la dégradation et disparition sont présumées entraîner des modifications climatiques à l'échelle planétaire, ont réussi à provoquer un sursaut d'indignation dans l'opinion publique mondiale et plus particulièrement chez les habitants du monde industrialisé. Les atteintes à l'environnement et le gaspillage des ressources naturelles sont désormais dénoncés par les médias comme une attaque contre notre base de vie planétaire.

A-t-on cependant déjà atteint le stade où ces inquiétudes fébriles, alimentées en permanence par les récits de « quelques âmes exaltées », vont se consolider en certitudes absolues, scientifiquement vérifiées et vérifiables, plus à même de pénétrer toutes les couches sociales et professionnelles et de fournir l'indispensable assise pour la prise de conscience planétaire et l'acceptation de mesures politiques mondiales efficaces?

Pour l'instant, l'incertitude règne et le premier « Sommet de la Terre » à Rio, la CNUED (cf. Heissenbuttel *et al.*, 1993 ; FAO, 1997) n'a abouti qu'à un certain consensus concernant l'existence d'une problématique mondiale et à la création d'un nombre de fora internationaux, sans que cela ait permis de dégager des mesures concrètes, applicables à court terme. Il s'est révélé, une fois de plus, que l'assise scientifique faisait encore largement défaut (Déclaration de Rio: Principe 15).

Force toutefois est de reconnaître que d'une préoccupation purement sectorielle à l'aube de ce siècle, la gestion et la conservation des ressources forestières sont graduellement devenues une préoccupation universelle et quasi-publique (cf. Westoby, 1978, 1987; Lanly, 1994). Or, face à cette évolution thématique, il y a urgence pour les professions forestières de démontrer que d'autres voies peuvent être empruntées afin de respecter les multiples fonctions qu'on attribue aujourd'hui à la conservation par gestion durable du patrimoine forestier mondial restant (e.g. Oldeman, 1991).

Pour toutes ces raisons, il est peut être important de rappeler que « le milieu forestier n'offre finalement aux hommes qu'une seule alternative: en disposer ou composer avec lui » (Barrau *et al.*, 1983).

2. CONCEPT DE LA BIONOMIE

Dans les premiers paragraphes de cet ouvrage nous tenterons de délimiter un champ d'investigation qui, après jalonnement initial (Vooren, 1979; Vooren et Oldeman, 1980) et les premières années de recherche, s'est vu emporté, par le gonflement de la vague environnementale au cours des années 80, dans une quête beaucoup plus vaste, axée sur la réorientation des méthodes d'utilisation et de gestion des ressources naturelles. Nos recherches, qui s'articulent autour d'une interrogation sur l'exploitabilité de la forêt tropicale dense humide, s'insèrent plus harmonieusement qu'intentionnellement dans le cadre de cette quête universelle de « *sustainability** » (*sensu* Prescott-Allen, 1990) et en reçoivent, bien entendu, la consolidation d'un canevas idéologique qui nous permet aujourd'hui de sous-tendre plus fermement nos approches méthodologiques. Il n'en reste pas moins, cependant, que nous souhaitons garder, à l'instar de l'objectif initialement poursuivi, un esprit conceptuel indépendant et nous considérons comme notre principal devoir de maintenir les conceptions dans une position équilibrée: à cheval sur une préservation stricte et une utilisation conditionnelle des forêts denses humides. Ce chemin paraît jalonné par les règles qui conditionnent la vie.

2. 1 Priorité bionomique ou économique?

L'originalité de la démarche présentée ici réside dans l'idée de détourner en première instance toute attention des produits financiers qu'on peut obtenir d'une forêt et de diriger les préoccupations essentiellement vers la pérennité du système de production en tant qu'écosystème naturel à potentiel de récolte renouvelable. Nous proposons donc, de prime abord, de nous atteler à la tâche « d'administrer la vie », c'est-à-dire de se préoccuper de la bionomie* du système, avant de songer à « l'administration (production, distribution et consommation) des biens matériels » ou l'économie, et, par conséquent, d'interroger davantage sur la « rentabilité bionomique » du système forêt que d'envisager, *a priori*, une domestication économique.

Une telle démarche est à la fois plus modeste que celle à laquelle recourt tout autre système d'aménagement ou de « mise en valeur », puisqu'elle n'a pas la prétention, au préalable, d'atteindre un seuil classique de rentabilité économique, et plus ambitieuse puisqu'elle cherche à déterminer un seuil de rentabilité bionomique, ou en d'autres termes, d'identifier ce qui est récoltable sans que cela porte atteinte aux grands équilibres et organisations biologiques du système tout entier (*cf.* Margalef, 1968)².

² On peut qualifier les mécanismes synergiques, régulateurs de la productivité, de temporisateurs de variations exogènes et d'aiguilleurs de flux d'énergie et de matières, nécessaires pour construire et maintenir un ordre fonctionnel et structurel dans un système ouvert (*cf.* Odum, 1971; Glansdorff et Prigogine, 1971; Progogine et Nicolis, 1971).

Il va de soi que dans une optique de priorité bionomique notre premier objectif est d'assurer le maintien de ce potentiel de production et, par conséquent, d'adapter nos besoins aux capacités de production de l'écosystème forestier naturel au lieu d'essayer de modifier et de soumettre le système à nos exigences spécifiques. Nous réalisons qu'une telle démarche peut surprendre par son non-conformisme aux règles classiques d'aménagement (e.g. Lavauden, 1934; Lamprecht, 1989 ; Peyron, 1996)³, voire paraître paradoxale, puisque, comme nous l'avons vu dans la section précédente, les raisons de la dilapidation des forêts tropicales seraient essentiellement d'ordre politico-financier.

Cependant, il convient de rappeler que toute forme d'aménagement ou de gestion durable des écosystèmes forestiers va actuellement à l'encontre des consignes économiques qui considèrent les ressources naturelles de bois tropicaux par la durée de leurs cycles de production comme des ressources non-renouvelables (Zivnuska, 1966), ou, par les pratiques courantes d'une exploitation de type minier et la fragilité du biosystème producteur, « semi-renouvelables » (Gillis *et al.*, 1983; Poore, 1989 ; De Graaff et Schipper, 1991). En effet, comme le précise Palmer (1989): "... *it is clearly much more difficult to value a potentially renewable natural resource than those which are not renewable (such as mining products), readily renewed (such as farm products) or wholly manufactured.*"

Par ailleurs, dans nos systèmes classiques d'économies de prospérité, aucune valeur intrinsèque n'est attribuée à l'existence même de ces ressources spontanées et leurs biens ne figurent pas dans les comptes nationaux comme sources potentielles de revenus, ou de pertes en cas de dilapidation (Repetto *et al.*, 1989). Ainsi que pour d'autres stocks faisant partie du capital naturel, « mis à la disponibilité de l'humanité par providence de la nature », tels gisements de pétrole, gaz et minéraux, à extraction unique et donc effectivement non-renouvelables par une durée de formation qui se mesure en temps géologique, leur valeur est limitée à ce qu'on désigne en termes économiques comme la « rente ». Cette rente représente la valeur potentielle qui est seulement dégagée au moment de l'extraction des ressources et égale la somme qui excède les frais d'exploitation. La valeur intrinsèque initiale des stocks, ou gisements, égale donc en termes monétaires zéro, si l'on ignore les frais d'exploration et l'éventuelle fixation d'une rente retenue, c'est-à-dire le fait de savoir que ceux-ci existent en quantités exploitables et qu'ils peuvent rapporter à un instant ou un autre une rente dans des conditions favorables à leur exploitation (*cf.* Gilles *et al.*, 1983).

Par la nature même de cette interprétation économique, il est compréhensible qu'on parle en Français d'une « mise en valeur » des ressources naturelles. Ceci signifie littéralement: dégager une valeur de rente qui gît dans leur accessibilité en quantités et aux localités facilement exploitables. Il est évident qu'une telle interprétation d'un écosystème forestier comme stock de bois non-renouvelable,

ou, selon le cas, réserve de terres cultivables, est incompatible avec toute tentative de gestion durable de ses potentialités de production et capacités de reproduction. Si nous nous limitons un instant - et ceci uniquement pour caricaturer afin d'être clair - à la seule production du bois dans un écosystème forestier, nous devons constater que dans nos systèmes économiques sont uniquement escomptés le stock de bois sur pied de dimensions et de qualités exploitables et, accessoirement, s'il s'agit d'une concession forestière permanente, la terre déboisée, disponible pour d'autres utilisations. Aucune valeur explicite n'est attribuée au futur stock de bois représenté par les jeunes arbres encore sous-dimensionnés et les générations encore à concevoir, potentiel renfermé dans la capacité de reproduction sexuelle du peuplement mature. Il n'est donc pas étonnant de constater, comme nous l'avons fait ultérieurement (Vooren, 1992b), que la forêt tropicale a été rapidement dilapidée et transformée.

Un des remèdes, qu'il conviendrait d'envisager sur le plan économique pour la reconnaissance de la forêt comme source renouvelable de bois, serait d'attribuer une valeur à une future récolte de bois, donc de reconnaître explicitement sa « potentialité renouvelable ». Par l'incertitude de l'évolution des prix sur le marché du bois et l'influence économiquement fâcheuse dans la dimension temps, se traduisant en taux de décompte et leur accroissement, un ordre de grandeur numéraire pourrait, par exemple, être obtenu en indexant cette valeur intrinsèque, considérée incommensurable, ou allègrement ignorée à ne pas l'être, sur les frais actuels de reforestation avec un mélange, identique à la forêt initiale, d'essences commerciales, établi en différents cycles de plantation.

On peut, d'autre part, remarquer que les analyses économiques, qui se basent sur l'assumption que la valeur d'une forêt est proche de zéro avant tout investissement, ne tiennent pas compte de la valeur réelle que cette ressource représente pour toute une société, en reconnaissant seulement celle établie pour un petit groupe d'intérêt. Dans un système économique à marché ouvert où toutes les couches de la population sont impliquées dans le processus d'établissement de prix et de leurs mécanismes régulateurs par des choix économiques et politiques qu'elles expriment, il n'y a pas lieu de douter du bien fondé des assumptions d'une politique économique classique. Par contre, dans des économies minées par un marché défaillant et une distribution déséquilibrée des richesses, il devient difficile d'admettre que la valeur économique d'un stock de bois sur pied serait proche de zéro comme cela a été fréquemment proposée (World Bank, 1997).

Force est donc de constater que le système de valorisation économique ne permet pas, dans sa forme « productiviste » actuelle, de servir comme véritable base de départ dans le développement des formes de gestion bionomique de la forêt naturelle. Les raisons ultimes d'un tel état de choses semblent profondément ancrées dans la dichotomie socio-économique de l'homme et de la nature⁴ qui s'est

⁴ Basée sur les dogmes des religions judéo-chrétiennes selon White (1967). Voir également la mise en garde, très révélatrice à ce point, par le révérend Smith (1993).

encore accentuée depuis le 18^e siècle après le rejet de la doctrine des physiocrates de F. Quesnay et le retour à de nouvelles formes et mélanges de « mercantilisme » et de « libéralisme » (cf. Pretzsch, 1987).

La démythification de la forêt comme lieu de cultes et de rites et le découplage des croyances et interdits animistes d'un mode d'exploitation respectueux de la nature, symbolisée dans l'occident par l'abattage d'un chêne millénaire dédié au dieu Thor par l'évêque Boniface en l'an 724 et vénérée ensuite comme victoire de la culture chrétienne sur le paganisme et autres cultures « barbares », ont probablement conduit à cette nouvelle orientation du comportement humain vis-à-vis de la nature (cf. L. White, 1967). Deléage (1991) précise que "l'avènement du capitalisme industriel depuis le 16^e siècle et son extraordinaire expansion depuis le 19^e siècle ont opéré une véritable révolution dans la représentation collective de la nature. Le principe de la solidarité homme/ univers physique a été remplacé par celui de la domination de la nature par l'homme." Et il poursuit : "Cette révolution commence très tôt, dès le Moyen Age selon Lynn White. Mais c'est depuis le 16^e siècle que la vision prométhéenne de la soumission de la nature à l'humain est devenue hégémonique dans la culture occidentale. Entre 1500 et 1800, le précepte de la Genèse (I, 28) : « Remplissez la terre et soumettez-là » est devenu, sous l'influence cumulée de la Réforme et de la Contre-Réforme, comme sous celle du scientisme des 18^e - 19^e siècles, l'un des axiomes fondateurs de cette culture et, avec lui, s'installe durablement l'anthropocentrisme absolu."

"L'homme, si nous cherchons les causes finales, « peut être considéré comme le centre du monde », proclame au 16^e siècle, Francis Bacon. « Il faut faire gorge à la nature » écrit deux siècles plus tard Isaac Newton. L'homme a désormais autorité absolue sur l'écosphère*, la nature est certes l'objet de célébration, mais uniquement comme espace de loisir, de rêverie, de nostalgie, espace humanisé" (Deléage, 1991). Dorénavant, la valorisation économique s'est uniquement basée sur des actes de transformation du monde par le travail, ainsi que le dicte une philosophie chrétienne. L'abîme entre l'homme et la nature s'est ainsi creusé et l'homme s'est investi maître des lieux.

L'analyse historique (voir à ce sujet également Acot, 1988) récapitule le revirement des idées et approches économiques et nous permet de mettre en perspective le questionnement moderne de l'économie politique. Avec Poussin (1994), qui s'est plus particulièrement attelé à cette tâche, nous pensons que "l'échec patent des politiques économiques occidentales menées dans la période des crises et de réorganisation de l'espace socio-économique contemporain, est le signe d'une nécessaire relecture du projet de l'économie politique du 18^e siècle." Et, ainsi que le précise l'auteur dans sa conclusion: "relire le projet de l'économie politique classique à la lumière de l'expérience historique du 20^e siècle constitue à la fois un défi à un certain « économisme » et une chance de penser autrement les rapports du politique et de l'économique".

Mais d'ores et déjà, de la prise de conscience environnementale, s'est dégagé un élément indispensable pour l'adoption d'une nouvelle éthique dans la gestion des

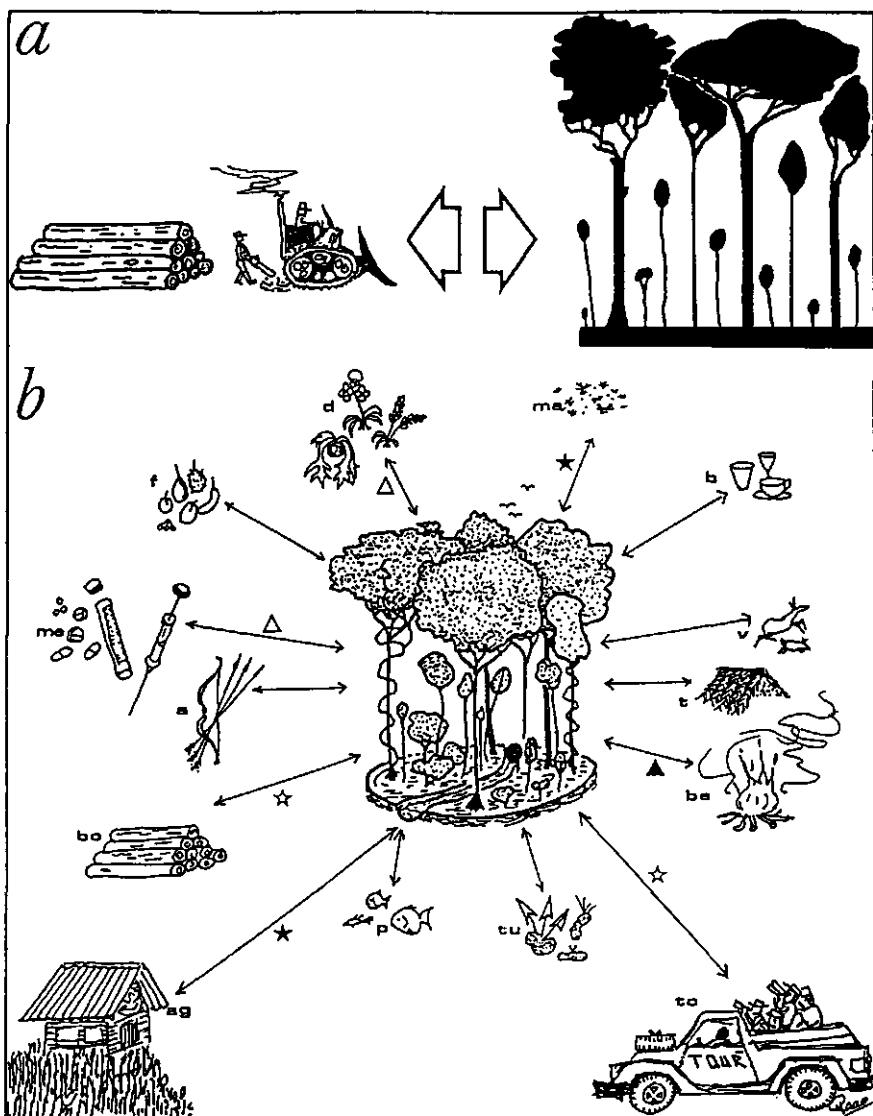


Figure 2.1 Mono- et plurivalence de forêts face à l'utilisation unique ou multiple. a) Forêt monovalente comme source de bois d'oeuvre. b) Forêt plurivale avec obtention des produits divers: a = armes et autres ustensiles; ag = terres agricoles; b = boissons; be = bois d'énergie; bo = bois d'oeuvre; d = plantes décoratives; f = fruits; ma = vecteurs de maladies; me= produits médicaux; p = poissons; t = matériaux pour toitures; to = tourisme; tu = tubercules; v = venaison. Symboles ouvertes = produits rémunérés; étoile = actuellement; triangle =

La reconnaissance d'un tel état de choses : la forêt ne doit plus être considérée comme une « usine à bois », cf. Dawkins, 1972; Myers, 1988; Vooren, 1992c; Oldeman, 1992; Steinlin, 1992, servant les seuls intérêts d'une clientèle élitaire et distante - ouvre la voie vers des solutions plus appropriées (e.g. Sawadogo, 1991).

Si plurivalence il y a toujours eu, même sans reconnaissance explicite sur le plan national, les incompatibilités des différents usages risquent de s'aiguiser par une régression continue des surfaces boisées et la réclamation des services et produits par un nombre toujours croissant d'usagers, ruraux et urbains. Théoriquement deux solutions se dégagent pour résoudre ce dilemme dans l'utilisation des ressources forestières (cf. Odum, 1971). Premièrement, on peut envisager de compartimenter le paysage forestier pour attribuer un usage spécifique à chaque compartiment de forêt: séparation des objectifs d'aménagement pour différentes aires de forêt. Les efforts actuellement déployés pour créer des zones tampons à usage réglementé au pourtour des aires de protection vont dans ce sens (cf. Sayer, 1991; Hadley, 1994). L'avantage évident d'une élimination, même théorique, de toute ingérence multifonctionnelle est cependant contrebalancé par l'inconvénient d'un risque de changement d'affectation par pression économique et/ou démographique.

Ce risque est réel et d'autant plus grand que le mode d'usage est considéré faible sur le plan économique, comme c'est le cas notamment pour une aire de protection, et quand l'accroissement de la population dans ses environs est important. Sous la pression d'une plus forte demande pour un certain type d'usage, les aires affectées à d'autres usages risquent donc d'être compromises, sans compter les problèmes pratiques qui se posent pour déterminer et planifier quelles aires, et quelles surfaces, devront être destinées aux différents types d'utilisation. Si cela paraît déjà assez délicat dans des sociétés politiquement et démographiquement stables, ayant une tradition de planification détaillée de l'affectation des sols, il devient illusoire de pouvoir atteindre ce même degré de planification dans des sociétés en pleine évolution, à régimes politiques changeants et à forte évolution démographique, et ce, dans le monde entier.

Deuxièmement, on peut envisager de trouver des compromis dans l'usage d'une aire de forêt: intégrer les différentes utilisations afin de gérer des forêts pluri-valentes. L'avantage réside dans l'obtention simultanée de différents produits et services d'une même aire de forêt et donc dans une accumulation de valeurs, ce qui rend le système plus attractif et plus stable face aux évolutions économiques et sociales. Une plus grande diversité d'utilisations fournirait ainsi une base plus solide d'existence et, en corollaire, une plus grande incitation à l'accomplissement de sa pérennité. Il est évident qu'ici surgit un autre inconvénient: l'incompatibilité de certaines utilisations qui peut conduire à aiguiser des conflits territoriaux, évoqués plus haut. Par exemple, on ne peut envisager simultanément de couper une forêt à blanc et de promouvoir la protection des animaux sylvestres sur le même site, ou de compter sur les bienfaits d'une séquestration durable de gaz carboniques dans une reforestation avec des arbres à croissance rapide destinés à

servir ensuite comme combustible ou autre source de CO₂. Il en ressort que ni l'une, ni l'autre des solutions théoriques ne soit entièrement satisfaisante. Leur combinaison pourrait cependant le devenir, à condition qu'elles se complètent pour se corriger mutuellement dans les principaux défauts et que le tout réponde aux caractéristiques des sociétés, régions ou pays pour lesquels la stratégie est préconisée.

Il est ainsi envisageable de compartimenter les ressources forestières à des échelles nationales ou régionales et de créer des grandes catégories d'utilisations (voir les catégories recommandées dans les nombreuses directives qui ont vu le jour dans le but d'une meilleure gestion des ressources forestières: *e.g.* FAO, 1987; Poore et Sayer, 1987; Poore *et al.*, 1989; ITTO/OIBT, 1990; Higman *et al.*, 1999) et qui pourront être considérées cohérentes, si toutefois on prend soin d'harmoniser les modes d'intervention dans le cadre d'une stratégie de pérennisation de la forêt. Ces directives s'accordent d'ailleurs toutes sur le principe que les modes d'intervention humaine et les degrés de transformation de la forêt en résultant constituent le principal critère d'harmonisation des types d'utilisation.

2. 4 Forêts monumentales et forêts utilitaires

Cependant, en s'approchant de l'extrême objectif d'une non-intervention dans le cadre d'une préservation intégrale de certains milieux forestiers naturels, les sensibilités envers toute autre forme d'utilisation s'agrandissent disproportionnellement. La préservation en tant que stratégie visant le maintien du *statu quo* dans l'évolution d'un écosystème naturel peut être considérée utopique, voire contradictoire aux grands principes biologiques, parce qu'il va à l'encontre de la vie. On ne peut soustraire un milieu naturel aux interactions avec son environnement, et il faut désormais y comprendre celles d'ordre anthropique, ne serait ce que parce que dans l'état actuel des choses l'impact humain s'est répandu à des échelles planétaires (*cf.* McNeely *et al.*, 1990).

La poursuite d'un objectif visant un minimum d'intervention humaine pour garantir la préservation de différents types d'écosystèmes naturels revêt cependant une importance certaine, car la sauvegarde complète des échantillons du patrimoine génétique et des écosystèmes intacts assure qu'on puisse disposer en tout temps d'un cadre de référence scientifique servant comme témoin de non-intervention intentionnelle et d'un réseau de milieux intacts abritant le cortège d'espèces capables de recoloniser et restaurer, d'une manière spontanée ou dirigée (Schreckenberg *et al.*, 1990), des géobiocénoses* sévèrement dégradés. Cette mise « en mémorial » peut en outre être considérée indispensable pour générer des connaissances sur leur évolution, d'où une meilleure utilisation des écosystèmes naturels et, bien entendu, nos systèmes de culture qui, rappelons-le, en sont issus et ne représentent au fait que des systèmes naturels domestiqués à des degrés différents, répondant aux mêmes règles et contraintes, que nous appelons d'ordre bionomique.

A part une fonction de laboratoire vivant et réservoir de gènes *in situ*, une utilisation dans des buts éducatifs et touristiques est souvent envisagée. Certes compatible avec une exigence de transformation minimale, il reste néanmoins nécessaire de veiller au respect des exigences d'une moindre perturbation humaine. Dans la prévision d'un accroissement inquiétant de la demande, s'ouvre de nouveau la voie d'une compartmentation: fermeture définitive au public de certains secteurs, jugés fragiles.

Que les protagonistes d'une non-intervention proclament qu'il y a antinomie entre toute forme d'utilisation et la préservation de l'intégralité de la diversité biologique sur un site, n'exclue pas pour autant qu'en dehors des aires strictement réservées à cette fin, parcs et réserves, représentant actuellement une surface très limitée de forêts denses humides en Afrique (cf. Martin, 1991; Sayer *et al.*, 1992), une plus grande étendue de forêts « pristines » pourrait être sauvegardée par une forme d'usage alliant la conservation à une production limitée et durable de produits forestiers de tout genre (cf. Muul, 1993, 1994). Au lieu de vouloir maximiser les rendements d'un seul produit, il devient alors nécessaire d'envisager l'optimisation des revenus d'une gamme de différents produits et services et de donner priorité aux qualités et durabilité de production de celle-ci. Cette diversification des activités pourrait passer par une exploitation bionomique de la matière ligneuse, une gestion cynégétique et une pêche ou collecte contrôlée de tout autre produit forestier non-ligneux. C'est plus particulièrement à cette forme d'aménagement et de gestion des « forêts de servitude » que nous nous adressons par la suite. Il nous semble que ce soit une option envisageable dans de nombreuses sociétés où la forêt et l'arbre n'ont pas encore perdu l'essentiel de leurs fonctions sociales (cf. Pelissier *et al.*, 1980).

Comme le terme l'indique, ces forêts sont essentiellement destinées à pourvoir aux premières nécessités de vie des populations locales et, accessoirement mais impérativement, à fournir des produits de luxe et confort, générateurs de l'essentiel du numéraire, nécessaires pour couvrir les frais de gestion sur le plan national. Ce dernier objectif est en outre indispensable, dans l'état actuel des choses, pour justifier, vis-à-vis d'une politique nationale d'aménagement du territoire, le maintien d'une couverture arborée sur une portion importante du sol. Cette forme d'occupation du sol se doit alors d'être rémunératrice, même dans l'immédiat.

Afin de l'assurer, nous estimons avec Leslie (cité dans Poore *et al.*, 1989: 237)⁵ que dans les forêts dites « naturelles » on devrait essentiellement s'orienter vers une production d'essences précieuses (p.ex. les Meliaceae en Afrique), fournissant des bois d'ébénisterie de luxe, dont les stocks s'amenuisent rapidement, les demandes

⁵ "The long-term role of the natural forest, apart from its environmental qualities and the production of those other forest products which have not been brought into cultivation, is likely (as A.J. Leslie argued at the ITTO seminars) to lie in producing high-value timbers - the Rolls Royce end of the market rather than the Ford."

se maintiennent, voire s'élargissent (cf. Guppy, 1983) et la mise en culture s'avère difficile, sinon impossible (cf. Lamprecht, 1989). Cependant, nous n'invoquerons leur production que par des méthodes compatibles avec de nombreuses utilisations plus traditionnelles, ou celles qui en dérivent, permettant de réveiller les intérêts locaux dans une gestion bionomique des ressources forestières. Ces multiples utilisations, dès lors qu'elles seraient rationnellement conduites sous forme de récoltes et cultures maîtrisées, réglementées et contrôlées à des taux biologiquement soutenables, constituent autant de garanties pour une pérennisation des forêts et espaces boisés (cf. Vooren, 1992a; Vooren *et al.*, 1995). A ce sujet un autre champ d'investigation s'est ouvert sur la gestion concertée (cf. Pinton, 1994), dont nous avons commenté les possibilités ultérieurement (Vooren *et al.*, 1995).

Nos propos se borneront cependant aux aspects de production du bois d'oeuvre: explorer les voies par lesquelles son exploitation pourrait devenir une pratique de récolte bionomique qui soit donc compatible, voire synonyme d'une pérennisation de l'écosystème forestier tropical.

2. 5 Vers un système bionomique en sylviculture⁶

Au préalable nous définissons l'exploitation bionomique en sylviculture* comme le régime de prélèvement des arbres forestiers qui s'adapte au rythme de renouvellement spontané des individus dans leur biotope naturel. Par la suite on verra que cette définition demande encore d'être précisée. On peut cependant d'emblée expliciter que l'exploitabilité bionomique en tant que terme de gestion d'un peuplement forestier est en théorie atteinte lorsque les sujets arrivent au stade ontogénique où le seuil de vigueur tombe en-dessous du niveau nécessaire pour la performance reproductive, c'est-à-dire, en rapport avec la prestation physiologique de l'arbre, la capacité de fructifier (cf. Harper et White, 1974). L'exploitabilité bionomique se distingue alors de l'exploitabilité physique, définie dans Guigonis (1974) comme étant le terme d'exploitabilité qui est atteint lorsque l'arbre ou le peuplement donne des signes de dépérissement, en agissant dans l'anticipation de cet événement ultime. Au lieu de se référer aux derniers signes de vitalité d'un arbre, nous proposons donc, afin d'éviter les risques bien connus de détérioration et de perte de qualité du bois, de s'orienter sur les premiers signes d'une ultime perte de vitalité. A partir de ce stade, l'arbre peut être considéré, en termes de dynamique de populations, comme un individu ayant accompli son rôle principal d'existence, c'est-à-dire contribuer à la perpétuation de l'espèce. On vise donc à individualiser la coupe selon des méthodes de récolte d'arbres « bionomiquement mûrs » .

En s'appuyant sur une gestion individualisée des arbres en milieu forestier, l'approche dans la détermination d'un terme d'exploitabilité devient semblable à de

⁶ "Sylviculture" désigne en fait la culture des forêts (les "sylves") et non la culture des arbres ("arboriculture"), ou la production du bois ("ligniculture").

nouvelles approches européennes actuellement développées au sein des mouvements "Arbeitsgemeinschaft Naturgemäße Waldwirtschaft" et "Pro Silva" (cf. Hasenkamp, 1992; Kuper, 1992; 1994). Elle en diffère cependant de manière élémentaire par la nature même de sa définition, qui est, comme son nom l'indique, de caractère bionomique et, de ce fait, dépourvue de toute référence à la rentabilité financière de la gestion. Rentabilité, qui est d'ailleurs, conforme à la logique du monde industrialisé, essentiellement recherchée par Kuper *c.s.* dans une production de bois par un aménagement unidirectionnel, sans considération économique pour les autres fonctions productives et sociales de la forêt cultivée.

Contrairement à cela, on vise ici à optimiser les revenus par la diversification d'une production qui prend en compte les aspirations d'un ensemble d'acteurs économiques représentées au sein d'une société, qui, comme généralement sous les tropiques, est encore resté élémentairement rural. Mais, ceci ne signifie cependant pas que cette production diversifiée devient l'objectif de la gestion; elle en constitue seulement un justificatif. L'objectif reste, conformément aux prémisses bionomiques, d'assurer la pérennité de l'écosystème forestier, de garantir le maintien de ses capacités de production par un souci constant pour la préservation des processus spontanés de reproduction de l'ensemble des espèces, trame de l'existence et force vitale d'une forêt « intégrée » (cf. Alexandre, 1989).

La première préoccupation dans un système de « jardinage »* bionomique d'un écosystème forestier originel devrait ainsi être d'assurer que toutes les conditions soient maintenues pour que la reproduction spontanée des multiples espèces puisse suivre son cours. En aucune manière le prélèvement d'arbres ou d'autres éléments forestiers ne devrait interrompre, ou considérablement altérer, le cycle de reproduction des espèces recherchées et, indirectement, celui des espèces dépendantes. D'une manière idéale, le prélèvement d'individus ne devrait en rien affecter les rapports établis au sein de l'écosystème intact entre populations et ne devrait donc pas dépasser le seuil d'une simple ponction sur les populations concernées.

Si cette préoccupation primaire s'adresse au taux de prélèvement afin de préserver la diversité *interspécifique*, elle devrait également se rapporter au moment d'intervention afin de garantir la variabilité génétique à l'intérieur d'une même population pour la sauvegarde de sa diversité *intraspécifique*. Les pratiques courantes d'une exploitation systématique des sujets d'une meilleure forme avant la fin de leurs cycles de reproduction introduit le risque d'une érosion génétique au sein d'une population par suppression précoce des reproducteurs les plus performants (cf. Namkoong *et al.*, 1996). Une forêt, où de certaines essences il ne subsiste que des arbres difformes comme semenciers, a clairement été dilapidée par la perte d'une partie de son riche capital génétique (cf. Kremer, 1996). Nous considérons donc que la pérennité de la ressource biologique repose sur ses capacités reproductive intactes, quantitativement et qualitativement, de toutes les espèces composantes.

3. HYPOTHÈSE DE TRAVAIL

La forêt utilitaire, ainsi que nous l'avons désignée dans les paragraphes précédents, ne pourra conserver l'intégralité de ses capacités d'écosystème autorégulateur, en homéostasie*, ou « biostasie » *sensu* Oldeman (1990: 175), avec son milieu physique, qu'en respectant les propriétés initiales d'un milieu composite où chaque espèce, animale et végétale, joue un rôle essentiel et précis dans le maintien de cet équilibre dynamique vital. Cette conception de la forêt comme système biologique structuré, parfaitement cohérent et autorégulateur, capable de se maintenir et de se reconstituer spontanément après toute forme de perturbation habituelle, constitue ici à la fois le principe conceptuel et l'hypothèse générale du travail. Principe par son évidence toute « naturelle » pour les sciences biologiques et écologiques (*cf.* Odum, 1971; Van Miegroet, 1976; Jacobs, 1988; Oldeman, 1990; etc.), cette conception devient pourtant, en tant que notion, nettement plus hypothétique pour les sciences humaines d'orientation économique (voir § 2.1).

Comme nous l'avons exposé dans les paragraphes précédents, l'approche économique perçoit la forêt essentiellement comme un système nécessitant une « domestication », une opération décrite par Lamprecht (1989) comme une série d'interventions destinées à accommoder ses performances aux besoins matériels de l'homme. Ici, « dans la droite ligne de la pensée bionomique », nous partons du principe que toute transformation importante, ou « uniformisation » (*cf.* Donis et Maudoux, 1951), détériore l'organisation complexe du système, brise sa structure, fragilise, en tant que dynamique inhabituelle, sa survie par rétrécissement excessif de sa base d'existence qui repose sur une diversité génétique élevée, une matrice végétale complexe et une biomasse importante, et affaiblit donc sa résilience* (*cf.* Gómez-Pompa *et al.*, 1972; Holling, 1973). Ceci risque de le conduire vers un chronique appauvrissement général et quasi-permanent (*cf.* Denslow, 1985), voire un effondrement total (*cf.* Lovejoy *et al.*, 1973 ; Oldeman, 1990 : fig. 6.6). Toute tentative de modification importante de la composition et de la structure d'une forêt naturellement hétérogène diminue donc sa chance de survie et détériore sa productivité. Par conséquent, nous considérons que toute intervention autre qu'une récolte maîtrisée selon les principes d'une gestion bionomique l'expose au péril de déstabilisation et à l'anéantissement.

De ce principe de travail découle un postulat qui considère qu'une forêt dans un environnement hospitalier, soumis à des variations modérées, évolue au régime d'une dynamique interne, inhérente aux processus de renouvellement perpétuel qui se déroulent en son sein (voir chapitre 6). La régénération naturelle y suit alors un cours « normal », c'est-à-dire qu'elle reproduit un même mélange d'espèces. Ainsi, la composition de la forêt dans son intégralité est ajustée à ce régime habituel et n'évoluera que dans un laps de temps nécessaire à l'établissement de plusieurs générations d'arbres séculaires. On peut alors dire que la forêt a atteint un état « stationnaire ». Ce n'est que par l'intermédiaire de changements extraordinaires dans l'environnement physique et atmosphérique (variations climatiques abruptes,

cataclysmes naturelles à faibles fréquences: éruptions volcaniques, tremblements de terre, glissements de terrain, raz de marée, incendies, et autres contraintes majeures comme ionisations et radiations), causant d'importantes modifications du milieu abiotique, de la matrice végétale et de la composition floristique, que l'écosystème peut être confronté à un stress inhabituel qui induit une altération de ces composantes et se répercute donc sur les relations interspécifiques.

Mais dans de telles circonstances, que peut-on encore qualifier « d'habituel » ou « d'inhabituel » et de « normal » ou « d'extraordinaire », donc quel potentiel de régénération héberge la forêt évoluée que nous cherchons à conserver et à valoriser à travers les temps et qui lui permettra de se reconstituer spontanément? Examinons ce postulat plus en détail.

3. 1 Potentiel de régénération de la forêt

Une forêt stationnaire, évoluant au régime de remaniements internes, dus à une dynamique modérée, n'abrite plus d'espèces adaptées à une anomalie, c'est-à-dire des éléments floristiques constamment exposés à diverses formes de stress sévère comme observées dans les lisières ou dans des milieux inhospitaliers: terres meubles et inondables, berges exondées, roches éruptives, zones arides ou marécageuses ; milieux particuliers ne permettant pas l'extension d'une couverture forestière proprement dite. Ce n'est qu'en cas de bouleversement que ces éléments peuvent envahir les lieux qui leur sont nouvellement offerts en assurant, dans ces circonstances exceptionnelles, la « cicatrisation » des surfaces dévastées (cf. Mangenot, 1955, 1958; Van Steenis, 1958). Par leur présence permanente en marge de la forêt intacte et leurs apparitions intermittentes et plus ou moins éphémères au sein de la sylvie même, nous sommes enclin à les considérer comme des espèces « marginales », exclues de la communauté forestière comme de vrais « nomades écologiques » (Van Steenis, 1958). Ainsi, on les rencontre couramment dans les successions forestières dites « secondaires », premiers stades de reconstitution de la forêt après essartage, étudiés en Côte d'Ivoire par Guillaumet *et al.* (1978). Elles y sont représentées par des espèces ligneuses et arborescentes à durée de vie limitée telles *Musanga cecropioides* (Moraceae), *Trema guineensis* (Ulmaceae), *Macaranga hirsifolia* (Euphorbiaceae), espèces « cicatricielles », absentes de la forêt intacte en temps « normal ». Leur présence au sein de la sylvie est donc toujours signe d'un bouleversement récent à ampleur exceptionnelle, ayant créé un désordre. Contrairement à d'autres auteurs (voir la revue des interprétations dans Swaine et Whitmore, 1988; Alexandre, 1990), nous ne les considérons donc pas, par définition, comme des espèces forestières proprement dites.

Ces éléments, étrangers à la forêt intacte, se caractérisent notamment par leur incapacité de se régénérer dans une ambiance forestière et se distinguent ainsi des espèces qui s'installent dans des trouées plus modestes ou « chablis », créés par le perpétuel processus de renouvellement interne (cf. Kramer, 1926). Ce dernier groupe d'espèces, aussi désignées comme « nomades » par Van Steenis (1958), se

caractérisé essentiellement par une taille et une longévité beaucoup plus élevées (type *Khaya ivorensis* dans Alexandre, 1990), et, par conséquent, par une présence durable au sein de la forêt. Un manque de régénération *in situ* est donc lié à leur caractère itinérant, voire à l'absence momentanée, dans certains sites, de trouées de dimensions convenables à leur installation, dont les besoins varient d'une espèce à une autre (Budowski, 1965, 1970; Bazzaz, 1979, 1991 ; Oldeman et Van Dijk, 1991). Atteignant des âges séculaires, la fréquence des ouvertures convenables à leur propagation peut donc être réduite sans qu'elles soient immédiatement exclues de la forêt, contrairement à la situation chez les « marginales », dépendant de bouleversements extraordinaires dont la faible fréquence, en dehors d'activités humaines, outrepasse, dans la plupart des forêts (cf. Denslow, 1987), largement leur brièveté de vie. Leur capacité d'attente au sein de la forêt peut cependant être prolongée par un stockage de graines dans le sol (Guevara et Gómez-Pompa, 1972; Alexandre, 1978; Cook, 1980).

La régénération des « nomades » est donc très espacée, aussi bien dans le temps que dans l'espace, et peut ainsi échapper à une observation d'étendue limitée, d'autant plus qu'elle soit caractérisée par un développement rapide des jeunes individus (Jones, 1956; Alexandre, 1990). Il n'est donc pas étonnant de constater que, parmi ces espèces, certaines ont parfois été stigmatisées comme "ne faisant jamais de petits" (*dixit* Aubréville, 1938; *eg.* Jones, 1950, 1956; Richards, 1973; Neil, 1981; De Klerk, 1991).

Certes favorisées par des interventions humaines, la présence d'une forte proportion de ces spécialistes de régénération en chablis peut en effet être interprétée comme preuve d'un ancien cycle d'ouvertures agricoles dans une forêt (Richards, 1973). Cette dernière « dépendance » de l'homme (Van Steenis, 1958) doit cependant être nuancée avec la démonstration de l'ancienneté de la prédominance de certaines espèces désignées comme « dépourvues de préexistants ». Des études palynologiques par Assémien *et al.* (1971, citées dans Sowumni, 1986), sur des pollens datant d'il y a 8045 ± 100 ans (donc avant l'ère des activités agricoles intensives de l'homme, présumée avoir débuté autour de 3000 ans BP, cf. Sowumni, 1973; Hamilton, 1992), ont par exemple mis en lumière la prédominance ancienne dans des forêts côtières de l'actuelle Côte d'Ivoire de *Piptadeniastrum africanum*, espèce citée par Aubréville parmi celles qui "ne font jamais de petits". Cette espèce a cependant su se maintenir au cours de ces 10.000 ans comme une des légumineuses les plus caractéristiques des formations denses humides en Afrique de l'Ouest et Centrale (Aubréville, 1957; De Saint-Aubin, 1963; Voorhoeve, 1979; Hall et Swaine, 1981; Tailfer, 1989). Elle a dû, par conséquent, pouvoir bénéficier d'apparitions régulières de trouées naturelles à dimensions convenables à sa régénération. Avant l'omniprésence de l'homme, cultivateur et chasseur, n'y aurait-il pas eu, comme le suggère Kortlandt (1984), un impact nettement plus important de la part des grands mammifères, notamment l'éléphant, dont la forte présence régionale est encore si manifeste dans le nom de cette côte, avant que n'intervienne son anéantissement par un commerce assidu, et déjà très ancien, de l'ivoire (cf. Schwartz, 1993; Riezebos *et al.*, 1994) ?

Il y a cependant un autre facteur, que nous considérons d'une importance majeure, notamment pour les forêts denses humides de l'Afrique occidentale, dont l'extension se limite à une fine frange continentale (cf. Lawson, 1986) : les oscillations climatiques. Elles ont vraisemblablement atteint des ampleurs et provoqué des effets beaucoup plus dramatiques sur la répartition des espèces et leurs aires d'occupation à l'intérieur des sylves denses, qu'on ne l'estime généralement (cf. Guillaumet, 1967; Richards, 1973; Peltre, 1977 ; Livingstone, 1983; Hamilton, 1992 ; Vincens *et al.*, 1996). La monotonie topographique de la région (voir § 4.3), se présentant sous forme d'immenses plaines et bas-plateaux sans relais montagneux d'importance, a probablement largement contribué à amplifier ces migrations de la flore (cf. Aubréville, 1949b), rendant significatives même les oscillations climatiques d'une amplitude relativement faible. Comme le remarque Livingstone (1983): "Cette évolution explique la présence en régions sèches d'espèces plutôt caractéristiques de zones plus humides, mais qui ont pu s'adapter, et en forêt dense humide d'espèces plus tropophiles. C'est le cas, par exemple, dans la forêt semi-caducifoliée de Côte d'Ivoire d'*Afzelia africana*, et de *Detarium senegalense* en Basse Côte d'Ivoire" (voir aussi Aubréville, 1938).

Nous pensons que c'est également le cas, mais d'une manière moins explicite, pour un grand nombre d'espèces « nomades » à longue durée de vie, qui ont pu se maintenir au sein des formations humides grâce à des ouvertures parfois importantes du couvert (endroits physiologiquement « secs », Alexandre, 1990), voire à la fragmentation des massifs, mais qui serait originellement plutôt issues de formations plus ouvertes et plus sèches. Elles auraient été prédominantes, d'après Sowumni (1986), lors d'une phase climatique antérieure, nettement plus aride. De par leur caractère décidu, *Piptadeniastrum africanum*, comme les grands Mélaciées, *Entandrophragma spp.*, *Khaya spp.*, réputées être des spécialistes de régénération en trouées naturelles, montrent leur affinité avec des formations plus « arides ». Ceci est d'ailleurs confirmé par leurs aires de répartition contemporaines qui s'étendent encore en Côte d'Ivoire et au Ghana des forêts côtières jusque dans les forêts semi-décidues sèches (cf. Aubréville, 1931; Hall et Swaine, 1981). Elles se raréfient cependant au sein des forêts perhumides du Liberia (Voorhoeve, 1979), mais sans pour autant en disparaître complètement. Même s'il n'est pas exclu que, sous l'effet d'une humidification périodique du climat et une évolution progressive de la forêt vers un type perhumide, ces espèces deviendraient de plus en plus rares, rien ne nous permet d'affirmer aujourd'hui que c'est effectivement le cas dans les forêts du Sud-Ouest ivoirien et qu'un soi-disant manque de régénération en constitue un signe précurseur (cf. De Klerk, 1991). Il en résulte, que leur présence dans les forêts denses humides est due à un effet conjugué d'oscillations climatiques et de dynamique interne, dont le régime a été favorable à leur pérennisation.

Le cas de l'Okoumé (*Aucoumea klaineana*) au Gabon, que nous avons eu l'occasion d'étudier par la suite (Vooren, 1996), constitue un autre bel exemple de ce comportement « nomade ». Confiné dans une aire d'origine relativement étriquée (cf. Brunck *et al.*, 1990), l'Okoumé s'est répandu sous l'influence d'une

récente réhumidification du climat depuis 3000 ans BP, en recolonisant les savanes, où les mises à feu répétitives l'ont cependant freiné dans son avancée.

Les bouquets et peuplements presque purs, d'âges différents, qu'on trouve au sein de la forêt au centre du Gabon, témoignent de son pouvoir colonisateur et marquent l'évolution de sa progression sur les savanes incluses, décrite par De Foresta (1990) à la limite de l'aire de répartition actuelle dans le Mayombe congolais. L'accélération récente de son avancée, datant d'il y a 150 à 300 ans, qui expliquerait sa bonne présence actuelle en taux et dimensions exploitables au sein des forêts dans les régions intérieures du pays, doit vraisemblablement être mise en parallèle avec une diminution rapide des activités répétitives de mise à feu des savanes par des chasseurs nomades. Le commerce assidu d'esclaves (cf. Du Chaillu, 1861), au 18^{ème} et début 19^{ème} siècle, pourrait en être la cause. La demande de main-d'œuvre pour les chantiers forestiers, ouverts sur la côte en début du 20^{ème} siècle, dépeupla ensuite l'intérieur du pays. La propagation de l'Okoumé, d'une part stimulée par l'extension des activités agricoles et d'autre part freinée par les mises à feu des savanes d'autrefois, aurait donc été fortement influencée par l'homme, tout en étant dirigée par les fluctuations climatiques.

On voit par cette brève explication des stratégies de régénération *ex situ*⁷, que la composition floristique d'une forêt ancienne traduit son histoire naturelle de flux et reflux. La réponse de l'écosystème aux facteurs dynamiques, à partir du potentiel floristique initialement disponible (cf. Alexandre, 1990), se reflète ainsi dans son cortège floristique comme s'il s'agissait d'un syndrome d'adaptation aux différentes formes de stress (cf. Connell, 1978 ; Rossignol *et al.*, 1998). La gamme d'événements dynamiques qui l'ont affectée dans le passé détermine donc largement sa capacité de réponse aux futurs impacts, d'ordre naturel ou anthropique, et c'est précisément cette capacité de stocker et de transmettre les expériences du passé qui la caractérise comme système vivant (cf. Lwoff, 1962 cité dans Prigogine et Nicolis, 1971; Oldeman, 1990).

Une augmentation hors du commun des fréquences de tels événements par des interventions humaines répétées, risque cependant d'induire un état de stress quasi-permanent qui rejette l'écosystème dans un stade évolutif antérieur (cf. Denslow, 1985). En anéantissant l'édifice végétal occupant un volume productif de 50 m de haut avec son organisation structurée (cf. Alexandre, 1984), sa cohérence et sa productivité génétique, les expériences, cumulées durant sa longue évolution et stockées sous forme d'une composition en espèces pondérée, seront également effacées, et le système, une fois affecté sur de très grandes surfaces, doit être considéré agonisant (cf. Gómez-Pompa *et al.*, 1972). C'est pourquoi, dans notre approche de gestion bionomique, la régénération spontanée de la forêt "reste davantage à constater qu'à induire" (cf. Maître, 1992).

⁷ Dans cette explication nous avons fait abstraction des espèces qui se régénèrent *in situ* puisqu'elles sont considérées incapables de recoloniser d'importantes surfaces dévastées (cf. Gómez-Pompa *et al.*, 1972).

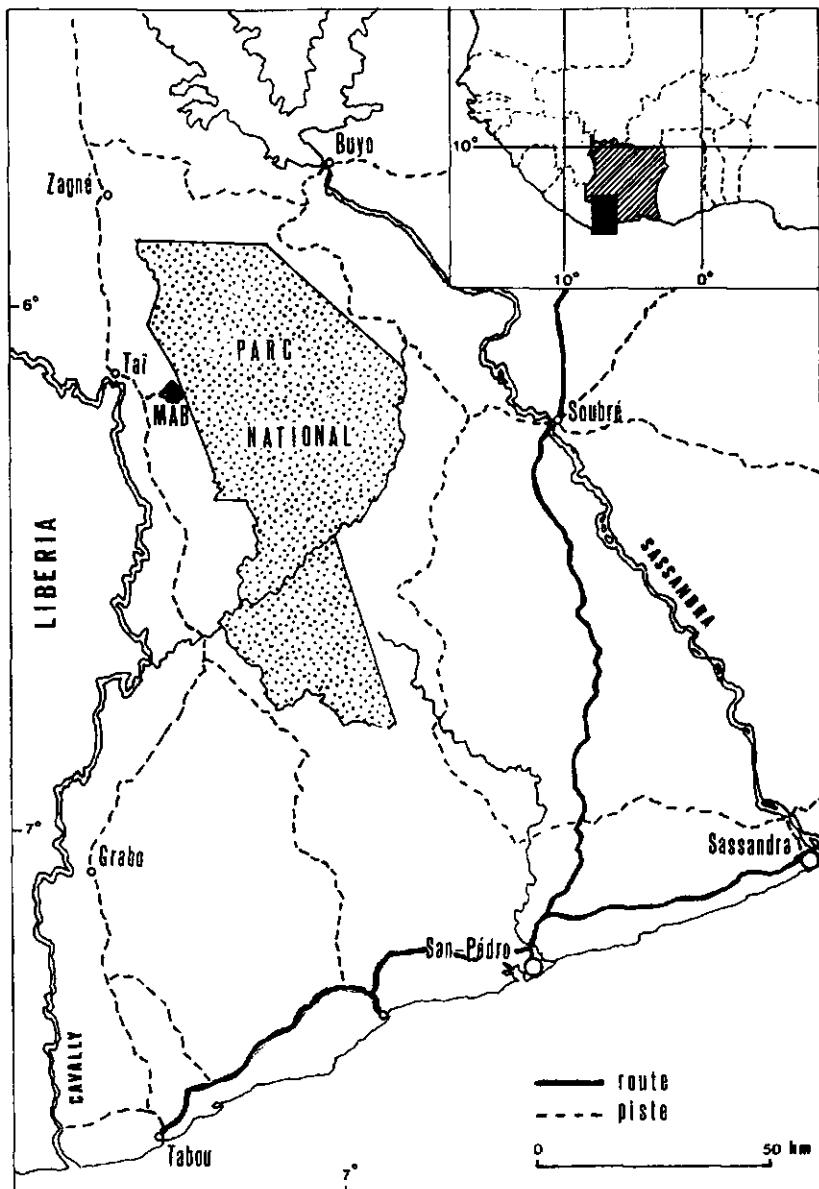


Figure 4.1 Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire avec le Parc National de Tai (limites de l'aire centrale érigée en Parc National par décrets présidentiels de 1972, 1973 et 1977). La station de recherche écologique, construite lors du démarrage du projet MAB de l'UNESCO, est située à 20 km au sud-est de la bourgade de Tai dans la zone de protection du Parc.

4. CADRE PHYSIQUE

L'essentiel des informations présentées dans les pages suivantes ont été recueillies dans le Parc National de Taï, réserve forestière située dans le Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire (figure 1.2). La sélection de ce lieu d'étude tient essentiellement aux possibilités très limitées qu'offre actuellement la couverture forestière de l'Afrique de l'Ouest, sévèrement entamée et modifiée au cours de ce dernier siècle, pour étudier la dynamique et la composition d'un écosystème forestier dans son état primitif.

Avec une superficie classée initialement en Parc National d'environ 348.000 ha⁸ cette forêt dense humide "quasi-semperfidente" (voir § 5.1) représente un des derniers grands vestiges relativement bien préservés du bloc forestier guinéen occidental d'autrefois qui s'étendait du Sierra Leone par le Liberia et la Côte d'Ivoire jusqu'au Ghana (*cf.* Martin, 1991; Sayer *et al.*, 1992).

Les grands traits historiques, une description générale du milieu naturel du Parc, classé en Réserve de la Biosphère et Site du Patrimoine Naturel Mondial par l'UNESCO (respectivement en 1978 et 1982), ainsi que son état actuel de conservation, sont présentés dans Guillaumet (1967), Bousquet (1977, 1978), Guillaumet *et al.* (1984) et Riezebos *et al.* (1994). Les implications de la conservation du Parc sur le développement de la région, et *vice versa*, ont été commentées par Vooren (1987, 1992a) et Bonny *et al.* (1992). L'implantation humaine et son évolution sociale sous l'emprise d'un « développement volontariste » de la région du Sud-Ouest sont amplement décrits par Schwartz (1993). Un exposé du secteur forestier en Côte d'Ivoire, comme secteur d'activités économiques, est présenté dans Vooren (1992b) et Riezebos *et al.* (1994).

La zone principale d'étude dans le Parc National de Taï, affectée aux recherches scientifiques en 1975 dans le cadre du programme international MAB-UNESCO "Projet Taï" (Guillaumet *et al.*, 1984), couvre la partie amont du bassin versant de l'Audrénisrou, affluent de premier ordre du fleuve Cavally. Située de part et d'autre de la limite sud-ouest du Parc (5°50'N; 7°20'O), la zone renferme une superficie d'environ 7.200 ha à l'intérieur de celui-ci. Ce secteur du Parc est rendu accessible par les activités d'exploitation forestière qui se sont déroulées sur la rive gauche de l'Audrénisrou jusqu'en 1975. La rive droite a été épargnée, au moins à l'intérieur du Parc, de toute forme d'exploitation industrielle du bois et la forêt a ainsi pu y conserver, dans sa totalité, un caractère originel (*cf.* Huttel, 1977). Cette zone, d'une superficie approximative de 1.500 ha, a été retenue comme site principal d'études. Le paysage onduleux y est constitué de collines et crêtes arrondies, qui culminent à 195 m d'altitude environ, séparées par des affluents de l'Audrénisrou (Fritsch, 1980).

⁸ Approximativement 455.000 ha avec toutes les zones de protection décrétées et incorporées.

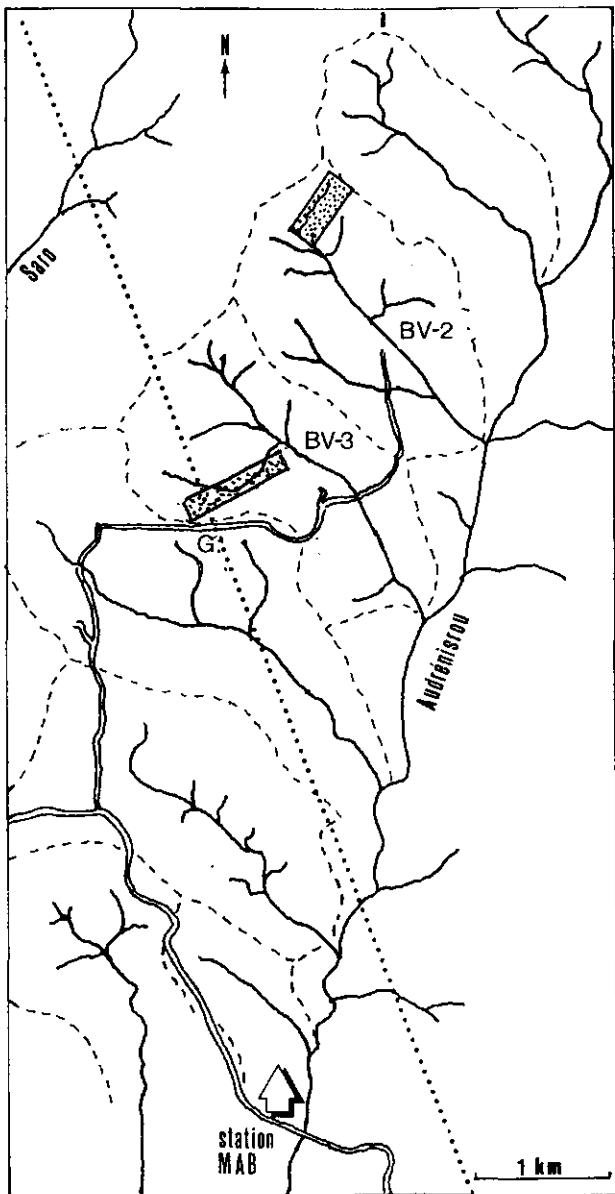


Figure 4.2 Localisation des stations d'étude dans le bassin-versant (BV) de l'Audrénisrou. Les pistes forestières sont dues à l'exploitation forestière, sauf pour la section à partir du point G de la limite du Parc jusqu'au dispositifs d'étude hydrologique BV-3 et BV-2, aménagée dans le cadre du projet MAB-UNESCO.

4. 1 Stations d'étude

4. 1. 1 Dispositif de recherche

Une station d'étude a été délimitée en août 1981 couvrant un versant d'une longueur de 500 m, entre le sommet de colline et l'axe principal de drainage dans le bas-fond, sur une largeur de 200 m. Le choix de l'emplacement a été essentiellement basé sur des critères de représentativité du versant (Fritsch, 1980, comm.pers.; transect LS de 100 à 600 m), régularité de la pente : peu incisée et ravinée, accessibilité : 20 minutes à pied de la base hydrologique BV-2. Une surface d'approximativement 10 ha étant considérée suffisante, d'une part pour contenir tous les stades de régénération de la forêt après chablis, constituant ainsi un échantillon complet de la mosaïque forestière (Oldeman, 1990), et d'autre part pour couvrir du sommet au bas-fond les différents types de forêt qui se succèdent dans une séquence topographique (*cf.* Guillaumet, 1967; Huttel, 1977; Vooren, 1979; Kahn, 1983). Située auprès de la ligne de partage des eaux entre le Saro et l'Audréniros (figure 4.2), cette station représente une pente à exposition sud-ouest (220° sur la boussole) à déclivité relativement forte de 8%. La dénivellation atteint 39 m, caractéristique pour un type d'interfluve « surélevé » en tête de thalweg, décrit par Fritsch (1980) comme "des versants de « type concave » (interfluve IA) qui, comme leur nom l'indique, sont nettement concaves à l'amont, mais deviennent rectilignes ou légèrement convexes à l'aval. Le raccord avec le bas-fond est peu accusé" (voir figure 11 dans Guillaumet *et al.*, 1984).

Une station à plus faible dénivellation (17 m) et de plus faible surface (7 ha), située à cheval de la limite du Parc (point G), quelques centaines de mètres plus proche du cours d'eau principal de l'Audréniros et dans un sous-bassin versant adjacent (BV-3; figure 4.2), avait été étudiée en 1977/78 (Vooren, 1979). Quelques données de ces études seront ici sélectivement représentées pour la description des caractéristiques des différents types de forêts rencontrées (chapitre 5). Les grands arbres (≥ 30 cm Ø) de cette station ont été remesurés au cours de l'année 1982 pour obtenir quelques indications sur leur accroissement en diamètre (Bech, 1983).

Ce secteur du Parc a été intensivement étudié dans le cadre du Projet Taï. Les deux sous-bassins versants expérimentaux, BV-2 et BV-3 (117 et 143 ha), éléments du dispositif de recherche hydrologique mis en place en 1978 dans la partie amont du bassin versant de l'Audréniros (4.000 ha), ont permis d'étudier l'hydrologie de surface (ruissellement, écoulement, érosion) sous forêt naturelle. Les résultats de ces études, démontrant une forte aptitude au ruissellement et à l'érosion superficielle des versants (voir § 4.4 et 6.5), sont présentées dans Casenave *et al.*

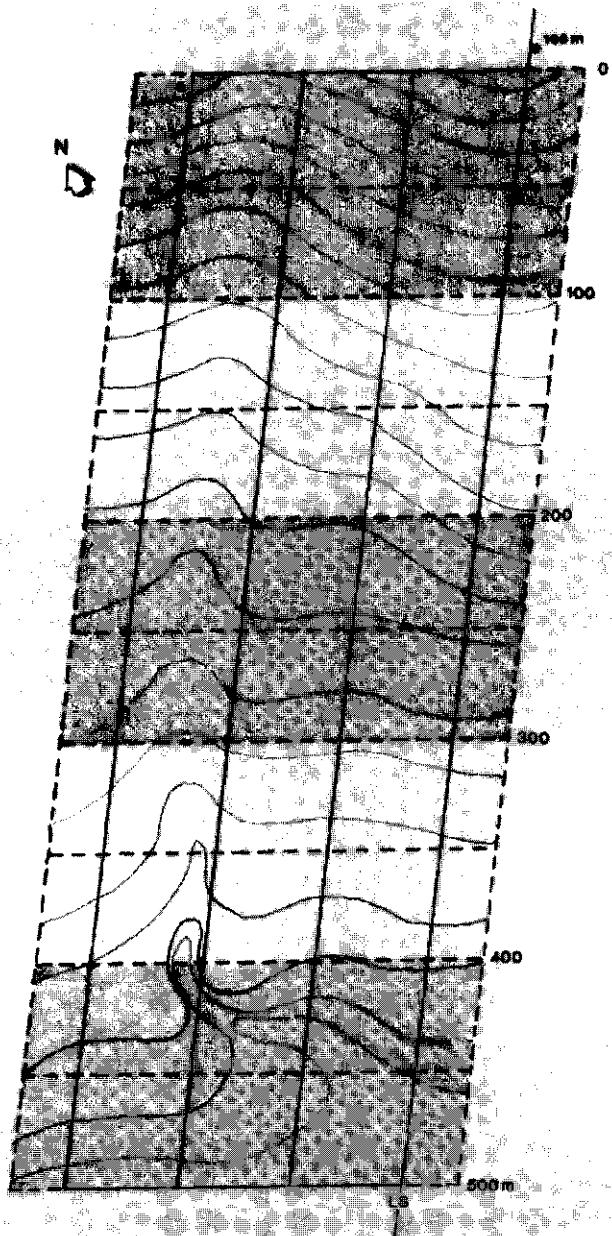


Figure 4.3 Station d'étude d'une surface nominale de 10 ha, établie en 1981 dans le bassin versant 2. Les surfaces ombragées ont fait l'objet d'un inventaire d'arbres à partir de 30 cm Ø. Les bandes intermédiaires ont ultérieurement été étudiées pour les arbres ≥ 50 cm Ø par Van Rompaey (1993: fig. 40). Courbes de niveau à intervalle de 2 m de dénivelé.

(1980, 1981, 1984) et résumées dans Collinet *et al.* (1984). L'organisation et l'évolution du paysage de la rive droite de l'Audrénisrou ainsi que sa couverture pédologique ont été étudiées et décrites à l'aide de quarante transects et cartographiées au 1/15.000^{ème} sur une surface totale de 1.600 ha (Fritsch, 1980). Le transect LS de Fritsch a servi de « toposéquence » de référence pour un échantillonnage de profils de sol sous forme de 5 monolithes (CI-1 à CI-5), prélevés par Van Kekem et conservés à ISRIC (International Soil Reference and Information Center), Wageningen, Pays-Bas (Van Kekem, 1986). La végétation forestière des sous-bassins expérimentaux BV-2 et BV-3 a fait l'objet d'études spécifiques sur la structure de la végétation conduites par Huttel (1977), sur la composition floristique des lianes par De Namur (1980) et sur les chablis par Bonnis (1980), auxquelles nous référerons plus amplement dans les chapitres suivants. Un groupe de chimpanzés, dont le territoire peut s'étendre sur environ 30 km², était sous observation dans le secteur (Boesch, 1978).

La station d'étude de 10 ha, établie en 1981, a ultérieurement servi comme parcelle de référence à un certain nombre de travaux scientifiques conduit dans le cadre du programme multidisciplinaire « Analyse et mise au point de systèmes d'utilisation des terres dans la région de Taï » de l'Université Agronomique de Wageningen, exécuté durant la période 1986 - 1992 (Vooren *et al.*, 1992). La représentativité du versant a été si généralement reconnue et appréciée, qu'elle a peut-être été portée à l'extrême par la pratique de la reproduction copieuse des données déjà rendues disponibles: cf. Vooren, 1985: fig. 2, 10; Fraters, 1986: fig. III.9, III.17; Van Reuler et Janssen, 1989: fig.3; Wierda *et al.*, 1989: fig. 2; De Rouw, 1991: fig. 2.5; Berenschot, 1991: fig.2.5; Jans et Poorter, 1991: fig. 3, 13; Van Rompaey, 1993: fig. 27; De Rouw, 1994: fig.2; Slaats, 1995: fig. 1.4; Van Reuler, 1996: fig. 6.2 etc.

Pour quelques études spécifiques sur la distribution de très grands arbres, la surface de la station a occasionnellement été portée à 31 ha (Offermans, 1985; § 7.3) ou 25 ha (Van Rompaey, 1993). Le reste des observations a été effectué sur la surface nominale de 10 ha, subdivisée en 10 bandes de 50 x 200 m, orientées parallèlement à la ligne de la crête (figure 4.3). En respectant l'orientation de l'axe principal de la pente et celle de la ligne de crête, formant un angle de 83°, le dispositif prenait obligatoirement une configuration en parallélogramme, dont la superficie théorique est de 99.254 m². La ligne de crête et le layon homologue dans le bas-fond, ainsi que quatre layons (ou « filets ») de base, équidistants de 50 m et parallèles à l'axe de la pente, ont été ouverts en dégageant à la machette un minimum de perches, lianes et baliveaux obstruant la libre circulation à pied. Les limites extérieures de la parcelle ont été matérialisées en marquant les arbres en bordure d'une ceinture de peinture orange, la subdivision en dix sous-parcelles en les marquant à la peinture blanche. Cette matérialisation a été complétée par un bornage de distances avec des piquets en bois sur les quatre layons de base.

Dans les deux bandes couvrant le bas-fond et le bas-de-versant (de 400 à 500 m), les deux du milieu-de-versant (de 200 à 300 m) et les deux couvrant le haut-de-versant et le sommet de colline (de 0 à 100 m), d'une superficie totale nominale de

6 ha, les arbres égaux ou supérieurs à 30 cm Ø ont été numérotés avec de la peinture bleue, mesurés avec un ruban gradué en centimètres et identifiés jusqu'au nom de l'espèce. Un herbier de terrain a permis la vérification des noms avec des spécimens conservés dans l'herbier du Laboratoire de Botanique au Centre ORSTOM d'Adiopodoumé (transféré depuis 1988 au Centre National de Floristique à l'Université Nationale de Côte d'Ivoire). Messieurs H. Gnésio Téhé, Ch. De Namur et M. Grémaud, botanistes au Centre ORSTOM et CSRS d'Adiopodoumé, et A.J.M. Leeuwenberg, taxonomiste à l'Université de Wageningen, ont bien voulu vérifier les identifications et assister à la détermination de quelques espèces peu communes.

4. 1. 2 Traces d'occupation humaine

D'après ce premier inventaire floristique, une partie de la bande du sommet, site pourtant peu propice à l'agriculture, montrait dans sa composition floristique des signes évidents d'une mise en culture ancienne: abondance relative d'espèces typiques d'un recrû secondaire telles *Discoglypremna caloneura*, *Terminalia superba*, *Alchornea floribunda* (cf. De Namur, 1978a) et, signe inéluctable, la présence d'un stipe démesurément long d'un palmier à huile, *Elaeis guineensis* (cf. Aubréville, 1947; 1959 T-III: 317 ; Pélassier, 1980). Sur une surface irrégulière d'approximativement 1 ha (0,5 à l'intérieur de la bande), les espèces habituelles du « sous-bois » telles *Corynanthe pachyceras*, *Calpocalyx brevibracteatus*, *Chrysophyllum taiense* et *Strombosia glaucescens* étaient remplacées par des espèces forestières à plus fort caractère héliophile, telles *Funtumia elastica* et *Stereospermum acuminatissimum* (cf. Voorhoeve, 1979). La composition floristique, la taille des arbres et la physionomie générale correspondaient à un recrû après abandon de culture d'approximativement 40 ans d'âge (De Namur, comm. pers.). Cette datation situe la mise en culture autour des années 40, période pendant laquelle un effort supplémentaire a été demandé aux populations sous forme de travail peu ou pas rémunéré ou de taxes supplémentaires (cf. De Rouw, 1991: 42). Il y eut alors une tendance de se soustraire à de tels « travaux forcés » par retrait temporaire « loin en forêt noire » pendant quelques années (comm. pers. des villageois de Gouléako, village Oubi le plus proche). D'autres raisons pour s'éloigner des zones cultivées constituaient l'infestation des cultures de riz par des aulacodes (« agoutis », cf. Aubréville, 1957: 20) ou la prévalence de maladies infectieuses dans les villages. Quelques parcelles isolées à végétation « secondaire » d'âges similaires ont effectivement été identifiées et étudiées dans le bassin versant de l'Audrénisrou (De Namur, 1978b; Jaffré et De Namur, 1983), ou ont été suspectées sur photographies aériennes (1/15.000^e) sous forme de petits peuplements de 4 à 7 pieds de palmiers à huile (cf. Fritsch, 1980: 13; obs. pers.), qui peuvent se maintenir assez longtemps dans les bas-fonds marécageux aux endroits exondés, et probablement se régénérer spontanément.

D'autres signes d'une présence humaine, supposée ancienne, "aujourd'hui parfaitement indiscernables dans la végétation" (Guillaumet, 1967), ont régulièrement été découvertes au cours de prospections pédologiques, tels couches de charbon dans

le sol ou débris de poterie (Fritsch, 1980; Van Herwaarden, comm.pers.). La localisation à des profondeurs assez importantes de 40 à 80 cm dans des sols graveleux laisse pressentir leur ancienneté fort importante (mais voir Schwartz et Lanfranchi, 1990, fig.3). Rien ne nous permet cependant de rattacher leur origine à une époque postérieure ou antérieure à la dernière phase d'expansion de la forêt sous l'influence d'une humidification du climat entre 3.000 et 3.500 ans BP (Sowunmi, 1986), ni de décerner s'il s'agissait des feux de forêts ou de savane, d'origines anthropique ou spontanée. Les morceaux de poterie mériteraient une étude plus approfondie pour éclaircir cette question. Des éléments d'aspect charbonneux découverts dans les sols des versants et montrant une distribution régulière ne sont probablement pas pyrogènes, mais proviennent de l'écorce imputrescible des racines de l'espèce *Diospyros sanza-minika* (Aubréville, 1959: T-III: 170; Moreau, 1979), arbre de petites à moyennes dimensions (20 à 25 m de haut), montrant dans sa répartition spatiale une préférence particulière pour les bas-de-versants à proximité du lit principal de l'Audrénilsrou, où il constitue par endroits de véritables peuplements en sous-bois.

Il en résulte que l'impact humain sur un massif forestier de type dense humide par une mise en culture temporaire de petites parcelles très isolées, correspondant par sa magnitude et fréquence à des perturbations d'ordre naturel qui peuvent survenir occasionnellement (voir chapitre 6) est physionomiquement indiscernable quand le temps d'abandon remonte à plus d'une centaine d'années. Jusqu'au début de ce siècle, donc avant l'explosion démographique et l'accélération du développement technologique, l'impact des activités humaines sur la forêt, surtout dans des régions si faiblement peuplées que le Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire (cf. Schwartz, 1993), n'a vraisemblablement jamais pu rivaliser avec les vicissitudes climatiques qui ont si profondément et si fréquemment modifiées l'aire d'extension des forêts denses humides dans cette partie de l'Afrique au dernier million d'années (cf. Guillaumet, 1967; Richards, 1973; Hall et Swaine, 1981; Livingstone, 1983; Sowunmi, 1986; Hamilton, 1992 ; ECOFIT, 1996). Avec Livingstone (1983), nous pensons qu'il y a raison de douter de l'hypothétique stabilité des forêts denses humides de plaine sur des périodes de plusieurs centaines d'années et ceci en parfaite absence de perturbations anthropiques. La particularité de l'Afrique de l'Ouest, qui consiste essentiellement en une immense étendue de plaines et de bas plateaux, n'offrant aucun relais montagneux d'importance à une flore en migration, a probablement largement contribué aux importantes oscillations de la bande forestière et à un appauvrissement relative de sa flore dans la paléohistoire. Ceci n'est pas sans rappeler l'idée imaginée d'Aubréville (1949b) « d'avoir vu courir les flores sur l'Afrique, chassées comme des hordes sauvages ».

L'homme, l'agriculteur-chasseur préhistorique, n'aurait-il pas été obligé de suivre ce déplacement des milieux particulièrement favorables à ses besoins en terres et en gibier que constituent les lisières de forêt, là où à « la limite de son domaine, la forêt est à la fois la moins vigoureuse et la moins dynamique » (Pélissier, 1980), donc la plus maniable ?

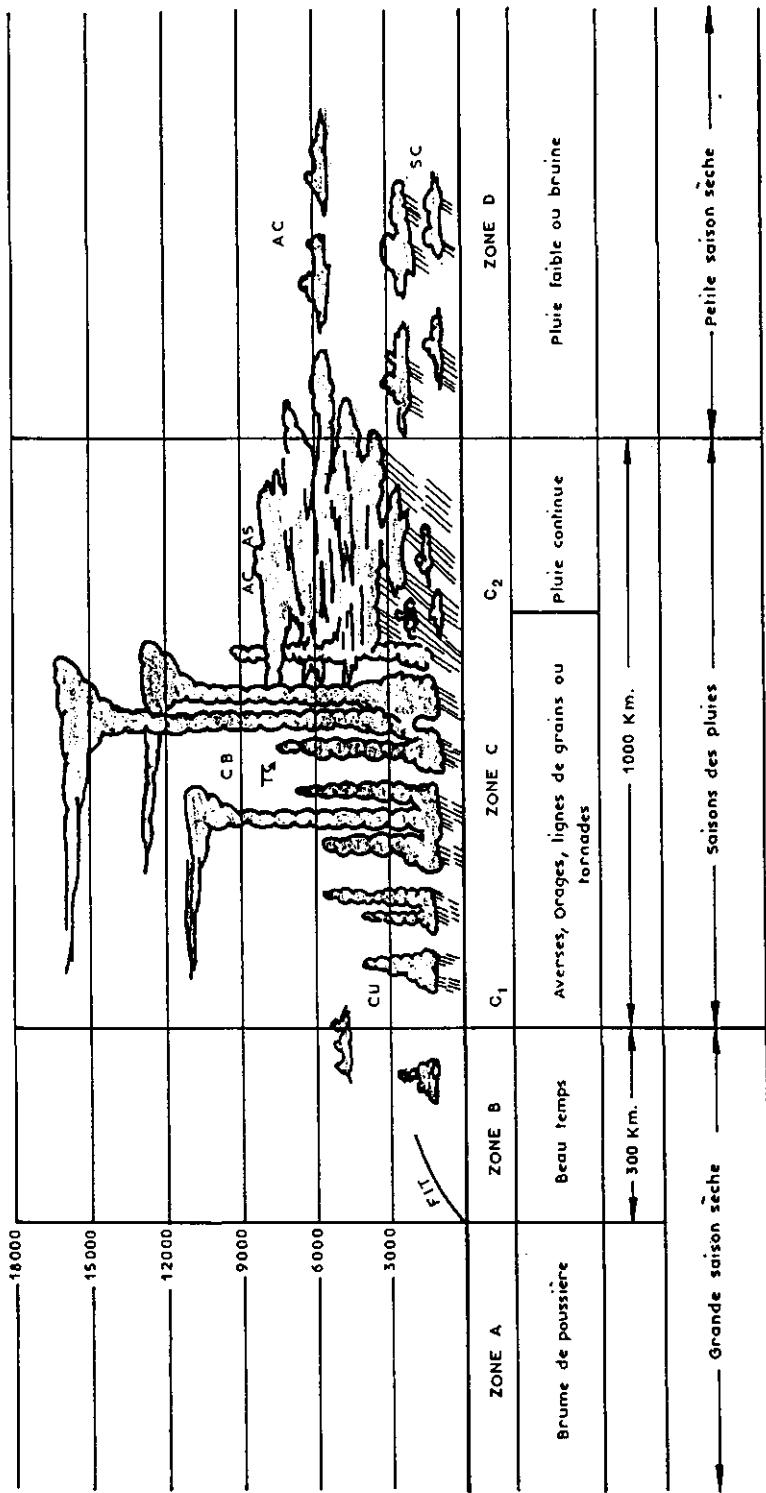


Figure 4.4 Coupe méridienne de la Zone de Convergence Intertropicale (ZCI) avec le Front Intertropical (FIT) et les zones et types de temps associés (d'après ASECNA, 1979)

4. 2 Climat

Nulle part dans le monde intertropical la végétation épouse si parfaitement les changements latitudinaux climatiques qu'en Afrique de l'Ouest, région relativement peu accidentée et d'une forme à extension latitudinaire (cf. Lawson, 1986). C'est dire toute l'importance du climat dans la détermination de la répartition spatiale des différentes formations végétales et l'importance, qui reste somme toute relative, que nous y consacrons dans ce paragraphe. Pour cette brève présentation nous nous sommes en particulier basés sur les travaux de l'ASECNA (1979), Maley (1981, 1982) et Monteny (1983, 1987).

Le climat du Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire est essentiellement déterminé par le déplacement saisonnier de la zone de convergence intertropicale (ZCIT). La ZCIT est une vaste zone de convergence d'une masse d'air océanique chargée d'humidité et une masse d'air sec d'origine continentale qui se déplacent sur le continent ouest-africain dans un mouvement annuel nord-sud et à sens inversé. La confluence des alizés boréales et australes dans cette zone à basses pressions a incité R. Garnier (1973, cité dans Maley, 1981) à indiquer la ZCIT comme « l'équateur météorologique ». Un équateur qui migre donc par rapport à l'équateur géographique, mais dont la position moyenne se situe au nord de ce dernier à cause d'une déséquilibre thermique entre les deux hémisphères qui résulte de l'importance des masses de terre dans l'hémisphère nord.

Ce mouvement saisonnier est engendré par le déplacement apparent du soleil entre les deux solstices. De mars à septembre le soleil apparaît au-dessus de l'hémisphère nord et l'échauffement du sol dans la partie septentrionale du continent africain y crée une dépression relative dans les basses couches d'air. Cette contraction de masses d'air continental attire le flux d'air océanique (« mousson ») qui, plus frais et chargé d'humidité, donc plus lourd, se glisse sous l'air continental sec et chaud. L'avancée de la zone de contact frontale, le FIT (« front » intertropical), vers le Nord, généralement de mars à septembre, est accompagnée par une succession de cinq différents types de temps (figure 4.4).

4. 2. 1 Zones et types de temps

Un temps sec et sans couvert nuageux (zone A) est associé à une présence prédominante de la masse d'air continental dans les basses couches atmosphériques, de part et d'autre de la trace au sol du FIT, s'étendant jusqu'à 150 à 300 km au Sud de celui-ci. Avec l'avancée du FIT, une première couche d'air océanique, encore de faible épaisseur, pénètre sur le continent (zone B), et apporte quelques nuages d'altitude à développement très limité et sans grand potentiel pluvieux. Quelques perturbations orageuses isolées peuvent cependant s'y produire par convection thermique. Le passage de cette zone de transition est autrement caractérisé par des nuits à ciel dégagé et une formation fréquente de brumes et brouillards le matin.

Lui succède une zone à forte activité orageuse et pluvieuse (zone C) dans laquelle on peut distinguer une première zone de perturbations organisées (C_1) consistant en séries de puissants cumulonimbus à caractère orageux, alignés dans la direction prédominante du vent de mousson (voir Fig. 3.3 dans Hall et Swaine, 1981). Le passage de cette première zone pluvieuse correspond à « l'intersaison orageuse » (Drochon, cité dans ASECNA, 1979), s'étalant généralement de mars à mi-mai. Ce temps est caractérisé par de fortes averses, ou lignes de grains, accompagnées de rafales de vent atteignant des vitesses de 100 km/h, parfois en forme de tornades. Le passage des perturbations orageuses est alterné par des périodes d'ensoleillement intense dans une atmosphère nettoyée de brumes et de poussières. Les températures élevées favorisent l'évaporation et engendrent une puissante convection thermique qui permet le développement vertical d'énormes cumulonimbus atteignant la limite de la troposphère. Les « pluies de mousson », précipitations à caractère continu mais de faible ou moyenne intensité, proviennent d'une couverture totale de nuages de type stratiforme dans la zone C_2 . Les températures et l'activité thermique s'abaissent dans les zones à nébulosité quasi-stationnaire, excluant les phénomènes convectifs énergiques rapides. Le passage de cette zone correspond à la grande saison des pluies, de mi-mai à mi-juillet.

Une cinquième zone de subsidence, à faible précipitations (zone D), est à la traîne de la mousson et caractérise le temps de la petite saison sèche qui règne dans la partie méridionale de la Côte d'Ivoire lors de l'extension maximale en latitude de la ZCIT de mi-juillet à fin août/ début septembre.

Avec le retrait de la ZCIT vers le Sud, généralement après mi-septembre, les cinq zones de temps repassent en ordre inverse sur le continent. Cette régression s'effectuant en général plus rapidement que l'avancée, les précipitations s'étalent sur une période plus courte (« petite saison de pluies ») et s'avèrent localement moins importantes. Toutefois, sur la région de Grabo-Tabou les hauteurs d'eau sont importantes dès septembre et les précipitations se prolongent en décembre par un effet conjugué du relief (influence de la dorsale guinéenne) et de la latitude (extrême Sud du pays; cf. ASECNA, 1979).

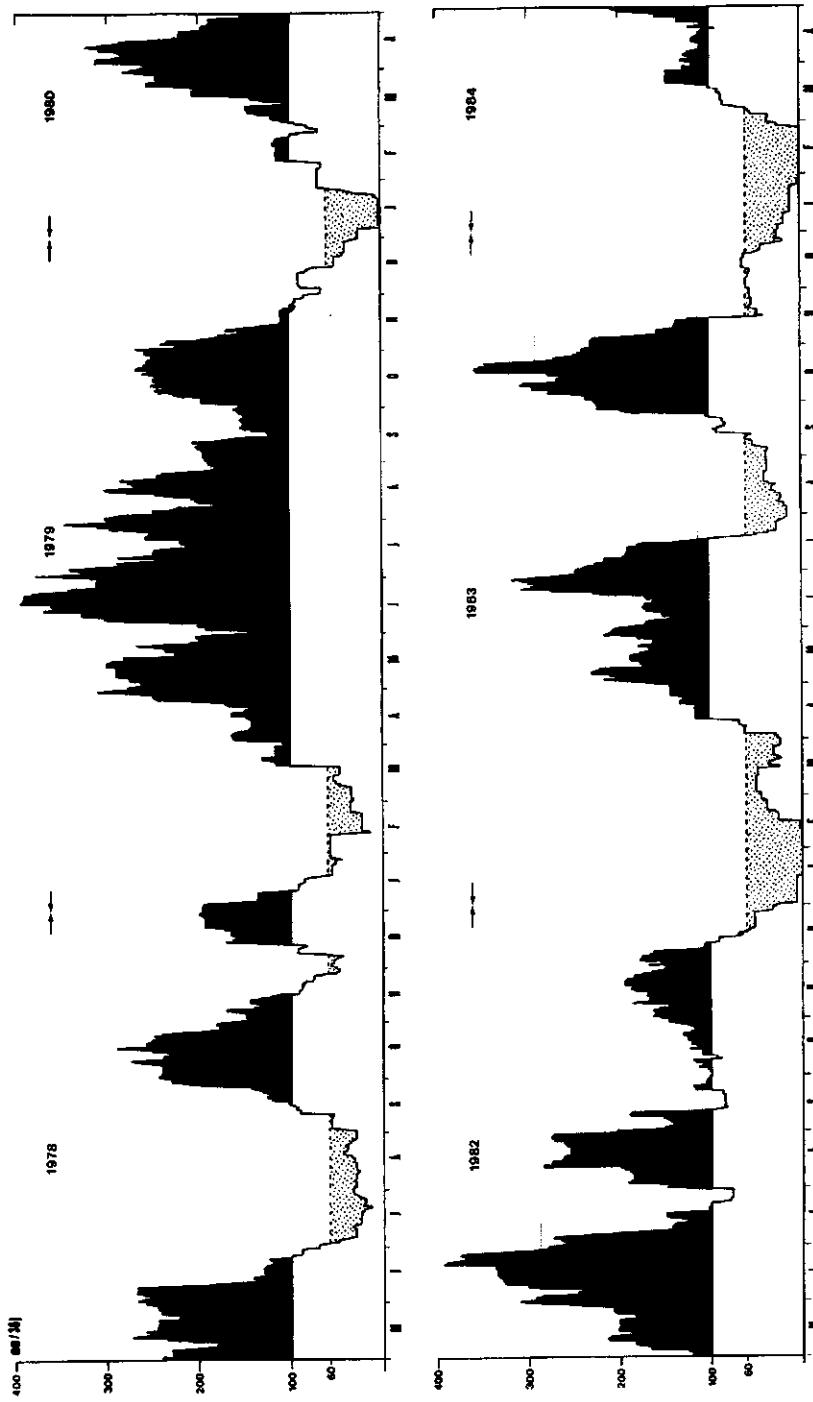
Le retour de la masse d'air continental vers mi-décembre annonce le début de la saison sèche. Les vents du nord-est (« harmattan ») amènent de l'air chaud, sec, chargé de poussières et l'influence desséchante peut se faire sentir jusqu'à la côte où la brume de poussière peut persister quelques jours, voire, au cours des dernières décennies, parfois quelques semaines. Scaetta (1941) y voit un effet fertilisant lorsque la brume sèche, composée de particules fines de quartz et de kaolinite d'origine saharienne, est captée par la végétation forestière (voir également McTainsh, 1984; Baudet et Bertrand, 1988; Stoorvogel, 1993). En dehors de la période principale, de décembre à mars, ces flux de poussière peuvent interférer avec la mousson et provoquer des pluies « salissantes » (cf. Bertrand, cité dans Maley, 1982).

Des irrégularités peuvent apparaître dans le mouvement général de la ZCIT et affectent alors le régime saisonnier du temps. Des mouvements temporaires de régression ou d'accélération brusque dans l'avancée ou le recul de la ZCIT sont fréquemment observés et perturbent la durée « normale » de certaines saisons. Des variations annuelles plus prononcées peuvent généralement être corrélées à une extension tardive ou incomplète de la masse d'air océanique (Lamb, 1983). Si les années déficitaires en pluies, assez fréquentes au cours des dernières décennies (cf. Lhomme, 1981; Quencez, 1988), et les anomalies observées dans la répartition intra-annuelle de la pluviosité, peuvent être partiellement liées à de tels phénomènes, provoqués par un changement d'intensité dans la circulation au sein des « cellules de Hadley » (cf. Maley, 1981), leurs causes exactes restent encore à élucider (voir p.ex. Pool, 1989; Adejuwon *et al.*, 1990; Van Rompaey, 1993; Blokhuis *et al.*, 1994).

4. 2. 2 Périodicité de la pluviosité et durée des saisons sèches

Des périodes à moindre pluviosité ont reçu une attention particulière au cours des années 70 et 80 par la sécheresse persistante qu'elles ont provoqué dans la région du Sahel (voir p.ex. Sircoulon, 1985). Elles peuvent être interprétées comme des anomalies climatiques locales, et devraient alors être placées dans le contexte d'une apparition de cycles multi-annuels de périodes excédentaires ou déficitaires en pluies (Snoeck, 1975; Adejuwon *et al.*, 1990), ou comme l'expression d'un changement climatique régional, lié à une déforestation excessive (Aubréville, 1938, 1949a). Tandis que l'origine des anomalies climatiques, qui se manifestent à l'échelle mondiale (cf. Maley, 1981; Trenberth *et al.*, 1988) et la répercussion sur la définition des conditions climatiques actuelles restent à élucider, leur signification pour l'installation et la croissance des végétaux est évidente. Les extrêmes climatiques ont une incidence plus manifeste sur les conditions de vie d'une plante que les moyennes établies sur de longues périodes (cf. Whitmore, 1975; Brüning, 1983a). C'est pour cela que nous avons jugé utile d'établir les durées de saison sèche pour la végétation forestière en comparant les intensités pour une période déficiente en précipitations et une période excédentaire, avant de présenter quelques données climatiques générales, nettement moins significatives à ce sujet.

La détermination exacte de la durée de la saison sèche pour la végétation forestière n'est pas facile, car d'importantes abstractions doivent être faites. Il est, par exemple nécessaire de porter attention à la capacité de rétention en eau du sol qui est déterminante pour la prolongation de la période de croissance au cours d'une saison dite sèche lorsque les apports d'eau par précipitation n'arrivent plus à combler les pertes par évapotranspiration, c'est-à-dire l'évaporation par des surfaces exposées du sol et de la végétation plus la transpiration des végétaux.



Totaux mouvants de la pluviosité journalière cumulée sur les 30 jours précédents pour deux périodes de 24 mois consécutifs. En haut pour la période de mai 1978 à mai 1980. En bas : mai 1982 à mai 1984. Les totaux en noir indiquent des périodes hydriques excédentaires pour la végétation (> 100 mm/30 jours) et en ombragé, déficitaires (< 60 mm/30 jours). Voir texte pour de plus amples explications.

Figure 4.5

Les caractéristiques du sol, telles profondeur, texture et porosité, qui jouent un rôle important dans la conductivité hydraulique et la variation de la réserve en eau du sol, changent significativement entre les sols de différents sites topographiques (voir Fritsch, 1980 et section Sols ci-après). Une estimation précise de l'évapotranspiration réelle pour chaque type de végétation forestière est en fait presque indispensable (*cf.* Monteny et Casenave, 1989). Les estimations globales de l'évapotranspiration potentielle utilisées couramment pour la détermination des déficits hydriques dans une forêt spécifique ne peuvent cependant représenter que des approximations grossières de la réalité (Boulet *et al.*, 1983; Bruijnzeel, 1990).

Malgré ces limitations importantes, une impression de l'intensité de la saison sèche dans la forêt de Taï peut être obtenue en utilisant la méthode des totaux mouvants de la pluviosité journalière sur 30 jours. Cette méthode a été mise en application avec succès par Mohr et Van Baren (1954) pour l'Indonésie et par Schulz (1960) pour la végétation forestière de Suriname (voir également la discussion dans Boulet *et al.*, 1983) et présente l'avantage d'éliminer l'obscurcissement que provoque l'utilisation d'un système de division du temps selon le calendrier (*cf.* Whitmore, 1975: 44). La méthode est basée sur la simplification que les réserves en eau du sol s'étalent sur une période de 30 jours. L'évapotranspiration potentielle moyenne pour cette période est fixée à 100 mm, ce qui est valable pour la végétation forestière dans la forêt de Taï (comm. pers. E. Fritsch; 1363 mm/an pour BV-2 selon Bruijnzeel, 1990; l'évapotranspiration mensuelle d'avril à novembre se situant dans une fourchette de 85 à 150 mm selon Monteny et Casenave, 1989), et une déficience hydrique n'apparaît que lorsque les réserves en eau du sol, représentées par le cumul de la pluviosité sur les 30 jours précédents, tombent en-dessous de 60 mm. Avec ces abstractions, un suivi journalier de l'évolution du stock d'eau du sol est obtenu pour déterminer au jour près le début et la fin des périodes sèches.

Nous avons utilisé les données de pluviosité journalière enregistrées au parc météorologique de la zone d'étude à Taï (*cf.* Monteny, 1983; Guillaumet *et al.*, 1984) pour établir la fréquence et l'intensité des saisons sèches qui sont apparues au cours de deux périodes de 24 mois consécutifs (figure 4.5). La première période s'étale de mai 1978 à mai 1980 et représente un intervalle de 24 mois globalement excédentaire en précipitations avec des totaux annuels de 2052 mm pour 1979 et 2066 mm pour 1980, tandis que la deuxième période de mai 1982 à mai 1984 peut être considérée déficitaire (1694 mm pour 1982 et 1301 mm pour 1983) par rapport à la moyenne décennale de 1870 cm (*cf.* Van Rompaey, 1993 d'après ANAM, 1987). La figure 4.5 montre clairement que ce secteur de la forêt de Taï est soumis à une saisonnalité variable, mais bien marquée. Des périodes d'une pluviosité abondante alternent avec des périodes de sécheresse significative, dont l'une revient systématiquement et l'autre occasionnellement. Avec un minimum de 40 jours consécutifs de sécheresse durant les mois de décembre-janvier-février, la période consistante ou « grande » saison sèche, apparaît en effet comme la

principale période de déficit hydrique au cours de l'année, mais elle peut être égalée en intensité par la « petite » saison sèche de juillet-août (voir aussi dans Huttel, 1975b), comme ce fut le cas en 1978. L'apparition concomitante des deux périodes de déficit hydrique sur des années consécutives, comme en 1972-73 et 1983-84, exposent la forêt à un sévère stress hydrique d'une durée totale de 6 mois sur 12. La périodicité d'apparition de ces sécheresses particulièrement rigoureuses n'a pas pu être déterminée à cause d'un manque de séries complètes de mesures pluviométriques journalières s'étalant sur une période suffisamment longue (cf. Van Rompaey, 1994). Tout se passe cependant comme si les conditions climatiques requises pour le développement d'une formation forestière de type dense humide sempervirente (pluviosité annuelle jamais inférieure à 1500 mm; siccité temporaire de durée toujours inférieure à 3 mois: Catinot *et al.*, 1983) sont mises au défi dans la Forêt de Taï.

Même si la méthode que nous employons est loin d'être parfaite, elle permet de démontrer la saisonnalité très marquée du climat et l'occurrence de périodes défavorables, parfois prolongées, pour la croissance des arbres (cf. Lemée *et al.*, 1975). En complément des influences phénologiques déjà démontrées pour la Forêt de Taï par Guillaumet (1967) et Alexandre (1980), nous postulons ici (cf. Vooren, 1985, 1986 et chapitre 5) pour l'existence d'une périodicité saisonnière qui est bien plus accusée que l'on ne l'admet habituellement et de nature telle que son rythme s'impose à tous les niveaux du fonctionnement écosystémique (cf. Leigh *et al.*, 1982). L'appellation "forêt dense humide à influence saisonnière" ou "forêt sempervirente saisonnière" (cf. Unesco, 1973) nous semble donc appropriée, du moins pour le secteur de Taï.

4. 2. 3 Différents types de pluie

On a vu qu'il y a deux types de nuages à activité pluvieuse dans les flux d'air océanique de la mousson: les cumuliformes et les stratiformes (cf. Maley, 1981). Les précipitations qu'ils engendrent sont de nature très différente et peuvent être caractérisées d'après leur intensité, durée et taille des gouttes. Les cumulonimbus de la zone C₁ (figure 4.4) favorisent par leurs grands développements verticaux la formation des gouttes d'une taille > 2 mm qui tombent sous forme de lignes de grains. Les précipitations atteignent donc une forte intensité mais sont de faible durée. Les perturbations quasi-stationnaires du type stratiforme de la zone C₂, nuages beaucoup moins épais, produisent, par contre, une pluie qui tombe lentement, régulièrement, pendant de très longues durées et avec des gouttes d'une taille inférieure à celle des cumulonimbus.

Ces deux différents types de pluie peuvent avoir, selon la prédominance de l'un ou de l'autre, une incidence particulière sur la stabilité des sols et de la végétation (cf. Maley, 1981; 1982). Une prédominance de pluies à grosses gouttes et à forte intensité est synonyme d'infiltration très réduite dans le sol et donc de ruisselle-

ment superficiel et d'érosion incisive formant des rigoles, ayant ainsi, comme nous le démontrons plus loin dans le chapitre 6, une incidence significative sur la dynamique forestière. Ce type de pluie apparaît au cours des mois d'avril/mai avec l'avancée de la ZCIT et revient aux mois d'octobre/novembre (voir les pics dans la pluviosité cumulée sur trente jours pour l'année 1979 sur la figure 4.5). La dominance des pluies fines (p.ex. de juin à septembre 1979) n'engendre, à faible humectation initiale des sols (cf. Collinet *et al.*, 1984; Monteny et Casenave, 1989), qu'un ruissellement diffus à faible force érosive et provoque une infiltration quasi-totale de l'eau dans les sols à bonne perméabilité (Maley, 1981). Sa signification pour le « remplissage» des stocks d'eau dans le sol est donc nettement supérieure à celle du premier type. Par contre, l'interception par la masse foliaire de la voûte forestière peut atteindre jusqu'à 40% dans le cas d'une petite pluie fine à faible durée (Cardon, 1979; Guillaumet *et al.*, 1984; Hutjes *et al.*, 1990). Les bilans hydriques mensuels et annuels peuvent donc sensiblement varier selon la prédominance de l'un ou de l'autre de ces types de pluie. Ceci confirme l'approximativité des méthodes d'estimation de bilans hydriques sur la base de pluviosités mensuelles ou annuelles moyennes.

La variabilité interannuelle de l'extension de la ZCIT entraîne une variabilité dans la prédominance de l'un des deux types de pluie au cours d'une ou de plusieurs années. Il y a raison de penser qu'une baisse de la pluviosité annuelle, comme signalée durant les dernières décennies (Quencez, 1988; Adjuwon *et al.*, 1990), s'accompagne d'une augmentation des lignes de grains au détriment des « pluies de mousson » par effet d'extension incomplète de la ZCIT (cf. Maley, 1981). L'absence d'averses de longue durée (la fraction pluviométrique > 40 mm), signalée à partir de 1965 au Burkina Faso (Albergel *et al.*, 1985) en étroite corrélation avec une déficience chronique de précipitations, semble renforcer cette hypothèse. Cette modification du régime pluviométrique serait à mettre en relation avec une reprise et une intensification de l'érosion moderne, comme signalées dans la Forêt de Taï (Fritsch, 1980; Riezebos *et al.*, 1994; à comparer avec Stoorvogel, 1993).

4. 2. 4 Données climatiques générales

Le régime climatique général est établi à l'aide de séries d'observations de longue durée et peut être schématisé sous forme d'un diagramme ombrothermique de GausSEN (fig. 4.6; cf. Walter, 1970). Le climat sur le site de recherche dans la Forêt de Taï correspond aux types saisonniers Am/Aw de la classification de Köppen (cf. Brünig, 1983a) avec un régime pluviométrique à distribution bimodale.

La pluviosité annuelle moyenne s'élève à 1833 mm avec un écart type de 338 mm sur une période de 30 ans (Casenave *et al.*, 1980), d'après les données pluviométriques recueillies à la sous-préfecture de Taï. Le déficit hydrique annuel moyen atteint 259 mm (cf. Vooren, 1979) et s'étale sur une période de presque 4 mois (la zone hachurée dans la figure 4.6).

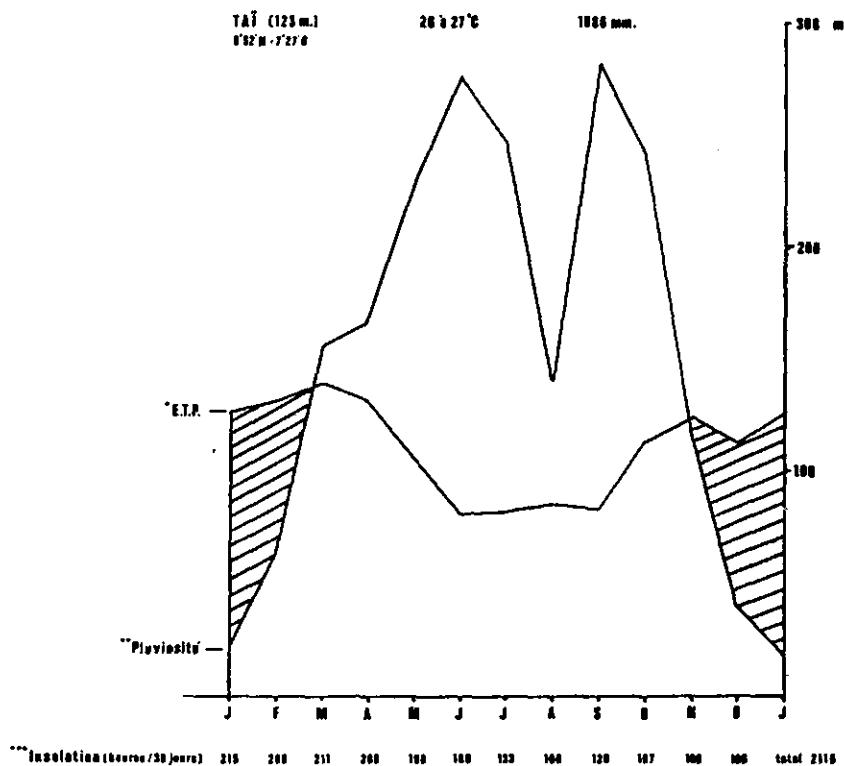


Figure 4.6 Diagramme climatique composé avec des données provenant des postes météorologiques de Taï en de la station écologique MAB-Unesco. Voir texte pour plus d'explications.

Les températures moyennes mensuelles oscillent autour de la moyenne annuelle et atteignent 25,2°C au mois de décembre et 27,4°C en avril. La température minimale absolue, mesurée au parc météorologique du site de recherche (Monteny, 1983), descend jusqu'à 11°C par l'influence de l'Harmattan. Le rayonnement solaire global, paramètre déterminant du bilan radiatif, varie au cours de l'année avec l'état de la déclinaison solaire et la transparence de l'atmosphère. Les valeurs mensuelles maximales sont atteintes en mars/avril et octobre/novembre, au début et à la fin des intersaisons orageuses. Une variation mensuelle de 30 à 40% a été enregistrée, avec des minima en juillet/août lors de la « petite saison sèche » et en décembre/janvier avec la présence des brumes sèches de l'Harmattan.

4.2.5 Interactions climat - végétation

L'influence qu'exerce le climat sur la végétation, comme on a pu voir dans la répartition des différentes formations végétales en Côte d'Ivoire (*cf.* Vooren, 1992b), ou, comme on le verra par la suite, sur l'architecture et la dynamique d'une formation forestière spécifique, est généralement considérée comme le facteur déterminant, à côté des facteurs additionnels d'ordre topographique et édaphique (*cf.* Aubréville, 1955; Mangenot, 1971; Guillaumet et Adjanohoun, 1971; De

Rouw *et al.*, 1990; Van Rompaey, 1993; Vooren, 1994). Beaucoup moins évidente est l'action réciproque, c'est-à-dire l'influence qu'exerce la végétation sur le climat local et régional, voire mondial (*cf.* Brünig, 1983a; Shuttleworth et Nobre, 1992). Elle devient même sujet à controverses quand il s'agit des modifications climatiques qui, par l'intermédiaire des changements dans l'albédo et l'émission supplémentaire des gaz à effet de serre, résulteraient d'une déforestation à grande échelle (p.ex. Potter *et al.*, 1975, 1981; Whitmore, 1991).

C'est pourtant déjà en 1938 qu'Aubréville formule l'hypothèse que la présence d'une couverture forestière dans des régions qui se trouvent sur la limite d'extension de la forêt dense et sous le vent de la mousson augmenterait la pluviosité totale de 15 à 20% par an par l'effet de réinjection de vapeur d'eau dans l'atmosphère. Cet auteur souligne ensuite l'effet atténuant de la présence d'une couverture forestière sur les vicissitudes climatiques par le maintien d'un degré hygrométrique élevé et la permanence d'une couche d'air humide au-dessus des frondaisons. Par la rémission des vapeurs d'eau au début de la saison sèche, les condensations des brouillards et la formation des rosées matinales, les taux d'humidité atmosphérique sont virtuellement pérennisés dans les environs de la forêt dense humide. Aubréville attire également l'attention sur les actions mécaniques de la canopée, qui par la rugosité de sa surface ralentit les vitesses des vents humides et « accroche les nuages bas » (Aubréville *I.c.*, p. 142). Ces effets aérodynamiques des canopées forestières, encore hypothétiques en 1938, se sont vus confirmés ensuite, entre autres par les travaux de Brünig (1970, 1983b), qui souligne l'importance de la texture rugueuse d'une surface végétale sur la création des mouvements d'air en tourbillons et l'intensification des transferts de chaleur et de vapeur d'eau. L'augmentation de la turbulence dans les basses couches atmosphériques et la formation des courants d'air rotatifs (« wind eddies ») peuvent contribuer à la formation de nuages qui sont une forme majeure de transfert d'énergie calorifique et constituent un élément essentiel dans le bilan thermique mondial (Maley, 1982; Salati *et al.*, 1983; Salati et Vose, 1984; Monteny, 1986).

Quant au rôle de la forêt comme régénérateur de pluie, les investigations de Salati et Vose (1984) ont démontré la capacité de la forêt amazonienne quant à la remise en circulation des vapeurs d'eau. Dans le bassin de l'Amazone un taux de rémission de 75% des précipitations par les actions combinées de l'évaporation et de la transpiration en un temps de cycle moyen de 5,5 jours ont été enregistré. Les auteurs arrivent à la conclusion qu'une déforestation à grande échelle dans le bassin de l'Amazone doit inévitablement avoir des répercussions sur le bilan hydrique de la région par diminution du transfert forêt - atmosphère, formation réduite de couvertures nuageuses et donc pluviosité moindre pour des régions situées sous le vent (voir aussi Shuttleworth et Nobre, 1992, appendix 1).

Pour la Côte d'Ivoire, et par extension, pour l'Afrique de l'Ouest, Monteny (1986, 1987) et Monteny et Casenave (1989) arrivent à des conclusions similaires: 60 à 75% de la vapeur d'eau rémis par la forêt, équivalent à 70 à 80% de l'énergie du rayonnement incident. Ces auteurs précisent par ailleurs qu'en présence d'une couverture forestière continue, les taux élevés d'humidité atmosphérique seraient virtuellement maintenus sur une distance de 400 km à l'intérieur des terres. On comprend l'importance du maintien d'une couverture forestière pour la régulation du climat et des bilans hydriques régionaux. Les phénomènes de changements climatiques par déforestation excessive, susceptibles d'altérer les conditions de la croissance des cultures dans les zones forestières, devraient cependant être placés dans un contexte de substitution de la couverture forestière par d'autres couvertures végétales (cf. Whitmore, 1991). Il reste alors à préciser *in extenso* quel effet exerce le remplacement de la forêt par d'autres couvertures végétales sur le climat régional à travers des modifications dans l'albédo, les quantités de vapeur d'eau réinjectées dans l'atmosphère, les caractéristiques aérodynamiques des couvertures végétales, les stocks de carbone inclus dans la biomasse, les variations des taux d'ozone dans la troposphère, l'émission des aérosols et gaz à effet de serre par combustion (cf. Andreae et Goldammer, 1992; Shuttleworth et Nobre, 1992).

4. 3 Géologie, hydrologie et relief

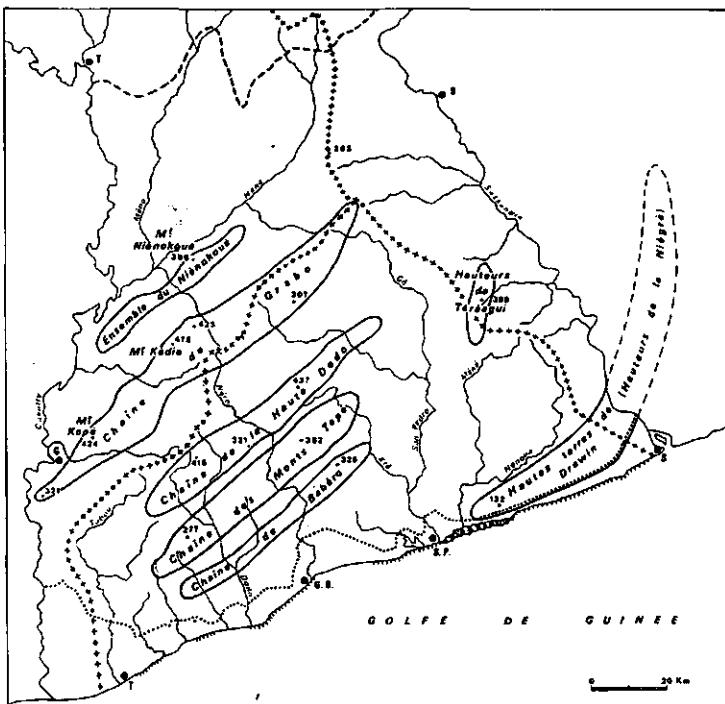
Le Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire peut être décrit en termes géomorphologiques comme une vaste pénéplaine faiblement inclinée, descendant d'une moyenne altitude de 250 m jusqu'au niveau de la mer sur une distance de 300 km. Le paysage onduleux de l'interfluve du Sassandra et Cavally constitue la transition entre les plateaux septentrionaux de la savane préforestière et le paysage en « demi-oranges » dans l'hinterland de Tabou - San Pédro. La topographie ondulée du Parc National de Taï s'accentue du Nord au Sud et le relief du terrain devient de plus en plus prononcé pour atteindre un aspect mamelonné dans sa partie méridionale (cf. Rougerie, 1960; Van Herwaarden, 1992; Riezebos *et al.*, 1994). Bien que les dénivellées restent en général très faibles, autour de 25 m en moyenne (DRC, 1967b), le terrain n'est pas pour autant doté d'importantes surfaces planes. Par conséquent, l'organisation des milieux physiques et biotiques s'articule autour de ce modèle à formes lâches (cf. Koli Bi, 1984) et s'imprègne fortement de son caractère monotone et répétitif.

La région est drainée par un important réseau de cours d'eau, réparti en trois grands ensembles que constituent les bassins versants du Cavally, du Sassandra et des petits fleuves côtiers qui prennent leur source au sud de la chaîne de collines de Grabo. La superficie du Parc National de Taï est dans son ensemble essentiellement drainée par les affluents du Cavally, en ordre d'importance notamment la Hana, Méno et Nzé, dont les cours d'eau exploitent les failles du megacycle orogénique éburnéen, orientées SW-NE. Leurs tributaires de second ordre

exploitent un réseau de failles perpendiculaires, de datation géologique plus récente, mais leurs ramifications en amont, qui incisent le modèle par ravinement, semblent s'étendre sans orientation préférentielle (Fritsch, 1980). Des failles tectoniques mineures peuvent en outre être détectées sur photographies aériennes au 15.000^{ème} par un alignement caractéristique de très grands arbres (obs. pers.), dont le développement particulier a pu être favorisé par des apports d'eau souterrains. Ces accumulations et mouvements d'eaux géologiques ont été très peu étudiés, voire systématiquement négligés dans l'établissement des bilans hydriques, mais ils pourraient avoir, dans cette région, par l'intensité de la tectonique cassante qui l'a fortement fissurée, une importance non-négligeable sur la croissance de ces arbres géants.

Les formations géologiques des orogénies éburnéenne (1.550 - 2.100 MA) et libérienne (antérieur à 2.500 MA), qui se présentent dans la région en larges bandes alternées d'orientation SW-NE, consistent essentiellement en roches métamorphiques et plutoniques (Tagini, 1971; Guillaumet *et al.*, 1984). Les roches métamorphiques éburnéennes, régionalement indiquées comme « birrimiennes », se présentent principalement sous forme de schistes sériciteux et chloriteux dans la vaste bande exploitée par le cours supérieur de la Hana (Papon, 1973). Leur métamorphisme relativement important confère aux sols issus de cette roche-mère une capacité de rétention en eau qui est supérieure à celle des sols issus des roches plutoniques libériennes moins métamorphisées, gneiss et migmatites, qu'on trouve largement représentées ailleurs dans la région. Cette caractéristique géologique serait à mettre en relation avec la persistance des espèces forestières arborescentes plus exigeantes en eau dans cette zone climatiquement peu propice à leur répartition (*cf.* Guillaumet, 1967; Guillaumet et Adjano'houn, 1971; Van Rompaey, 1993).

La roche-mère, de nature migmatique et mica-schistique dans le bassin de l'Audrénisrou (Guillaumet *et al.*, 1984), est généralement couverte d'un épais ensemble pédologique, qui en est issu par des altérations importantes et déjà fort anciennes. Elle n'apparaît à la surface que dans les lits des cours d'eau et, plus sporadiquement, sur des terrains à forte déclivité. Des îlots d'aspect granitique, à hauteurs variables, à formes arrondies et pentes raides, se distinguent ici et là dans le paysage comme des futurs inselbergs dans une plaine d'érosion encore en formation. Leurs apparitions locales d'une répartition quasi-erratique, comme sur la rive gauche de l'Audrénisrou, peuvent cependant être associées à une échelle régionale avec l'existence de bandes géologiques étroites d'orientation SW-NE (*cf.* De Rouw *et al.*, 1990). Ils sont alors à mettre en relation avec les alignements



replats dans les modelés situés en tête de thalweg, soit des sommets aplatis des modelés plus en aval.

Une forme de roche décomposée, d'une coloration violette dominante, peut être observée dans la région de Taï dans les bas parois des plus importantes ravines (voir figure 6.7) et au fond de certaines fosses pédologiques (cf. Fritsch, 1980). Des fragments de cette « saprolite » (= roche putride) sont fréquemment observés dans les sols en positions hautes du modelé à des profondeurs d'environ un mètre, en association avec des fines racines des arbres (cf. De Rouw *et al.*, 1990), qui peuvent donc profiter d'une libération des minéraux par altération de la roche-mère. Huttel (1975c) note conformément à ceci une première concentration de racines dans les premiers 20 cm du sol et une deuxième en profondeur, entre 1,10 et 1,30 m, où l'on observe une légère augmentation relative en cations échangeables. Les racines des arbres se concentrent donc dans des horizons édaphiques riches en eau et en éléments nutritifs et peuvent puiser dans des réserves en profondeur (cf. Proctor, 1992), où elles atteignent, dans les sols peu profonds, l'horizon d'altération. Citant les investigations de Nye et Greenland (1960) au Ghana, Boyer (1982) considère même que la forêt joue le rôle d'une « pompe à minéraux » avec des racines qui vont puiser en profondeur une certaine quantité d'éléments nutritifs, qui seront, après incorporation dans la biomasse aérienne et après décomposition, restitués aux horizons superficiels du sol. Stoorvogel (1993), par contre, a écarté cette compensation par altération du substrat (cf. Bernhard-Reversat, 1983) de pertes d'éléments nutritifs par érosion, supposée trop peu importante par lui dans le bilan global des apports et pertes à l'échelle d'un sous-bassin versant de l'Audrénisrou.

4. 4 Sols et aspects d'enracinement, drainage, érosion et fertilité

Les sols issus de différents substrats géologiques, ou, comme pour les migmatites, d'un substrat très hétérogène, ne représentent pas toujours une image fidèle des variations lithologiques *in situ*. Les différences locales dans la roche-mère restent souvent masquées par l'ancienneté de la couverture pédologique qui, au cours de sa genèse, a subi de fortes altérations, accompagnées d'importants remaniements et transports latéraux qui ont sensiblement contribué à uniformiser les altérites. A une échelle régionale, des grands ensembles édaphiques peuvent cependant être reconnus d'après la texture de leurs composants: sols sablo-argileux issus de roches-mères granitiques, sols argileux issus de schistes sériciteux et chloriteux et, comme pour la région de Taï, les sols d'un type intermédiaire issus de migmatites et gneiss (cf. Rougerie, 1960; DRC, 1967b; Papon, 1973; Van Kekem, 1984; Blokhuis, 1994).

A une échelle locale, la topographie, elle-même fortement influencée par le substrat géologique (cf. Rougerie, 1960; Avenard, 1971), régit essentiellement la

différenciation pédologique à travers des processus de transport différentiel d'éléments grossier et fin le long de la pente, de ferralisation par translocation et accumulation de sesquioxydes de fer et d'aluminium, de hydrodynamique superficielle et érosion, enfin de drainage et circulation interne de l'eau. Les sols seront donc mieux interprétés dans une séquence topographique ralliant le point le plus élevé dans le paysage au bas-fond le plus proche (voir § 5.2.2 à 5.2.5).

Pour la station d'étude, une telle toposéquence ou « chaîne des sols » (figure 4.8) a été établie par Fritsch (1980), à qui nous empruntons également l'essentiel de la description suivante (voir aussi l'interprétation dans Fraters, 1986). La présence et la localisation des formations indurées au sommet (195 m) et en bas de versant (« pétroplinthite » à env. 155 m), représentent, au moins pour celle du sommet, des reliques de cuirasses ferrugineuses précédemment décrites. Les résidus, blocs et nodules graveleux, originaires du démantèlement partiel, se retrouvent par épandage latéral le long de la pente dans une couche d'épaisseur décroissante. L'extension maximale en épaisseur (95 cm) de cet ensemble « lithorelictuel » est obtenue immédiatement sous le dôme sommital. Les sols jusqu'au tiers inférieur de la pente, de coloration rouge en amont et jaune en aval, sont donc caractérisés par une forte présence de gravillons ferrugineux en haut des profils. L'horizon supérieur s'est enrichi de matières organiques, dont le taux est de l'ordre de 2%, notamment dans les premiers 10 cm.

Dans les horizons sous-jacents à l'ensemble gravillonnaire, on observe sur une extension verticale importante une accumulation d'éléments argileux kaolinitiques de plus en plus fins. Cette observation est également valable pour son extension latérale, où, dans le tiers inférieur de la pente, s'est constitué un ensemble argileux extrêmement compact, enrichi de fer et d'aluminium et susceptible de durcir irréversiblement par dessèchement. Cette couche de « plinthite » (Van Herwaarden, 1992) s'est effectivement transformée plus en aval en « pétroplinthite » (carapace latéritique datant du « Bas Glacis » : Fritsch, 1980), là où l'ensemble gravillonnaire atteint la limite de son extension latérale et ne le recouvre plus⁹. Les sols en bas-de-versant ont été ultérieurement recouverts par colluvionnement et alluvionnement d'un paquet de matériaux meubles argilo-sableux atteignant localement un mètre d'épaisseur. Leur succèdent plus en aval les sols sableux hydromorphes, de couleur blanche/grise, caractéristiques du milieu édaphique de bas-fonds périodiquement inondés.

⁹ Cependant, il n'est pas certain que cette dernière observation constitue un élément dans la relation de cause à effet (W.A. Blokhuis, comm.pers.).

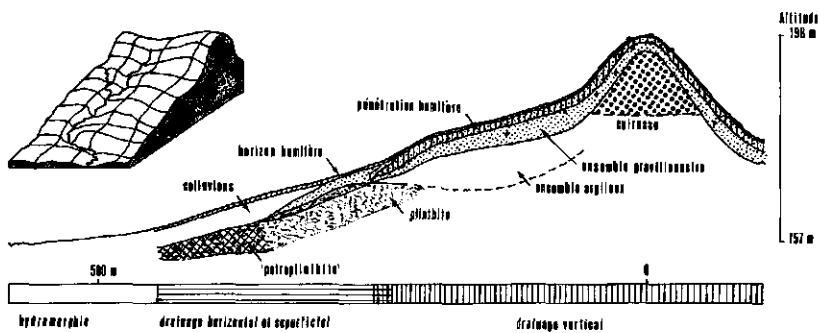


Figure 4.8 Coupe transversale des horizons pédologiques de la station d'étude établie en 1981 (d'après le transect LS de Fritsch, 1980).

4. 4. 1 Aspects d'enracinement

Dans cette toposéquence, les conditions d'enracinement pour les arbres sont très variables et certains sites présentent des contraintes, soit par obstruction mécanique à cause de la présence d'indurations à faible profondeur ou d'horizons compacts à plinthite, soit par obstruction physiologique (manque d'oxygène) à cause des inondations périodiques dans les bas-fonds. La réduction d'espace pour le libre développement des racines se reflète immanquablement dans l'architecture de la forêt, qui, dès lors, est incomplètement réalisée (voir § 5.2.5). En cas d'obstruction mécanique, l'extension verticale des systèmes racinaires bute sur les cuirasses et, carapaces, mais des fines radicelles qui les pénètrent superficiellement contribuent cependant à leur démantèlement progressif. Des ensembles édaphiques à très forte teneur de gravillons (75 % volumique ou plus, cf. Boyer, 1982), qu'on observe ici dans les positions hautes du modèle, constituent également un milieu difficilement pénétrable. Ceci s'observe aux déformations morphologiques des racines qui prennent alors des aspects tortueux et aplatis (cf. Fritsch, 1980). Sur le site de sommet, les arbres à contreforts et racines traçantes semblent en outre avoir été contraints d'étaler l'essentiel de ces systèmes de support à la surface même du sol (voir photo de couverture). La forte présence des éléments grossiers a d'ailleurs l'effet d'abaisser la teneur en eau utile des sols (cf. Boyer, 1982), ce qui rend les horizons superficiels dans les positions hautes du modèle sensibles au dessèchement, malgré le bon taux d'humectation signalé par Fritsch pour la totalité des profils.

4. 4. 2 Aspects de drainage et d'érosion

Le libre drainage vertical est généralement assuré dans les sols gravillonnaires, sauf en présence d'horizons indurés très peu perméables ou d'autres horizons à conductibilité hydraulique fort contrastante comme les ensembles de plinthite à faible porosité. Un drainage à composante latérale prédominante se manifeste alors, comme dans le tiers inférieur de la pente et sur le sommet, où, par fortes précipitations entraînant une saturation rapide d'horizons superficiels, l'eau ruisselle à la surface ou « rejoillit » aux points d'inflexion convexo-concave du modélisé. Sur la station d'étude, une rigole d'érosion prend effectivement « sa source » en contrebas du dôme sommital dans l'ensellement de la crête (encart 3D figure 4.8).

L'impression obtenue du transect de la figure 4.8, que les sols à drainage vertical sont prédominants dans les sous-bassins de l'Audrénisrou, est faussée par sa localisation en tête de thalweg. Pour les 117 ha du BV-2, Casenave *et al.* (1980) indiquent une occupation spatiale des sols à drainage latéral et superficiel de 65%, une extension des bas-fonds sur 24% de la surface et une présence de sols à drainage vertical sur les 11% restants. Cette prédominance des sols à hydrodynamique superficielle explique en grande partie l'aptitude au ruissellement des bassins versants de l'Audrénisrou (Collinet et Valentin, 1979; Casenave *et al.*, 1980, 1981; Fritsch, 1980; Guillaumet *et al.*, 1984; Wierda *et al.*, 1989) et l'importance des phénomènes d'érosion qu'on y constate, même sous forêt naturelle. L'autre facteur est constitué par l'agressivité du climat, qui, avec une capacité érosive de 52 selon la formule proposée par Fournier (cité dans Fritsch, 1980): [pluviométrie du mois le plus humide]² / pluviométrie annuelle, fournit les conditions pour le développement d'une érosion linéaire. Les conséquences pour la dynamique forestière de tous les trois différents types d'érosion qu'on observe dans ce secteur de la Forêt de Taï, érosion en nappe, érosion en rigole et érosion en griffe (*cf.* Fritsch, 1980), seront traitées dans le chapitre 6.

4. 4. 3 Aspects de fertilité

En général, les sols de la région de Taï, forts anciens, profonds, fortement lessivés et issus des altérites de roches migmatiques précambriennes, ont été qualifiés de chimiquement pauvres, de forte à moyenne acidité et à faibles taux de matières organiques et de bases échangeables (Fritsch, 1980, 1982; Moreau, 1982; Guillaumet *et al.*, 1984; Jaffré, 1985; Fraters, 1986; Van Reuler et Janssen, 1989). Leurs aptitudes culturales sont par conséquent limitées (DRC, 1968). Malgré cette fertilité médiocre des sols, une végétation forestière a pu s'y développer pour accumuler et maintenir, durant des périodes climatiquement favorables, et ceci probablement d'une manière consécutive pendant au moins les derniers trois ou quatre milliers d'années (Hamilton, 1992), une importante biomasse aérienne d'environ 450 T/ha en moyenne (allant de 350 T/ha dans les bas-fonds à 560 T/ha sur les

meilleurs sites situés immédiatement sous les sommets de collines, cf. Huttel, 1977). Comment expliquer une telle luxuriance de la végétation dans un écosystème qualifié de « oligotrophe » et qui serait en outre sujet à un appauvrissement en éléments nutritives, présumé « structurel » par Stoorvogel (1993)?

Ainsi que le précise Jordan (1991), l'aspect agrologique a souvent prédominé dans l'appréciation et l'analyse des qualités chimiques des sols. La stigmatisation d'un sol comme « pauvre » pour des espèces culturales, sélectionnées pour leurs aptitudes de croissance et de production rapides sous des conditions de culture optimalisées dans ce but, est incomparable avec les exigences plus modestes des plantes forestières en général, et particulièrement pour des formes pérennes et arborescentes, pourvues de systèmes racinaires à plus grand potentiel d'extension (voir également Proctor, 1992) dont les capacités sont encore multipliées par la présence des organismes symbiotiques comme les champignons mycorhiziens (Smits, 1994 ; Yasman, 1995). En rapport avec les conditions spécifiques qu'imposent les milieux oligotrophes, toute une série d'adaptations (voir l'énumération dans Jordan, 1991) est en général supposée avoir évolué au sein des écosystèmes forestiers afin de capter, stocker et recycler les éléments les plus « critiques ».

L'élément *a priori* le plus insaisissable dans les régions tropicales serait le phosphore, notamment par son originalité de comportement dans les sols ferrallitiques. La fixation des anions phosphoriques sur les hydroxydes de fer et d'aluminium (cf. Boyer, 1982) les rend inassimilables pour les plantes et une libération de phosphore stocké dans la végétation est limitée par accaparement immédiat par des micro-organismes décomposeurs de matières organiques (cf. Noij *et al.*, 1993). Le phosphore est ainsi considéré comme l'élément limitatif pour la croissance des arbres (Janssen *et al.*, 1990). Jordan (1991) suggère cependant que cette relative pauvreté en phosphore ait pu être surmontée par les espèces forestières par absorption de silicates disponibles en profondeur, qui, une fois retournés au sol superficiel par décomposition de la litière, peuvent remplacer les anions phosphoriques au complexe de fixation d'hydroxydes de fer et d'aluminium (cf. Jordan, 1989: 87), ou sont directement troqués dans les radicelles contre du phosphore avec les mycorhizes. Cette théorie expliquerait la forte teneur en silicates d'arbres forestiers (Koeppen, 1978, cité dans Jordan, 1991), mais devrait encore être testée pour sa validité dans les processus d'échange phosphorique. Cependant, selon la loi de Liebig (cf. Odum, 1971), l'azote deviendrait alors limitatif pour la croissance des végétaux et ensuite le potassium, etc. (cf. Van Reuler et Janssen, 1992).

De cette brève discussion concernant la disponibilité des éléments nutritifs et l'ambiguïté de l'existence des formations végétales sur des sols dits pauvres, il résulte, qu'avec Jordan et Herrera (1981), on peut se demander si les éléments nutritifs devront réellement être considérés « critiques ». Comme le précise Proctor (1992) dans une synthèse des connaissances sur les limitations d'éléments nutritifs

dans les forêts denses humides tropicales: "[There is] no support to the view that nitrogen, phosphorus or potassium are limiting in lowland evergreen rain forests." Ce même auteur est ensuite amené à conclure que: "Current dogma about rain forest soils and mineral nutrition should be accepted with caution. The soils may not be unusually infertile or dangerously fragile. Mineral nutrients may not seriously limit tree growth."

Proctor confirme ainsi les conclusions obtenues auparavant par Vitousek et Sanford (1986) que "*an association between soil fertility and above-ground biomass is therefore unlikely in any but the most extreme cases*", ou, comme le formulent Anderson et Spencer (1991): "*There appears to be little evidence that the stature and productivity of mature forests are related to the inherent fertility of parent soil*".

5. ORGANISATION DE LA FORET

Structure*, architecture* et dynamique* sont trois aspects de l'organisation d'une forêt que nous présentons dans ce chapitre. Ces termes ne diffèrent aucunement des attributs bien circonscrits et les interactions des phénomènes qu'on tente de délimiter sont multiples; leurs champs sémantiques ont par conséquent également tendance à se rapprocher et notamment les termes structure et architecture ont souvent été utilisés d'une manière qui prête à confusion (*cf.* Hallé *et al.*, 1983). Structure est un terme qui traduit le caractère répétitif d'un arrangement d'éléments individuellement reconnaissables constituant un organisme, un objet ou de la matière inerte. L'architecture décrit le plan selon lequel différents éléments sont assemblés pour constituer un ensemble fonctionnel. C'est dans ce sens que nous employons ces deux termes par rapport aux caractéristiques décelées dans la végétation arborescente. Structure pour désigner le caractère répétitif dans l'organisation de la forêt aboutissant à la reconnaissance de paramètres permettant la formulation de lois mathématiques ou statistiques (*cf.* Rollet, 1974), architecture pour indiquer le dessein dans l'organisation et l'expression des plans génétiques sous l'influence de différentes variables environnementales (*cf.* Hallé *et al.*, 1978).

5. 1 Composition en espèces et répartitions spatiales

A l'instar de Rollet (1974), on peut déceler des structures globales dans les espèces composantes des forêts, si l'on dispose d'une quantité suffisante de données permettant des analyses statistiques qui font ressortir leurs éléments structurants; cela n'étant pas notre premier objectif, nous nous contenterons ici de quelques analyses selon des classifications numériques d'espèces d'arbres présentes dans la voûte forestière sur deux stations d'étude. D'après les évaluations faites à partir des photographies aériennes à grande échelle (*cf.* Vooren et Offermans, 1985), cela concerne les individus d'un diamètre minimum de 25 à 30 cm qui composent une masse feuillée, que nous définissons comme la voûte forestière, faisant écran aux conditions macro-climatiques. Dans nos inventaires, nous avons par conséquent utilisé un diamètre inférieur de 30 cm.

Il ne s'agit donc pas d'un inventaire floristique considérant toutes les espèces de plantes, tel qu'effectué par Aké Assi et Pfeffer (1975) dans le Parc National de Taï et l'aspect phytosociologique de la composition en espèces d'une forêt ne sera donc pas considéré; le sujet ayant été intensivement débattu par Aubréville (1950), Mangenot (1955), Guillaumet (1967), Hall et Swaine (1981) et De Rouw (1991). Considérant uniquement les grands arbres, les informations portées par ces « mégaphanérophytes » paraissent pourtant aussi riches que celles contenues dans un échantillon complet de toute la végétation (*cf.* Hall et Swaine, 1976). Il suffit en effet d'adapter l'échelle d'étude à leurs dimensions, comme proposé pour une étude plus spécifiquement désignée à analyser ces effets (Van Rompaey, 1993). Selon cette étude et Huttel (1977), une surface de deux hectares suffirait pour

disposer d'une quantité de données suffisamment informative à l'égard de la composition en très grands arbres ($\varnothing \geq 70$ cm). Nous comparons ici les données obtenues sur les deux stations d'étude auparavant décrites (§ 4.1; figure 4.1), l'un représentant une faible pente de 2,4 % sur une longueur de 700 m, l'autre une relative forte pente de 8 % sur une longueur de 500 m. L'écart d'altitude entre les deux sommets atteint une vingtaine de mètres. Station A représente une forêt à mi-distance entre l'axe de drainage principal, l'Audrénisrou, affluent du fleuve Cavally, et la ligne de partage des eaux avec l'affluent voisin, le Saro. A la périphérie du bassin versant de l'Audrénisrou est localisée la station B.

5. 1. 1 Variations continues

Nous comparons leurs compositions en espèces arborescentes (voir Annexe 1) afin de dégager quelques grands traits de la répartition spatiale à l'intérieur d'un bassin versant. Guillaumet (1967), De Rouw *et al.* (1990) et Van Rompaey (1993) ayant exposé le gradient régional qui existe dans le Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire, essentiellement sous l'effet d'un gradient pluviométrique orienté NE-SW, et Huttel (1977), Vooren (1979) et Kahn (1993) le gradient « toposéquentiel » sous les effets du drainage et de l'hydraulique différentielle des sols (voir également § 4.4 et 5.2), nous examinons, sur la base du concept de continuité dans les gradients (cf. Whittaker, 1967), le gradient intermédiaire qui traduit l'effet de la « cuvette » dans un bassin de rivière.

Celui-ci est exprimé en variations d'altitude et de distance jusqu'à l'axe de drainage principal, se reflétant dans différents types de modélisé (cf. Rougerie, 1960 ; Fritsch, 1980) et une variabilité en disponibilité en eau à l'échelle d'un petit bassin versant d'un affluent d'ordre 2 d'un fleuve, occupant une surface qui se mesure en centaines d'hectares, et celui d'ordre 1 en dizaines de milliers d'hectares. Ces facteurs sont graduellement transposés par des facteurs de variation du climat (pluviométrie, ensoleillement, température) et du substrat géologique, qui deviennent dominant à l'échelle d'un grand bassin de fleuve comme le Cavally, couvrant des centaines de milliers d'hectares. Il n'est pas exclu que l'effet de la cuvette incorpore déjà une répartition pluviométrique différentielle due à l'exposition de certains versants aux vents dominants dans un bassin versant d'un affluent d'ordre 1 comme celui de l'Audrénisrou. Casenave *et al.* (1980) l'ont constaté dans la partie amont du bassin, toujours la mieux structurée et montrant les plus fortes variations en altitude. Tout dépend de l'échelle à laquelle la différence d'altitude provoque un effet orographique qui devient perceptible dans la répartition pluviométrique. La dissymétrie dans les formes des versants d'une interfluve, généralement constaté dans le Sud-Ouest (cf. Fritsch, 1980 ; Koli-Bi, 1984), traduisant probablement différentes intensités d'érosion par rapport à l'exposition d'un des deux versants aux vents dominants, pourrait éventuellement en être une indication. Le concept de E.P. Odum (1971) d'un bassin versant comme unité de base distinctive dans les études d'un écosystème et unité structurante dans l'organisation et l'aménagement des paysages par sa forte hiérarchisation atteindrait alors toute son ampleur.

Les données ici recueillies sur les variations en composition d'espèces ne peuvent cependant avoir qu'une valeur indicative; il aurait été préférable de disposer d'une série d'inventaires sur des toposéquences à distances variables d'un axe de drainage principal pour démontrer cet effet sur la répartition des espèces d'arbres. Nous signalons ici seulement les tendances actuellement observables dans les représentations de certaines espèces sur les deux stations et qui confirment les observations complémentaires faites dans le bassin de l'Audrénisrou, suivant différents itinéraires. Une vérification ultérieure plus systématique reste cependant nécessaire pour les confirmer.

Tableau 5.1 Classification des « préférences » des espèces d'arbres ≥ 35 m de haut pour deux stations d'étude A et B , de respectivement 7 et 6 ha . Station A est représentative pour un versant localisé à mi-distance entre la périphérie du bassin versant et l'axe principal de drainage, l'Audrénisrou. Station B est représentative pour un versant en périphérie du même bassin versant (voir fig. 4.1). Les espèces en apparence « indifférentes » sont encadrées.

Nom de l'espèce	Famille	Nbr. A	Nbr. B
<i>Parinari excelsa</i> subsp. <i>holsti</i> (Engl.) R.Grah.	Chrysobalanaceae	9	2
<i>Petersianthus macrocarpus</i> (P.Beaup.) Liben.	Lecythidaceae	8	4
<i>Oldfieldia africana</i> Benth. & Hook.f.	Euphorbiaceae	8	5
<i>Scottelia coriacea</i> A.Chev. ex Hutch.& Dalz.	Flacourtiaceae	7	3
<i>Scottelia chevalieri</i> Chipp.	Flacourtiaceae	6	3
<i>Nauclea diderrichii</i> (De Wild & Th.Dur) Merrill	Rubiaceae	5	3
<i>Parkia bicolor</i> A.Chev.	Mimosaceae	4	1
<i>Gymnostemon zaizou</i> Aubrév.& Pellegr.	Simaroubaceae	4	2
<i>Newtonia duparquetiana</i> (Baill.) Keay	Mimosaceae	2	2
<i>Sacoglottis gabonensis</i> (Baill.) Urb.	Humiriaceae	2	2
<i>Sterculia oblonga</i> Mast.	Sterculiaceae	2	2
<i>Piptadeniastrum africanum</i> (Hook.f.) Brenan	Mimosaceae	6	6
<i>Terminalia ivorensis</i> A.Chev.	Combretaceae	1	1
<i>Terminalia superba</i> Engl.& Diels	Combretaceae	1	1
<i>Entandrophragma angolense</i> (Welw.) D.C.	Meliaceae	1	3
<i>Newtonia aubrevillei</i> (Pellegr.) Keay	Mimosaceae	1	3
<i>Sterculia rhinopetala</i> K.Schum.	Sterculiaceae	1	3
<i>Lovoa trichilioides</i> Harms	Meliaceae	2	4
<i>Rhodognaphalon brevicuspe</i> (Sprague) Roberty	Bombacaceae	4	6
<i>Erythrophleum ivorense</i> A.Chev.	Caesalpiniaceae	4	8
<i>Klainedoxa gabonensis</i> Pierre ex Engl.	Irvingiaceae	1	6

L'annexe 1 énumère 108 espèces rencontrées. Malgré une surface plus importante, la station A compte moins d'espèces que la station B : 74 sur 7 ha contre 91 sur 6 ha, et le nombre moyen d'individus à l'hectare y est également moins important :

71 contre 75. On rencontre, en moyenne, dans A une nouvelle espèce tous les 7 arbres, tandis qu'en B tous les 5 arbres. Aussi bien la richesse spécifique en arbres, que la diversité en espèces paraît donc diminuer en allant du bord du bassin vers

Tableau 5.2 Classification des « préférences » des espèces d'arbres de 20 à 35 m de haut pour deux stations d'étude A et B, de respectivement 7 et 6 ha. Station A est représentative pour un versant localisé à mi-distance entre la périphérie du bassin versant et l'axe principal de drainage, l'Audréniusrou. Station B est représentative pour un versant en périphérie du même bassin versant (voir fig. 4.1). Les espèces « indifférentes » sont encadrées.

Nom de l'espèce	Famille	Nbr. A	Nbr. B
<i>Scytopetalum tieghemii</i> (A.Chev.) Hutch.& Dalz.	Scytopetalaceae	63	5
<i>Dialium aubrevillei</i> Pellegr.	Caesalpiniaceae	48	14
<i>Coula edulis</i> Baill.	Olacaceae	36	15
<i>Chrysophyllum taiense</i> Aubrév. & Pellegr.	Sapotaceae	48	34
<i>Uapaca corbisieri</i> De Wild.	Euphorbiaceae	15	4
<i>Maranthes aubrevillei</i> (Pellegr.) Prance	Chrysobalanaceae	9	1
<i>Dacryodes klaineana</i> (Pierre) H.J.Lam	Burseraceae	9	1
<i>Diospyros sanza-minika</i> A.Chev.	Ebenaceae	9	2
<i>Drypetes klainei</i> Pierre ex. Pax	Euphorbiaceae	5	1
<i>Phyllocosmus africanus</i> (Hook.f.) Klotzsch	Ixonanthaceae	5	2
<i>Pentadesma butyracea</i> Sabine	Guttiferae	4	1
<i>Vitex rivularis</i> Gürke	Verbenaceae	4	1
<i>Panda oleosa</i> Pierre	Pandaceae	4	3
<i>Uapaca guineensis</i> Muell. Arg.	Euphorbiaceae	4	3
<i>Beilschmiedia mannii</i> (Meisn.) Benth. & Hook.f.	Lauraceae	3	2
<i>Pentaclethra macrophylla</i> Benth.	Mimosaceae	3	2
<i>Manilkara obovata</i> J.H. Hemsley	Sapotaceae	1	1
<i>Memecylon lateriflorum</i> (G.Don) Bremek.	Melastomataceae	3	3
<i>Pycnanthus angolensis</i> (Welw.) Warb.	Myristicaceae	8	9
<i>Briya fasciculata</i> De Wild.	Annonaceae	1	3
<i>Trichoscypha arborea</i> (A.Chev.) A.Chev.	Anacardiaceae	5	9
<i>Erythroxylum mannii</i> Oliv.	Erythroxylaceae	3	8
<i>Keayodendron brideliooides</i> Léandri	Euphorbiaceae	0	5
<i>Lannea welwitchii</i> (Hiern) Engl.	Anacardiaceae	0	6
<i>Strombosia glaucescens</i> Engl.	Olacaceae	6	21
<i>Heritiera utilis</i> Sprague	Sterculiaceae	6	27
<i>Corynanthe pachyceras</i> K. Schum.	Rubiaceae	45	66
<i>Calpocalyx brevibracteatus</i> Pellegr.	Mimosaceae	2	27

l'intérieur, conformément aux tendances sur une toposéquence, explicitées dans Van Rompaey (1993). La diversité en espèces d'arbres est plutôt un attribut ayant trait à l'architecture et la dynamique de la forêt et nous en reparlerons dans les paragraphes suivants.

De l'inventaire des stations A et B nous résumons dans les tableaux 5.1 et 5.2 l'essentiel des différences observables chez des espèces à relative forte abondance. Afin de comparer des groupes d'espèces suffisamment homogènes, nous avons adopté le principe de l'existence de différentes classes selon les hauteurs atteintes par les espèces (cf. Vooren, 1979), ce qui correspond à une classification des arbres en différents types biologiques, c'est-à-dire les espèces d'une première grandeur, atteignant en général plus d'une bonne trentaine de mètres de haut, mégaphanérophyles ou émergents, et les espèces d'une deuxième grandeur culminant à moins de trente cinq mètres de haut. Il a été démontré que l'abondance relative de ces deux grands groupes d'arbres est significativement différente (Vooren, 1979).

Les « préférences » qui apparaissent dans une classification des espèces selon leurs abondances par station à distance variable de l'axe de drainage principal montrent une similitude avec des ordinations régionales et « toposéquentielles » effectuées par Van Rompaey (1993). Notamment les extrêmes dans les classifications paraissent significatives. La plus forte affinité de *Parnari excelsa*, *Scytopetalum tieghemii*, *Dialium aubrevillei* et *Coula edulis* pour des stations à proximité de l'axe de drainage semblent corroborer les ordinations de Van Rompaey en espèces de lieux « perhumides » et celles de *Klainedoxa gabonensis*, *Erythrophleum ivorensis*, *Corynanthe pachyceras* et *Calpocalyx brevibracteatus* en espèces de lieux périodiquement « secs ». Il reste cependant délicat de s'avancer dans des conclusions fermes sur la base d'un nombre de données limitées et la répartition spatiale des espèces à cette échelle est soumise à un grand nombre de facteurs : facultés de régénération végétative, mode de dispersion des graines, besoins en lumière dans différentes phases de vie, dépendance de mycorhizes.

5. 1. 2 Répartitions grégaires

Il est ainsi que peu d'explications ont encore pu être avancées à propos de la distribution de certaines espèces d'arbres de petites et moyennes dimensions en bouquets de très forte abondance que Aubréville (1938 : 126) compare avec « les taches sur une peau de panthère ». Ces distributions grégaires dans la répartition spatiale s'observent parmi des espèces représentées sur le tableau 5.2. Notamment *Scytopetalum tieghemii*, *Calpocalyx brevibracteatus*, *Coula edulis* et *Diospyros sanza-minika* montrent, à l'intérieur de leurs sites topographiques caractéristiques, une distribution grégaire en taches de répartition très locales dont les limites semblent aléatoires. Tout inventaire en lignes de prospection ou en parcelles à dimensions restreintes peut passer outre de tels groupements localisés. Il est ainsi qu'une espèce grégaire et caractéristique du sous-bois pour les sommets d'interfluve surélevés, *Chidlowia sanguinea*, n'apparaît que par un seul individu dans la station B, « en flanc de la cuvette », tandis qu'une tache de forte abondance

existait juste en dehors des limites de la parcelle. *Bussea occidentalis*, également absent de nos inventaires, est localement abondant sur des sites à proximité de l'Audrénisrou, donc plus « au fond de la cuvette ». Leurs modes de dispersion des graines par projection lors de la déhiscence des gousses et les facultés de régénération végétative chez certaines espèces, *e.g.* *Corynanthe pachyceras*, *Coula edulis* (voir § 6. 6. 3), probablement encore plus explicite chez les espèces du pénombre, ayant des difficultés à se régénérer par graines (*cf.* Baker, 1986), nous semblent fournir la meilleure explication pour ces phénomènes.

Une autre répartition qui s'observe plus clairement chez les arbres de la catégorie des émergents est celle provoquée par installation en chablis. Des petits groupes de 2 ou 3 exemplaires d'une même espèce et d'un même stade de développement s'observent couramment dans tous les sites topographiques. Directement liées à la formation des chablis par chute d'arbre, donc à la dynamique de renouvellement de la forêt, nous discuterons de leurs apparitions dans le paragraphe 6.6.

Il reste cependant difficile d'imaginer un mode d'échantillonnage qui peut faire face à ce genre d'apparitions aléatoires d'espèces localement très abondantes et toute méthode de classification ou d'ordination basée sur des données d'échantillons ne peut être qu'indicative. D'autre part, il serait vain de vouloir intégrer toutes les espèces dans une analyse des répartitions spatiales ; ce qui importe c'est de déceler les structures des espèces présentes dans des échantillons et de faire abstraction de celles absentes ou insuffisamment représentées. Il suffit de bien garder à l'esprit qu'un échantillon ne peut jamais trancher sur la composition d'une masse hétérogène. On voit par cette brève interprétation qu'il serait toutefois trop simpliste de considérer la répartition des espèces sur un versant ou dans un bassin de rivière comme si elle s'effectuait strictement en bandes zonales, parallèles aux courbes de niveau.

Dans la suite de ce chapitre, nous considérons les aspects de l'architecture et de la dynamique de croissance essentiellement par rapport aux changements qui s'observent sur une toposéquence et notamment pour les sites topographiques les plus caractéristiques qui portent des forêts à caractères bien différents : sommet, milieu du versant et vallée. La variation dans la composition en espèces sera discutée plus en détail dans la suite pour la parcelle B ; la parcelle A ayant fait l'objet d'une analyse ultérieure (Vooren, 1979).

5. 2 Architecture de trois types de forêts

La mise en évidence d'une organisation dans la répartition spatiale des différents éléments végétaux est à la base de nombreuses études phisyonomiques qui ont été conduites sur les forêts tropicales (cf. Richards *et al.*, 1940) et qui, par la suite, ont été concentrées sur les aspects « structuraux » (cf. Rollet, 1968; 1974) avant de s'orienter plus couramment sur les caractéristiques « architecturales » (cf. Oldeman, 1974a; 1990; Hallé *et al.*, 1978; 1983). La reproduction de l'agencement dans l'espace des végétaux sous forme de dessins et clichés photographiques en constitue un des principaux outils qui ont été développés dès les premiers contacts avec ce milieu, doté d'une extrême richesse de formes.

Les illustrations qui accompagnaient les premiers récits des naturalistes explorateurs découvrant la grandeur et luxuriance des forêts tropicales témoignent encore des impressions envoûtantes que leur infligeait ce monde inconnu (voir par exemple les reproductions de quelques sublimes gravures de la forêt amazonienne dans Jacobs, 1988). Avec la démythification de ce milieu végétal, les œuvres inspirés ont peu à peu fait place à des dessins plus analytiques, représentant la végétation sous forme de profils structuraux ou architecturaux. Leur emploi s'est perfectionné au fur et à mesure et les relevés de terrain se sont plus ou moins normalisés, sans toutefois être standardisés. Richards *et al.* (1940), Rollet (1968 ; 1974) et Oldeman (1974a; 1990) présentent un aperçu de l'évolution des méthodes et interprétations de tels levés, dont la représentativité soulève cependant encore des questions, notamment sur leur valeur biométrique* (cf. Hallé *et al.*, 1983).

Nous avons employé cette méthode de description de l'architecture des forêts dans la Forêt de Tai essentiellement pour montrer les caractéristiques de la végétation forestière telles qu'elles se présentent dans trois différents sites topographiques: sommet, milieu-de-pente et bas-fond. Les grands traits des changements « toposéquentiels » ont été décrits dans les paragraphes précédents; ici, leur influence est démontré dans l'architecture édifiée par la forêt.

5. 2. 1 Méthodes et techniques

Méthodes

Les notions et méthodes qui ont été employées pour l'étude de l'architecture de la forêt sont essentiellement celles décrites par Oldeman (1974a) et Hallé *et al.* (1978). Les techniques de relevé, c'est-à-dire le choix de l'emplacement des parcelles, la surface étudiée et les prises de mesure, ont été améliorées ou adaptées aux particularités de la Forêt de Tai. Ces modifications sont plus amplement décrites dans la suite de ce paragraphe. Nous traiterons de leur représentativité dans la discussion finale.

Quant à l'approche méthodologique, nous avons distingué au sein de la végétation forestière trois différents ensembles d'arbres selon l'état de leur développement. Conformément aux critères de Oldeman (1974a), nous avons réuni les « jeunes »

arbres qui n'ont pas encore atteint leur place d'avenir et n'ont réussi à occuper qu'un volume rigoureusement vital dans un « ensemble d'avenir ». Les arbres « adultes », qui ont atteint leur expansion maximale et exploitent au présent un maximum de volume accaparé, constituent « l'ensemble du présent ». Les arbres dépourvus, ou ceux qui sont arrivés au terme de leur vie et qui n'ont dès lors plus de potentialités pour exploiter efficacement le volume qu'ils se sont octroyés dans le passé, « l'ensemble du passé ». On introduit ainsi l'aspect important de la dynamique de croissance dans une étude de la physionomie de la forêt, ainsi que le préconisait Newman (1954) dans son commentaire sur une approche de Richards (1952), considérée comme peu dynamique. Suivant les remarques pertinentes de Newman et la méthode suivie et élaborée par Oldeman, la stratification de la forêt n'est définie que par les arbres du présent, qu'on peut regrouper d'après la hauteur de leurs cimes en différents paliers d'épanouissement de feuillages, qui forment avec leurs axes de support les « ensembles structuraux ». Ce sont donc les arbres du présent, concentrés à des niveaux énergétiques bien déterminés, mais sans pour autant y représenter les seuls occupants du volume végétal, qui constituent l'ossature architecturale de l'édifice forêt. C'est dans ce canevas « sylvimétrique »* que tous les autres éléments végétaux trouvent leur place.

En forêt, on peut s'appuyer sur différents critères pour distinguer les arbres jeunes des arbres adultes et les arbres dépourvus des arbres en apparence vigoureux. Un observateur averti, qui en outre possède une bonne connaissance des espèces locales, de leurs stades de croissance et de leurs dimensions au stade adulte, n'aura, en général, que peu de difficultés pour classer les sujets dans leur ensemble correspondant. Les cas ambigus se limitent aux espèces arborescentes peu ou faiblement représentées dans la région et aux arbres qui se trouvent dans un stade de développement intermédiaire. Dans ce dernier cas, on peut s'appuyer, soit sur l'architecture de l'arbre avec son modèle de croissance et l'édification de ses réitérations (décris par Oldeman, 1974a; 1990; Hallé *et al.*, 1978; Torquebiau, 1979; Castro e Santos, 1980; Edelin, 1984, cité dans Oldeman, 1990; etc.), soit sur une bonne connaissance des aspects moins saillants, mais intimement liés aux stades de développement de l'arbre, comme par exemple les caractères juvéniles des écorces (*cf.* Rollet, 1980; 1982), des feuilles et des branches (flores diverses), stades de développement des contreforts, racines-échasses et pneumatophores, présence des épiphytes, lichens, mousses, épiphyllles, etc. (*cf.* Kahn, 1983). Aucun de ces critères n'est à lui seul dépourvu d'ambiguïté (voir p. ex. Oldeman, 1974a : 96), mais la combinaison de plusieurs permet souvent d'expliquer le cas. Nous approfondissons les critères de « vieillissement » dans les chapitres 7 et 8.

Afin d'exposer d'une manière satisfaisante les caractéristiques architecturales de la Forêt de Taï, nous avons localisé nos relevés dans des positions topographiques éminentes: sommet de colline, milieu de pente et vallée, du versant étudié et auparavant décrit (voir § 4.1). La sélection de l'emplacement des relevés a été effectuée selon la constitution de la forêt sur place et notamment d'après l'homogénéité dans la disposition verticale et horizontale des éléments végétaux. Les endroits touchés par des chablis récents ou anciens ont été écartés. Il va de soi qu'une telle sélection d'emplacements n'aurait pu être réalisée sans connaissance

préalable, d'une part de la variabilité « toposéquentielle » qui règne dans la Forêt de Taï et, d'autre part, des différents stades de développement de la forêt après chablis (*cf.* Vooren, 1979). Une certaine familiarité avec le milieu est donc requise pour pouvoir reconnaître les sites qui présentent les caractéristiques recherchées. Dans la sélection des sites en forêt on confirme donc quelque part les idées reçues au cours des séjours précédents et les notions acquises sur le développement et l'épanouissement des composantes végétales.

L'emplacement des relevés exprime cependant un compromis entre les deux principales variables, c'est-à-dire la représentativité d'un site dans la séquence topographique et la constitution plus ou moins régulièrement structurée de la forêt sur place. C'est ainsi que dans la partie supérieure de la pente nous avons retenu un site en position « haut-de-pente » au lieu d'effectuer un relevé au plateau sommital où l'architecture de la forêt s'avérait beaucoup moins élaborée à cause d'un sol induré à faible profondeur et, en partie, par reconstitution après une ancienne mise en culture (voir § 4.1.1). Ce relevé comporte cependant quelques traces d'anciens chablis, témoins d'une dynamique forestière particulièrement prononcée sur ce site (*cf.* l'interprétation dans Oldeman, 1990: 276 -277). Pour des raisons comparables, notamment la particularité des conditions édaphiques, nous avons d'emblée écarté les sites à sols hydromorphes dans le bas-fond marécageux ou inondé.

Les relevés de terrain ne peuvent s'étendre à des surfaces importantes sans omission des détails essentiels pour l'analyse et sans introduction d'une hétérogénéité déconcertante qui est inhérente à la répartition kaléidoscopique des différents stades de développement de la forêt après chablis. Comme pour tout autre relevé phyto-écologique, l'aire optimale doit satisfaire aux exigences de l'acquisition d'un maximum d'information avec un minimum d'hétérogénéité. Il est à souligner que la surface unitaire de relevé peut varier d'une forêt à une autre, voire d'un site à un autre, quand le milieu est très diversifié, sans que cela nuise à leur comparaison. C'est ainsi que Austin *et al.* (1972) recommandent l'utilisation de parcelles de 40 x 20 m pour des études écologiques de la forêt de Brunei, dimensions également retenues par Webb *et al.* (1972) dans la forêt subtropicale en Australie et que Oldeman ait effectué des relevés de 30 x 20 m en Guyane et de 30 x 10 m en Harvard Forest (*cf.* Hallé *et al.*, 1978). Nous retenons, après un nombre d'essais préliminaires, des surfaces de 35 x 20 m comme les plus convenables pour bien cadrer l'architecture de la Forêt de Taï.

Techniques

Les parcelles de 35 x 20 m ont été subdivisées en rectangles de 10 x 20 m et 15 x 20 m, matérialisés par des piquets en bois et des ficelles. Chaque arbre se situant à l'intérieur des surfaces délimitées et dépassant 10 m de haut a été numéroté, déterminé et mesuré.

Dans la plupart des cas, les arbres ont été déterminés sur pied, c'est-à-dire selon leurs caractères forestiers: port, écorce, contreforts ou racines-échasses, couleur et odeur de la tranche de bois, présence d'exsudats, et des caractères botaniques: forme et disposition des feuilles, rugosité de leur surface, épaisseur, nervures,

pilosité, présence de points translucides, glandes, fleurs et fruits. Ces critères simples suffisaient en général pour déterminer l'arbre jusqu'au niveau de l'espèce à l'aide des flores et ouvrages botaniques disponibles, notamment Hutchinson et Dalziel (1954), Aubréville (1959), Voorhoeve (1979). En cas de doute, les échantillons botaniques ont été comparés avec les spécimens conservés dans l'Herbier de l'ORSTOM à Adiopodoumé et MM. Ch. De Namur et H. Gnésio Téhé ont eu la bienveillance de vérifier un grand nombre de déterminations en herbier ou sur le terrain.

Quelques déterminations sont cependant restées ambiguës. Deux espèces du genre *Trichoscypha* de la famille des Anacardiacées, *T. arborea* A.Chev. et *T. oba* Aubrév.&Pellegr. sont faciles à confondre hors saison de floraison et fructification. C'est finalement selon la couleur de la tranche de bois, légèrement plus rosé et produisant peu d'exsudats perlants pour *T. oba*, que nous avons pu constater la prédominance de *T. arborea* dans les parcelles étudiées et, plus en général, dans tout le bassin versant de l'Audrénisrou. Un certain doute continue également à exister à propos de la reconnaissance de deux espèces du genre *Diospyros* de la famille des Ebénacées, *D. manni* Hiern. et *D. ivorensis* Aubrév.& Pellegr. Ces petits arbres ont été décrits comme deux espèces différentes par Aubréville (1959), tandis que White (1978) les traite dans la révision du genre comme une seule espèce *D. manni* Hiern. Les caractères bien différents des feuilles et fruits font pourtant penser à l'existence de plusieurs types, voire différentes espèces, dans la Forêt de Tai, telle que décrites par Aubréville (Ch. De Namur, comm. pers.). Une particularité est ensuite à signaler pour l'espèce *Calpocalyx brevibracteatus* Harms, Mimosacées, qui présente des feuilles bipennées avec une seule paire de pinnules opposées, tandis que Voorhoeve (1979) décrit cette espèce comme ayant deux paires de pinnules opposées. Nous nous sommes conformés aux descriptions de Aubréville dans ces cas précis.

Les espèces arborescentes d'une hauteur inférieur à 10 m , les arbustes, lianes et épiphytes ont été prises en compte, mais d'une manière moins exhaustive et ne figurent pas systématiquement sur les profils dessinés, ni dans les descriptions ci-après. Les strates arbustives s'avèrent en général peu denses dans cette vieille forêt et n'empêchent pas la vue sur les arbres. L'écran de feuillages denses du « sous-bois », composé d'arbres de 10 à 25 m de hauteur s'avère par contre beaucoup plus gênant pour l'observation des arbres de tailles supérieures et ce n'est qu'en se déplaçant qu'on arrive à cumuler suffisamment d'observations partielles pour composer une image complète de chaque grand arbre. Les croquis de terrain ont été complétés par des mesures des points saillants de l'arbre: hauteur du point d'insertion des contreforts ou racines-échasses, extension de ces supports, circonférence du tronc, hauteurs des irrégularités du tronc et des cicatrices des branches, hauteur des branches majeures et fourches, hauteur de la cime et périmètre des feuillages.

Pour la mesure des hauteurs, difficile à réaliser dans une forêt dense avec des dendromètres classiques (Blume-Leiss®, Suunto®) par nécessité de visé simultanée du pied et du sommet de l'arbre avec un recul de 40 ou 50 m, nous

avons utilisé un dispositif nouveau. Un ballon en caoutchouc de 30 grammes, gonflable à l'hydrogène jusqu'à 80 cm de diamètre, couramment utilisé pour l'ascension des sondes météorologiques, a été rattaché à un Topofil-Chaix®, boîtier contenant une bobine et un compteur de fil pour mesurer les distances parcourues. Ce dispositif s'avère très habile pour effectuer des mesures précises, à condition que l'atmosphère soit calme, ce qui est généralement le cas en forêt tropicale en début et en fin de journée hors saison orageuse. Il suffit de repérer auprès du tronc de l'arbre à mesurer une petite trouée dans les feuillages qui permet de guider le ballon, d'un gonflage réduite à 30 cm de diamètre pour restreindre sa fragilité et améliorer sa maniabilité, jusqu'au sommet. Les arrêts intermédiaires lors de l'ascension du ballon permettent d'effectuer une série de mesures d'autres points saillants de l'arbre. Au bout de chaque étape, l'observateur s'éloigne pour vérifier à distance la position du ballon, si nécessaire à l'aide de jumelles, avant de procéder à la lecture du compteur Topofil. Le boîtier restant au pied de l'arbre, calibré pour la longueur de fil nécessaire à la fixation du ballon, aucune correction de mesures n'est nécessaire. En rapport avec la précision requise pour nos observations, nous avons arrondi les mesures au mètre près. La meilleure précision obtenue par mesures répétées était de \pm 50 cm sur 50 m de hauteur, selon la précision de positionnement du ballon auprès du point culminant de l'arbre et la visé à distance.

Ce dispositif s'avère également utile pour déterminer la projection au sol des extrémités des couronnes des arbres. Les difficultés pour déterminer avec précision une projection à la verticale de l'étendue latérale des feuillages, signalées par Oldeman (1974a), ont ainsi pu être surmontées en utilisant ce « fil à plomb » ascendant. Le périmètre de la projection peut ensuite être tracé au sol avec du sable fin afin de faciliter sa cartographie. Le repérage du positionnement des bases des troncs avec l'extension des contreforts et racines traçantes, ainsi que les bois morts couchés au sol et les dépressions du terrain, ont été fait à l'aide d'un quadrillage des parcelles de 5 x 5 m. L'utilisation de jalons hypsométriques et un double prisme de visé à angles droits permet d'obtenir une délimitation précise des parcelles et sous-parcelles.

Les circonférences des troncs ont été mesurées à la hauteur de référence de 1,3 m au dessus du sol coté amont de l'arbre, ou au-dessus des contreforts ou racines-échasses, par ceinturage avec un ruban de 10 m de long en fibre de verre (eslon), gradué en centimètres.

5. 2. 2 La forêt en haut de versant

L'architecture de la forêt dans la parcelle haut-de-pente, représentée sur le profil (figure 5.1), est caractéristique pour une « phase de sénescence ». Lors de cette phase de déclin graduel, les très grands arbres ou « émergents », qui ont longtemps régi l'architecture végétale avec leurs immenses dômes de feuillages s'élevant comme des promontoires au-dessus de la mer, perdent graduellement leur statut dominateur par dégradation lente de leurs cimes. Ce fractionnement du couvert

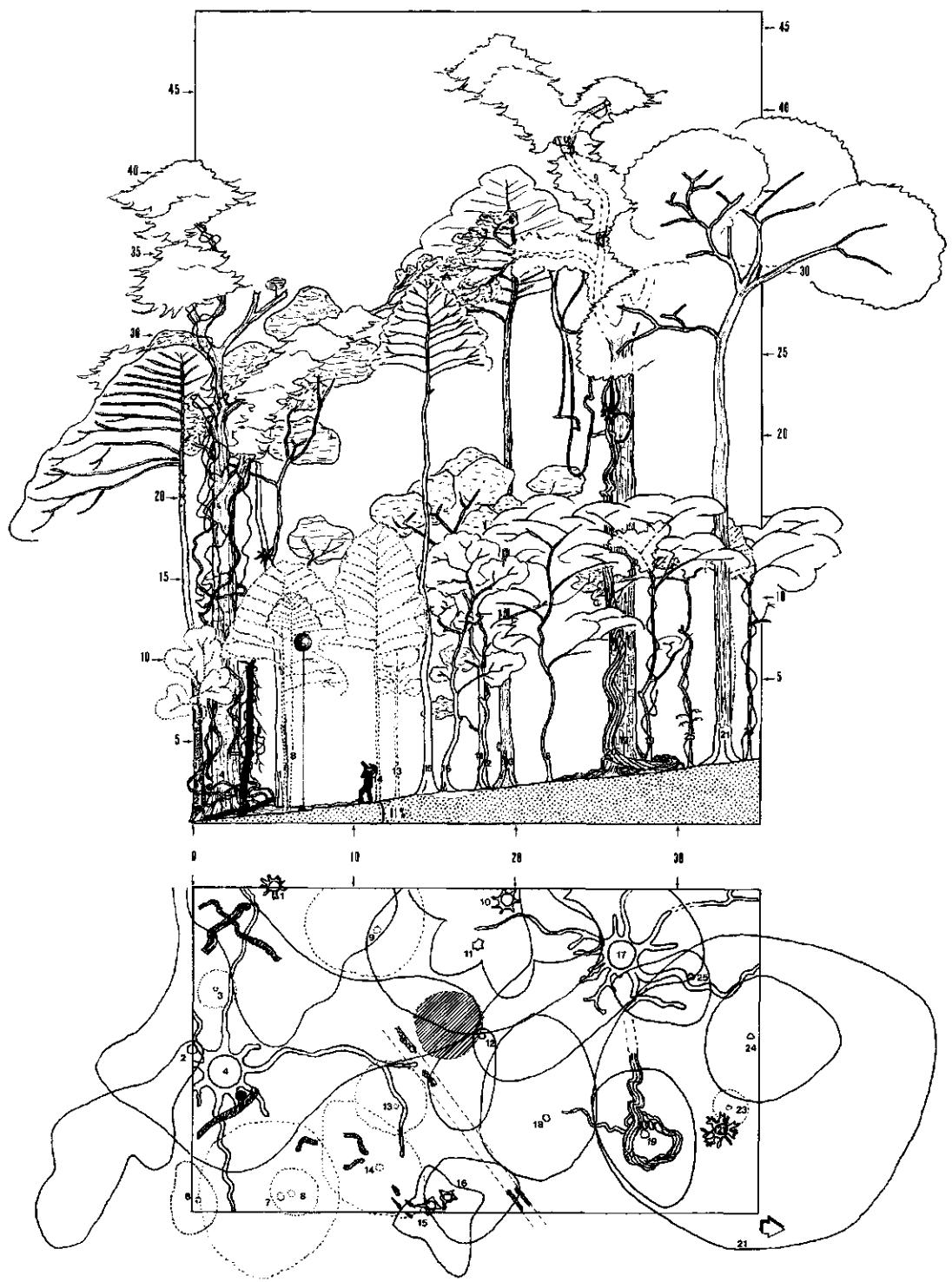


Figure 5.1 Profil architectural et plan d'une parcelle en position topographique haut-de-pente.

suprême et démembrément progressif de sa charpente avec chutes répétitives de grands axes provoquent un remaniement dans tout l'édifice. En apportant une augmentation graduelle de la lumière aux niveaux inférieurs, le démantèlement d'un dôme induit une activation des composantes en bas. Ce processus de remaniement et de rajeunissement est bien typique du mode de réajustement continu et discret dans cette forêt (cf. Vooren, 1985 ; 1986 et chapitre 6). Caractérisé par le rapport de simultanéité entre le déclin graduel des éléments vieillis par atrophie et les apparitions concomitantes des structures nouvelles, hypertrophiées en lumière et matières organiques, ce processus s'initie en haut du profil avec l'édification de réitations « traumatiques » dans la cime de l'arbre dépérissant (cf. Oldeman, 1974a), se propage vers le bas par impulsions de plus en plus fortes avec des chutes répétées de bois et représente alors plus qu'une sénescence : c'est une véritable restructuration de tout l'édifice qui s'accomplice. La parcelle a été retenue pour la magnifique expression de cette « phase de réorganisation » progressive (cf. Bormann et Likens, 1979 ; Oldeman, 1990: 186).

Aspects édaphiques

La position topographique « haut-de-pente », définie comme la zone sous la rupture de pente limitant le plateau sommital ou la crête arrondie, est caractérisée pour la toposéquence ou catena décrit (voir § 4. 4) par un « Acrisol ferrique et humique à phase graveleuse et pétrique » selon la classification UNESCO-FAO (cf. Van Kekem, 1984).

Fritsch (1980) indique, selon le système de classification CPCS, un sol rouge gravillonnaire en position haut-de-pente et précise (comm. pers.) qu'il s'agit ici d'un « sol ferrallitique, fortement désaturé, remanié modal, sur migmatites ». Un ensemble graveleux est présent dès la surface du sol, épais de 95 cm, avec un emballage rouge argileux, sus-jacent à un ensemble argileux épais « structichrome » (cf. Chatelin, 1976). La présence de gros blocs de cuirasse à la surface du sol est à noter, ainsi que la présence aléatoire de gros blocs de granite. Ce sol est acide et le pH, de l'ordre de 4 à 5, s'accroît légèrement avec la profondeur. La fraction argileuse, qui varie de 25 % dans l'ensemble altéritique à 48 % dans l'ensemble gravillonnaire, comprend essentiellement de la kaolinite, ainsi que de faibles quantités de quartz et d'illites. Les réserves organiques sont essentiellement limitées au volume humifère, occupant les premiers 10 cm du profil édaphique. Ce sol présente en outre une bonne texture, une bonne structure de la terre fine et un bon drainage interne à prédominance verticale, devenant moyen dans l'ensemble structichrome. Fritsch (1980) signale également une bonne capacité de rétention en eau avec un bon degré d'humectation pour l'ensemble du profil, même en saison sèche. Ce sol ne manque donc pas d'eau, mais par la forte proportion de gravillons et la teneur élevée en argile avec un volume poral qui retient une grande quantité d'eau par capillarité font qu'il n'y a que peu d'eau utile pour les végétaux (Fritsch ; Van Kekem, comm. pers.). Ce sol peut donc être considéré comme physiologiquement « sec » par périodes.

Toujours selon Fritsch (1980), l'enracinement se caractérise par l'extension d'un système racinaire horizontal, puis vertical, issu d'un pivot très réduit de 60 cm de

longueur. Les racines de plus gros diamètres (< 30 cm), horizontales, sont soit traçantes (parfois sur plus de 15 m de long, voir plan figure 5.2), soit localisées à faible profondeur. A partir de ces racines principales se développe un deuxième système racinaire de plus petit diamètre (< 3 cm) à orientation verticale. Dans l'ensemble gravillonnaire, ses racines plus petites sont parfois aplatis et présentent toujours un contour très tortueux (voir également § 4.4.1).

Aspects floristiques

De par cette « sécheresse édaphique » relative dans les positions hautes du modèle, la végétation arborescente comprend un nombre d'espèces considérées typiques pour les forêts semi-décidues (cf. Mangenot, 1955 ; Aubréville, 1957/58 ; 1959 ; Voorhoeve, 1979). Sur les collines dans la Forêt de Taï, nous avons fréquemment rencontré les grands arbres des espèces *Nesogordonia papaverifera*, *Sterculia rhinopetala*, *S. oblonga*, *Triplochiton scleroxylon* (Sterculiacées), *Milicia (ex-Chlorophora) excelsa* (Moracées), *Balanites wilsoniana* (Simaroubacées) et *Aningeria robusta* (Sapotacées).

Parmi les arbres de petits et moyens grandeurs, Huttel (1977) note pour les sites topographiques « sommet » et « haut-de-pente » une préférence marquée des espèces *Diospyros canaliculata*, *D. mannii* (Ebénacées), *Funtumia elastica* (Sapotacées), *Erythroxylum mannii* (Erythroxylacées), *Octoknema borealis* (Octoknematacées), *Strombosia glaucescens* (Olacacées). Pour les espèces préférentielles de plus fortes dimensions nous pouvons en outre noter : *Erythrophleum ivorense* (Césalpiniacées), *Entandrophragma utile* (Méliacées) et *Keayodendron bridelioides* (Euphorbiacées).

La liste floristique (tableau 5.3) montre la présence de ces espèces « typiques » dans le relevé en haut de pente, où, en tout, 16 espèces arborescentes font leur apparition, réparties en 13 familles. La composition floristique des ensembles arborescents représente un échantillon fidèle des tendances marquées de la répartition des espèces selon le modèle, riche dans les positions hautes en essences forestières recherchées pour la qualité de leur bois. Les deux grands Sipo, l'Aniegé blanc et l'Ilomba sont des essences couramment exploitées, l'Oboto et le Longhi, complétant l'ensemble structural I, sont reconnus comme essences à valeur potentielle.

Seule surprise « de taille » dans ce relevé est la présence d'un grand arbre de 38 m de haut et 62 cm de diamètre (no. 10 sur le profil), au port caractéristique d'une Annonacée, dont tous les caractères botaniques concordent avec *Briya fasciculata* De Wild., ultérieurement *Piptostigma fasciculatum* (De Wild.) Paiva, décrit comme petit arbre (\varnothing max. 25 cm) du sous-bois (cf. Aubréville, 1959 : T-1, p. 124) ou, tout au plus, comme arbre de moyen grandeur au Ghana (cf. Hall et Swaine, 1981 : 263). Cet exemplaire défie largement toutes ces descriptions et démontre, une fois de plus, la plasticité de l'expression du génotype sous des conditions environnementales favorables.

Tableau 5.3 Composition floristique des ensembles structuraux représentés sur le profil architectural de la forêt en haut de la pente (voir figure 5.1).

No. profil	nom de l'espèce et famille	nom ATIBT ¹	modèle de croissance
ARBRES DU PRESENT			
<u>Ensemble structural I</u>			
1	<i>Chrysophyllum taïense</i> Aubrév.&Pellegr. Sapotacées	Longhi	AUBREVILLE
2	<i>Pycnanthus angolensis</i> (Welw.) Warb. Myristicacées	Ilomba	MASSART
10	<i>Piptostigma fasciculatum</i> (De Wild.) Paiva Annonacées	-	?
15	<i>Mammea africana</i> Sabine Guttifères	Oboto	RAUH
21	<i>Aningeria robusta</i> (A.Chev.) Aubrév.& Sapotacées Pellegr.	Aniegré blanc	?
<u>Ensemble structural II</u>			
11	<i>Corynanthe pachyceras</i> K.Schum. Rubiacées	-	MASSART
12	<i>Memecylon lateriflorum</i> (G.Don) Brem. Melastomatacées	-	?
16	<i>Panda oleosa</i> Pierre Pandacées	-	COOK
18, 19, 24	<i>Trichoscypha arborea</i> A.Chev. Anacardiacées	-	?
25	<i>Mareya micrantha</i> (Benth.) Muell.&Arg. Euphorbiacées	-	?
ARBRES D'AVENIR			
3	<i>Trichoscypha arborea</i> A.Chev. Anacardiacées	-	?
6	<i>Lychnodiscus dananensis</i> Aubrév.& Sapindacées Pellegr.	-	?
7, 14	<i>Coula edulis</i> Baill. Olacacées	Coula	ROUX
8, 23	<i>Keayodendron brideliioides</i> (Mildbr. ex Hutch.&Dalz.) Léandri Euphorbiacées	-	?
9	<i>Strombosia glaucescens</i> Engl. Olacacées	Afina	ROUX
13	<i>Diospyros mannii</i> Hiern. Ebénacées	-	MASSART
ARBRES DU PASSE			
4, 17	<i>Entandrophragma utile</i> (Dawe & Méliacées Sprague) Sprague	Sipo	RAUH
5	tronc mort non déterminé	-	?
LIANES			
20	<i>Combretum sp.</i> Combrétacées	-	?

¹ ATIBT : Association Technique Internationale des Bois Tropicaux

Parmi les arbres d'avenir, la présence de *Keayodendron brideliooides*, Euphorbiacées, est à signaler comme espèce faisant une apparition remarquable dans le recrutement de la forêt sur les sites de sommet et haut-de-pente, où peu d'exemplaires ont actuellement atteint une dimension adulte, culminant à 30 m. Cette espèce est curieusement absente dans tous les relevés floristiques effectués auparavant dans la Forêt de Taï, mais a pourtant été décrite par Aubréville (1959) comme « assez fréquente dans les bassins du Sassandra et du Cavally ». La tranche du bois est toutefois caractéristique ainsi que l'endocarpe du fruit à six arêtes latérales. Après identification correcte dans nos relevés, elle paraissait en effet assez fréquente, surtout sur les crêtes dans le secteur nord du Parc où les exemplaires atteignent de plus fortes diamètres (> 70 cm, voir Appendix 1 dans Van Rompaey, 1993). Autre espèce remarquable est *Lychnodiscus dananensis*, petit arbre endémique de la famille des Sapindacées, qui peut localement dominer dans le sous-bois pour constituer de véritables peuplements de 15 m de haut sous lesquels peu d'autres espèces survivent. Un tel peuplement existe à une soixantaine de mètres plus en amont sur le sommet de l'interfluve du Saro et de l'Audrénisrou, localisé juste en dehors de la partie du versant étudiée ici.

Parmi les différentes espèces de lianes qui couvrent avec leurs feuillages les deux grands *Entandrophragma* dépérissants (nos. 4 et 17 sur le profil), on peut noter la présence de *Strychnos aculeata*, Loganiacées, à gauche sur le profil et un immense *Combretum sp.* (cf. *homaliooides* Hutch.& Dalziel), Combrétacées, à droite (no. 20), dont le boucle au sol émet des ramifications souterraines sur une vingtaine de mètres, reliant les deux arbres (cf. Caballé, 1977). Une fougère épiphyte du genre *Nephrolepis* est représentée sur les branches de l'arbre *Chrysophyllum taiense* (no. 1), espèce arborescente ubiquiste en positions hautes du modelé dans ce secteur de la Forêt de Taï (Vooren, 1979).

Aspects architecturaux

La dégradation lente des deux grands *Entandrophragma utile*, qui déterminent l'architecture en phase de réorganisation de cette parcelle de forêt, et autour desquels le profil a par conséquent été élaboré, a provoqué un nombre de chutes de branches majeures, dont les restes gisent au sol en différents stades de décomposition. D'autres troncs morts couchés témoignent d'événements précédents, ainsi qu'une dépression dans le sol d'un diamètre de 10 m, indiquée en hachuré au milieu du plan, qui représente un cratère de déracinement, fort ancien (> 30 ans). Toutes ces traces de l'historique de la parcelle peuvent être mises en relation avec l'expression architecturale actuelle de la forêt, comme l'inflétrissement des troncs d'arbres, la présence au sol d'un grand boucle de liane et la présence de deux grands arbres conspécifiques, espacés de seulement 20 mètres. Il serait tentant de se laisser emporter dans une analyse historique de la parcelle qui expliquerait la présence et la physionomie des éléments végétaux selon les chablis et chutes de branches successives, mais leur datation reste imprécise et l'interprétation serait par conséquent spéculative. L'étude architecturale n'a pas été désignée pour cela et nous consacrons plus d'attention à ces marques de l'histoire dans le chapitre 6.

L'analyse de la variation architecturale au niveau d'une série de parcelles de forêt, établie en fonction de la topographie, a été notre objectif. Or, on observe dans l'architecture de cette forêt en haut du modèle l'expression de deux ensembles arborescents nettement différenciés, dont l'essentiel des feuillages se situe approximativement entre 25 et 40 m de haut, d'une part, et entre 10 et 15 m de haut, d'autre part. L'extension verticale de la matrice végétale est ici réduite par le déclin des plus grands arbres dont les feuillages restantes, disposées en touffes étoilées, se limitent à deux branches latérales encore intactes qui se touchent au milieu de la parcelle (au-dessus de la zone hachurée sur le plan). Les moignons des autres ramifications mortes sont drapés de feuillages de lianes, prolongeant ainsi leur fonctionnalité comme axes porteurs. La hauteur totale a cependant dû atteindre une cinquantaine de mètres auparavant, si l'on tient compte de la hauteur de la première grande fourche de l'*Entandrophragma*, à droite sur le profil, qui atteint 26 m. Une hauteur autour de 55 m est normalement atteinte par la forêt en position haut-de-pente et représente le maximum courant (plus exceptionnellement 60 m) dans l'extension verticale de la matrice végétale à Tai.

L'ensemble d'avenir se concentre au pourtour de l'*Entandrophragma* à gauche dont la dégradation semble plus récente au vu des restes de grosses branches gisant au sol, déjà décomposées dans le cas du spécimen à droite sur le profil où l'ensemble structural II s'est entre temps reconstitué. En tenant compte de la vitesse de décomposition du bois mort (voir § 6. 3), un décalage d'une dizaine d'années existe entre la dégradation de ces deux arbres conspécifiques et donc dans la reconstitution du second ensemble arborescent. Compte tenu des âges plusieurs fois séculaires que ces géants de la forêt peuvent atteindre (*cf.* Redhead et Taylor, 1970; Mariaux, 1981), nous les considérons toutefois en parfaite harmonie dans leurs phases de développement et la supposition qu'ils faisaient partie de la même cohorte de plantules installée autrefois dans le même chablis devient vraisemblable (voir § 6.7.2).

Un troisième ensemble structural, arbustif et plus clairsemé, est présent sur la parcelle, mais n'a pas été représenté sur le profil, car moins de 10 m de haut. Une prédominance des espèces du genre *Diospyros* peut être notée.

5. 2. 3 La forêt en milieu de versant

Une complication supplémentaire dans l'analyse architecturale de la forêt localisée à mi-chemin entre la crête et la vallée se produit par les irrégularités locales dans le relief du terrain. C'est ici que les eaux de ruissellement, parcourant la surface du sol lors de grosses averses, se concentrent en rigoles d'érosion qui creusent le sol. Ces dénivelées de quelques mètres seulement influencent fortement l'architecture des ensembles arborescents moyens et bas, comme nous le verrons par la suite, mais ne se reflètent pas dans l'architecture des arbres de l'ensemble arborescent supérieur. Ceci n'est pas étonnant quand on observe l'importance de la portée de leurs cimes hémisphériques qui peuvent coiffer une cinquantaine de mètres. Ce gigantisme entraîne une autre difficulté, d'ordre technique celle-ci: leurs dimensions sont telles, qu'il devient impossible d'en faire figurer plusieurs dans

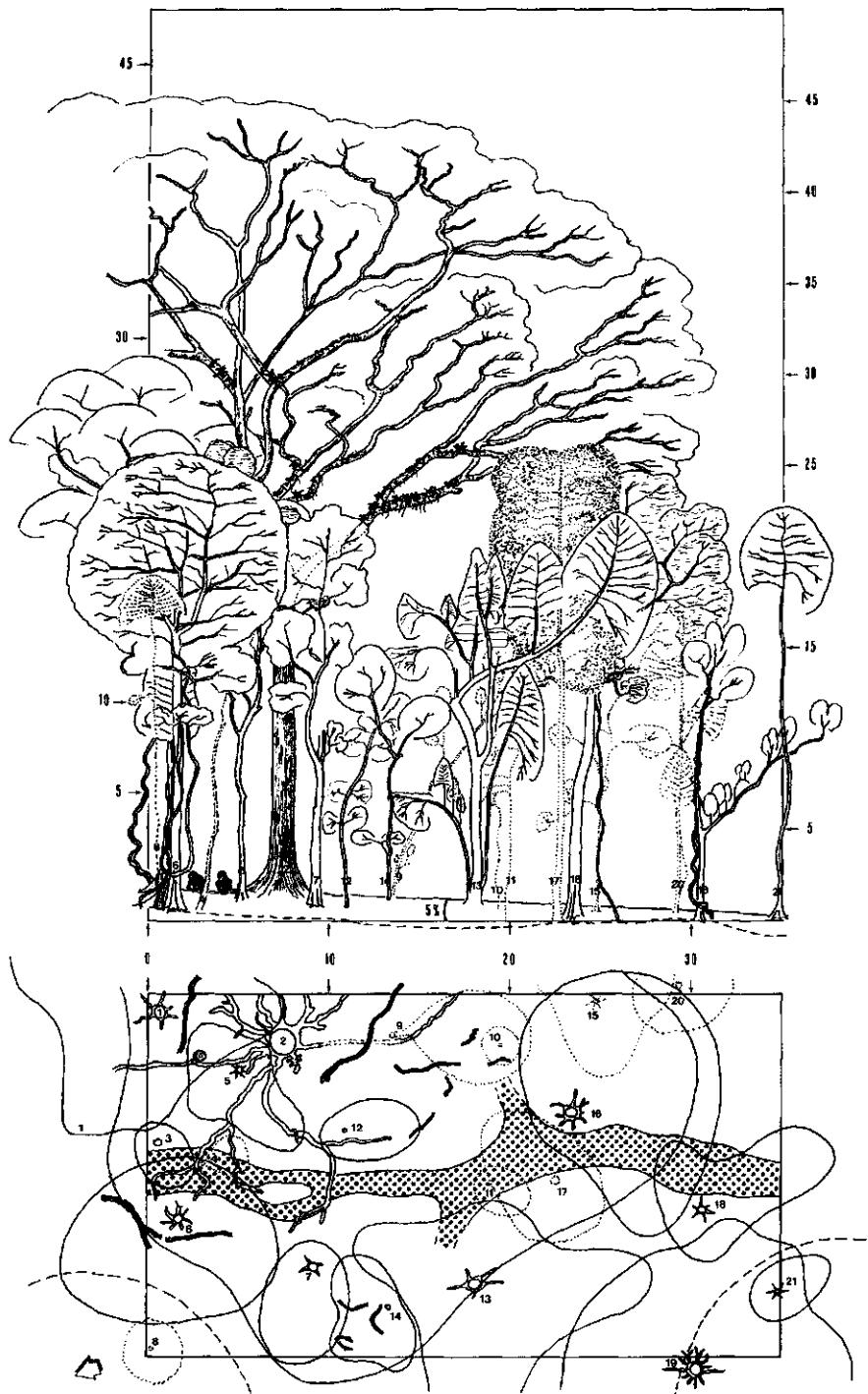


Figure 5.2 Profil architectural et plan d'une parcelle en position topographique milieu-de-pente.

leur totalité sur le même profil. Nous avons dû nous contenter de les signaler séparément dans le texte. Il apparaît donc que la surface d'un relevé architectural de 20 x 35 m soit insuffisante par rapport aux dimensions des arbres de l'ensemble supérieur dans la forêt en milieu de la pente et qu'il aurait fallu doubler la longueur pour capter l'image complète de la charpente forestière, tel que l'ont réalisé Hallé, Le Thomas et Gazeï (1967) dans les forêts de Bélinga au Gabon.

Aspects édaphiques

Les sols de la position topographique « mi-pente », définie comme la zone à égale distance du sommet et du cours d'eau dans la vallée, ont été décrits par Van Kekem (1984) comme des « Acrisols plinthiques, partiellement à phase pétrique ». Van Kekem précise que les acrisols plinthiques ont de la plinthite à moins de 125 cm de profondeur. La phase pétrique désigne des sols qui présentent un horizon composé d'au moins 40 % en volume de concrétions d'oxyde ou d'autres fragments grossiers, voire de cuirasse ferrugineuse, et ayant une épaisseur d'au moins 25 cm et dont la limite supérieure se situe à moins de 100 cm de profondeur.

Fritsch (1980) indique un sol « ferrallitique, fortement désaturé remanié, plus ou moins appauvri sur colluvions recouvrant les altérations de migmatites en place (sol jaune gravillonnaire appauvri) ». Ce pédologue donne une description précise de la surface du sol et attribue une attention particulière aux processus d'érosion et de la formation des ravines, qu'il considère comme les agents principaux de l'évolution du modelé dans la Forêt de Taï. La rigole d'érosion qui parcourt la parcelle à mi-pente se transforme dans son prolongement en aval en véritable ravine avec une entaille de 6 m de profondeur sur 10 m de large à l'approche du bas-fond (figure 6. 7). Au niveau de ces incisions du modelé, la partie supérieure du profil édaphique a disparu et sous les matériaux meubles, gravillons et accumulations fines, la plinthite apparaît avec des indurations locales. A l'amont des grosses racines partiellement déchaussées, des accumulations sableuses se produisent (voir plan figure 5. 2). Une suite de racines orientées perpendiculairement à l'axe d'érosion peut ainsi se transformer dans une sorte d'escalier naturel. L'absence de végétation dans ces axes de drainage superficiel permettrait d'ailleurs de s'en servir comme chemins d'accès, si ce ne serait qu'ils sont souvent obstrués par des troncs d'arbres déracinés par la force érosive de l'eau (voir § 6. 6).

Dans le profil intact on observe dans la plinthite des manifestations de hydromorphie, plages d'oxydation rouge rouille qui témoignent d'un ralentissement du drainage vertical. Fritsch (1980) note ensuite que dans les sols du miversant, l'ensemble structichrome jaune, argilo-sableux et sus-jacent à l'ensemble ferrugineux graveleux qui se situe à 35 cm de profondeur, passe rapidement vers le haut à un volume de pénétration humifère brun jaune clair, argilo-sableux à sablo-argileux, d'épaisseur variable mais en moyenne 25 cm. C'est dans cet ensemble que la concentration en grosses racines (\varnothing de 3 à 15 cm) est maximale. Le chevelu racinaire et les racines de petit diamètre (< 3 cm) sont nombreuses dans l'horizon humifère qui a une épaisseur moyenne de 8 cm. Les réserves organiques de ces

sols sont très faibles et ils sont acides avec un pH compris entre 4,1 et 5,1 qui s'accroît légèrement en profondeur.

Aspects floristiques et fauniques

La spécificité de la végétation du site « mi-pente » est moins prononcée que celle des sites topographiques extrêmes « sommet » et « bas-fond ». Aucune espèce n'est exclusive pour ce site, mais certaines y atteignent un maximum d'abondance. Huttel (1977) mentionne notamment les espèces arborescentes suivantes : *Memecylon lateriflorum* (Melastomacées), *Garcinia afzelii* (Guttifères), *Calpocalyx brevibracteatus* (Mimosacées), *Corynanthe pachyceras* (Rubiacées), *Xylopia quintassii* (Annonacées).

Au sein de l'ensemble arborescent supérieur, nous avons noté l'abondance des espèces *Klainedoxa gabonensis* (Simaroubacées), *Piptadeniastrum africanum* (Mimosacées), *Parinari excelsa* (Chrysobalanacées), *Oldfieldia africana* (Euphorbiacées) et l'endémique *Gymnostemon zaizou* (Simaroubacées). C'est cette composition floristique en très grands arbres que nous qualifions de typique pour ce secteur du Parc National de Taï ; celle des crêtes montrant une nette affinité avec la flore des forêts semi-décidues et celle des bas-fonds avec les forêts perhumides. Nous pouvons en outre signaler une nette préférence de certaines espèces de grands arbres pour des implantations en bordure de rigoles et ravines d'érosion, souvent avec une présence de grosses racines traçantes s'étendant dans ces axes de drainage, notamment chez *Parkia bicolor*, *Pentaclethra macrophylla* (Mimosacées), *Tieghemella heckelii* (Sapotacées) et *Khaya anthotheca* (Méliacées), qui y atteignent d'énormes dimensions sous des conditions extrêmement favorables à leur développement.

La liste floristique de la parcelle (tableau 5.4) présente un échantillon de la composition de la forêt à mi-pente. Sur les 700 m² nous avons identifié 14 espèces d'arbres de plus de 10 m de haut, reparties en 7 familles différentes. Le spectre floristique est donc comparable à celui de la parcelle précédente, où nous avons toutefois noté une diversité un peu plus forte avec 16 espèces différentes.

Dans cette partie de la Forêt de Taï, un inventaire de grosses lianes, avec un diamètre de tige principale > 20 cm, a été effectué par De Namur (1980). Deux pieds étiquetés sont représentés : l'espèce *Ageleae obliqua*, Connaracées, dont la tige est visible à l'extrême gauche du profil, auprès de l'arbre support *Pentaclethra macrophylla* (no.1 sur le profil) et de la même famille, l'espèce *Santaloides afzelii*, qui s'appuie sur un petit arbre à réiterations abondantes de l'espèce *Calpocalyx brevibracteatus* (no. 18). Des espèces à plus petit tige, non déterminées, étaient leurs feuillages dans les arbres *Chrysophyllum taïense* (no. 16) et *C. pruiniforme* (no. 6).

Un grand nombre d'épiphytes est présent sur les branches majeures de l'arbre dominant *Parinari excelsa*, qui, par son écorce rugueuse et l'importante extension latérale de ses axes soutenant un feuillage léger, fournit un milieu particulièrement favorable à leur installation. Un millier d'individus d'une trentaine d'espèces différentes peuvent être installés sur les très grands arbres (cf. Johansson, 1974).

Tableau 5.4 Composition floristique des ensembles structuraux représentés sur le profil architectural de la forêt en milieu de la pente (voir figure 5.2). Arbres uniquement représentés sur le plan sont marqués par un astérisque.

No. profil	nom de l'espèce et famille	nom ATIBT	modèle de croissance
ARBRES DU PRESENT			
<u>Ensemble structural I</u>			
2	<i>Parinari excelsa</i> subsp. <i>holstii</i> (Engl.) Chrysobalanacées	Sougué R.Grah.	TROLL
<u>Ensemble structural II</u>			
1	<i>Pentaclethra macrophylla</i> Benth. Mimosacées	-	TROLL
3	<i>Diospyros sanza-minika</i> A. Chev. Ebénacées	-	MASSART
5, 16, 19*	<i>Chrysophyllum taiense</i> Aubrév. Sapotacées	-	AUBRÉVILLE
6	<i>Chrysophyllum pruniforme</i> Pierre ex Engl. Sapotacées	-	ROUX
7	<i>Corynanthe pachyceras</i> K. Schum. Rubiacées	-	MASSART
13	<i>Coula edulis</i> Baill. Olacacées	Coula	ROUX
21	<i>Xylopia quintassii</i> Engl. & Diels. Annonacées	-	ROUX
<u>Ensemble structural III</u>			
12	<i>Diospyros soubreana</i> F. White Ebénacées	-	MASSART
14	<i>Diospyros canaliculata</i> De Wild. Ebénacées	-	MASSART
15, 18	<i>Calpocalyx brevibracteatus</i> Harms Mimosacées	-	?
ARBRES D'AVENIR			
4	<i>Diospyros sanza-minika</i> A. Chev Ebénacées	-	MASSART
8, 11	<i>Enantia polycarpa</i> A. Chev. Annonacées	-	?
9	<i>Xylopia aethiopica</i> (Dunal.) A. Rich. Annonacées	-	ROUX
10	<i>Xylopia quintassii</i> Engl. & Diels. Annonacées	-	ROUX
17	<i>Maranthes</i> (<i>ex Parinari</i>) <i>aubrevillei</i> Chrysobalanacées (Pellegr.) Prance	-	?
20	<i>Coula edulis</i> Baill. Olacacées	Coula	ROUX

C'est un signe particulier de cette espèce, qui peut même être reconnue à distance par cette charge exceptionnelle en épiphytes (voir figure 5. 3). D'autres très grands arbres dont les branches sont généralement couvertes d'épiphytes dans la Forêt de Taï sont *Tieghemella heckelli* (Sapotacées), *Lophira alata* (Ochnacées), *Triplochiton scleroxylon* (Sterculiacées) et *Uapaca guineensis* (Euphorbiacées). Parmi les espèces d'épiphytes ici représentées, nous avons pu déterminer *Polypodium lycopioïdes*, *Drynaria quercifolia*, *Bulbophyllum spp.* et différentes espèces du fougère *Asplenium*.



Figure 5.3 Cime d'un *Parinari excelsa* subsp. *holstii* (Engl.) R.Grah, Chrysobalanacées, chargée d'épiphytes.

Autre particularité de l'espèce *Parinari excelsa* est l'attraction qu'elle exerce sur un grand nombre d'animaux qui apprécient les fruits et graines. Les singes arboricoles et l'éléphant fréquentent les arbres en période de fructification pour la consommation de la pulpe pâteuse, odorante et légèrement sucrée du fruit à forme d'une petite pomme de terre bosselée et les pieds des arbres sont en général bien dégagés par cette fréquentation. L'éléphant peut notamment être considéré comme un agent de dispersion des graines (cf. Alexandre, 1978). Les chimpanzés se servent des grosses racines traçantes comme table de cassage pour ouvrir les noyaux durs des fruits par utilisation des bouts de bois ou des pierres en guise de marteaux (cf. Boesch, 1978). L'arbre représenté sur le profil avait sur ses racines trois ateliers encore en usage par des chimpanzés, vu les tas de coquilles de noix fraîchement cassées.

Aspects architecturaux

L'impression d'une certaine confusion et désordre dans les ensembles arborescents moyen et bas sort de l'analyse du profil. L'architecture brouillée de ces ensembles

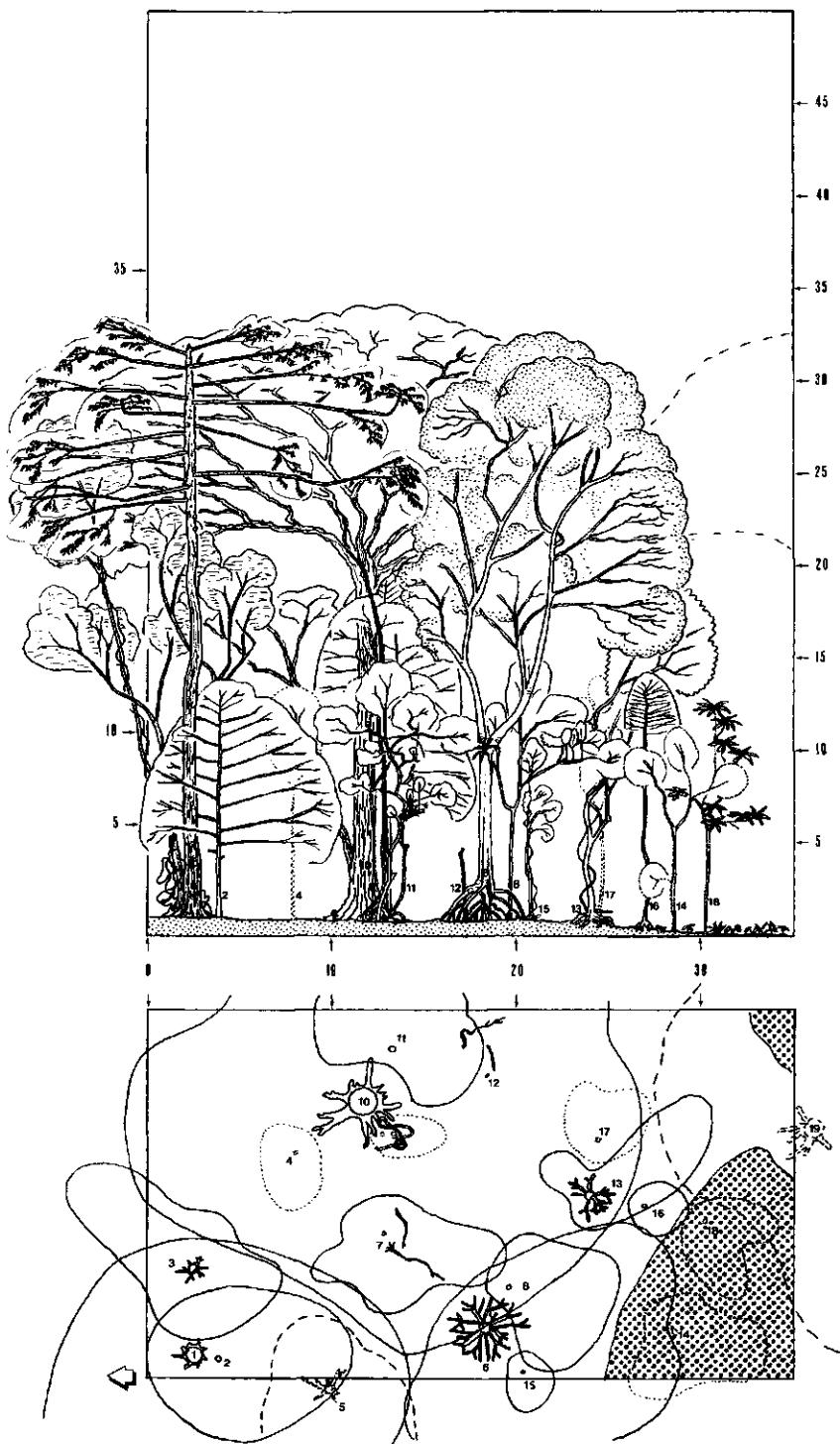


Figure 5.4 Profil architectural et plan d'une parcelle en position topographique bas-de-pente.

saison sèche; les nappes remontent lors des saisons de pluies et la zone à sols saturés en eau s'étend. Ce type de sol assure le relais entre les sols jaunes indurés du bas de versant et les sols hydromorphes sur alluvions qui occupent des positions planes localisés de part et d'autre du cours d'eau principal. Les caractères morphologiques des sols sont dus à une évolution dominée par l'effet de la nappe phréatique, sa fluctuation dans le profil, son écoulement latéral vers l'axe de drainage. Les taux d'argile sont très bas et ce sol possède de très faibles réserves organiques. Le pH est de l'ordre de 4,5 et varie de 3,8 dans l'ensemble humifère à 7,1 dans le volume réductique blanc.

L'ensemble humifère, peu épais (8 cm), brun jaune à coloration hétérogène, a une texture sableuse légèrement argileuse. Quelques taches d'oxydation s'observent dans la porosité de ce volume. Le taux de racines est élevé dans l'ensemble humifère, mais décroît rapidement dans les ensembles sous-jacents. Fritsch (1980) note qu'à partir d'un pivot central partent des racines latérales, nombreuses et de grand diamètre (3 à 15 cm), qui occupent intensivement l'ensemble humifère.

L'aspect de la surface du sol est surtout caractérisé par un micromodelé avec «des buttes de 20 à 40 cm de hauteur et d'extension latérale très variable, en moyenne de 0,5 à 2 m, délimitées par des méandres à contour très tortueux, pouvant localement aboutir à des vastes zones déprimées» (Fritsch, 1980 : 89). Ce micromodelé s'étend à des bas de versants rectilignes, périodiquement saturés en eau. Les troncs d'arbres sont surtout localisés sur ces buttes. Ces observations pertinentes nous ont conduit à examiner ces aspects plus en détail (voir § 6. 5 et figure 6. 8).

Aspects floristiques et ethnobotaniques

Le tableau 5.5 donne un aperçu des espèces arborescentes qu'on peut rencontrer dans ce milieu. La représentation floristique des parties inondées et exondées des bas-fonds n'est pas complète, le milieu marécageux n'étant pas explicitement inclus dans l'étude. Quelques espèces d'arbres de tailles moyenne et petite sont exclusivement représentées dans ces marécages. Notons par exemple *Uapaca paludosa* (Euphorbiacées), *Nauclea vanderghentii* (Rubiacées), *Gilbertiodendron limba* (Césalpiniacées) et *Sympomia globulifera* (Guttifères). Parmi les Monocotylédones, il convient de signaler les *Raphia* spp. (Palmacées), très caractéristiques pour ce milieu, ainsi que *Maschalocephalis dinklagei* (Rapateacées) et les *Halopegia azurea*, *Marantachloa* spp. et autres Marantacées et Zingibéracées qui tapissent le sol, là où les arbres se font plus rares.

Sur des parties exondées, des plus grands arbres sont implantés. Signalons des espèces caractéristiques pour ces sols sableux comme *Sacoglottis gabonensis* (Humiriacées), *Mitragyna ciliata* (Rubiacées), qui restent cloîtrés dans les bas-fonds de Taï, comme *Gilbertiodendron splendidum* (Césalpiniacées), formant de véritables peuplements ici. Ces espèces sont à tel point confinées à ce milieu, qu'en n'effectuant que des relevés sur terre ferme, on serait porté à croire qu'elles n'existeraient peu ou prou (cf. Poorter *et al.*, 1996). D'autres montrent une plus grande présence dans ce milieu que sur terres fermes. C'est notamment le cas pour

Tableau 5.5 Composition floristique des ensembles structuraux représentés sur le profil architectural de la forêt en bas de la pente (voir figure 5.4). Arbres uniquement représentés sur le plan sont marqués par un astérisque.

No. profil	nom de l'espèce et famille	nom ATIBT	modèle de croissance
ARBRES DU PRESENT			
<u>Ensemble structural I</u>			
1	<i>Pycnanthus angolensis</i> (Welw.) Warb. Myristicacées	Ilomba	MASSART
3, 5*	<i>Dialium aubrevillei</i> Pellegr. Césalpiniacées	-	TROLL
6	<i>Uapaca esculenta</i> A. Chev. Euphorbiacées	Borikio	RAUH
10, 19*	<i>Sacoglottis gabonensis</i> (Baill.) Urb Humiriacées	-	TROLL
<u>Ensemble structural II</u>			
11	<i>Coula edulis</i> Baill. Olacacées	Coula	ROUX
13	<i>Heritiera utilis</i> (Sprague) Sprague Sterculiacées	Niangon	RAUH
<u>Ensemble structural III</u>			
2	<i>Garcinia afzelii</i> Engl. Guttifères	-	?
7	<i>Calpocalyx brevibracteatus</i> Harms Mimosacées	-	?
8	<i>Strephonema pseudocola</i> A. Chev. Combrétacées	-	TROLL
15	<i>Uvariastrum pierreanum</i> Engl. Annonacées	-	?
16	<i>Xylopia aethiopica</i> (Dunal.) A. Rich. Annonacées	-	ROUX
ARBRES D'AVENIR			
4	<i>Scotellaria chevalieri</i> Chipp. Flacourtiacées	Akossika	?
9	<i>Trichoscypha arborea</i> A.Chev. Anacardiacées	-	?
14	<i>Gilbertiodendron limba</i> (Sc.Elliot) J.Léonard Césalpiniacées	-	?
17	<i>Calpocalyx brevibracteatus</i> Harms Mimosacées	-	?
18	<i>Lophira alata</i> Banks. Ex Gaertn. Ochnacées	Azobé	KORIBA
ARBRES DU PASSE			
12	tronc indéterminé		

Heritiera utilis (Sterculiacées), qui est encore présent en bas et milieu de versant et que nous avons également observé comme très grand arbre à contreforts ailés au sommet de colline. *Coelocaryon oxycarpum* (Myristicacées) n'est pas restreint aux bas-fonds, mais s'y accommode bien. *Dialium aubrevillei* (Césalpiniacées) trouve un optimum dans sa répartition en bas de versant sur colluvions (cf. Vooren, 1979).

Sur le profil, on distingue une grosse liane, *Calicobolus heudelotii* (Convolvulacées), qui étale ses feuillages dans un *Sacoglottis* (no. 10 sur le profil) et qui est utilisée par les peuples Guéré et Oubi pour fabriquer des liens et pièges à animaux. L'autre espèce représentée, *Strychnos aculeata* (Loganiacées), occupant *Dialium* (no. 3), produit des fruits en forme de gros boulets jaunâtres, contenant de nombreuses graines et une pulpe qui est utilisée comme substitut de savon. A propos de l'utilisation des différentes espèces, signalons également le bois très apprécié d'un petit arbre, *Garcinia afzelii* (no. 2 sur le profil), dont racines et minces tranches de bois prélevées au pied de l'arbre sont fendues en «cure-dents». Des prélèvements excessifs provoquent la disparition de l'espèce aux endroits régulièrement fréquentés en forêt. Les fruits de *Xylopia aethiopica* sont collectées pour leur goût de poivre et servent comme condiment dans les sauces.

La présence en petits groupes ou par pieds isolés du palmier à huile, *Elaeis guineensis*, dans les bas-fonds marécageux, a souvent été mise en relation avec des activités humaines (voir § 4.1.1). Pour Aubréville (1959, T-3 : 317), sa présence serait toujours signe d'activités anthropiques. Leur origine spontanée, ou sub-spontanée (cf. Pelissier, 1980 ; Schwartz, 1980 ; Haxaire, 1993), doit cependant être prise en considération, vu la préférence pour des endroits très ouverts, l'adaptation facile au régime d'inondations par installation sur des buttes exondées avec conservation des fonctions respiratoires des racines par une mise à nue dans la partie supérieure de la motte et les facultés pour la dispersion des graines par des oiseaux, notamment le Vautour palmiste (*Gypohierax angolensis*), du fait attiré dans ces lieux marécageux.

Aspects architecturaux

Tout en restant de faible extension verticale, la matrice végétale n'atteint que 33 m de haut, la forêt présente ici trois ensembles arborescents (tableau 5.5 et figure 5.4). L'ensemble supérieur est, en termes d'occupation de volume, dominé par les cimes hémisphériques des deux *Sacoglottis gabonensis*, qui montrent tous deux un phénomène typique pour ce milieu relativement ouvert en bordure du bas-fond marécageux : la persistance des branches basses à 3,5 et 5 m de haut. Ceci s'observe également chez *Uapaca* et *Dialium* qui ont leurs premières ramifications du tronc à 9 et 8 m respectivement, tout en atteignant 33 et 28 m de haut. Pour l'ensemble arborescent II, de ce fait très épars, le phénomène se répète chez les deux constituants, *Heritiera* et *Coula*, également bas branchus ou à réitérations abondantes (peu observable en arrière plan du profil). Il s'agit ici donc d'une occupation verticale profonde des feuillages des arbres, interceptant une composante latérale de la lumière aux abords immédiats du bas-fond. Les constituants de l'ensemble arborescent inférieur le montre par des réitérations

abondantes (nos. 7, 8 sur le profil) et ce phénomène rappelle le comportement ripicole, décrit dans la description de la parcelle précédente.

Cet effet d'une augmentation de la luminosité à l'approche de la zone marécageuse est tout aussi significatif pour la présence d'un nombre de jeunes Azobé, dont quatre à moins de 10 m de haut et un atteignant 13 m (no. 18 sur le profil). L'espèce peut atteindre de fortes dimensions sur sols sableux en bas de pente et deux grands exemplaires se trouvent côté à côté à peu de distance de la parcelle ici décrite. La forêt en bas de pente, sur colluvions, atteint par conséquent une architecture plus élaborée (cf. Kahn, 1983).

5.2.5 Architecture forestière « toposéquentielle »

Les différents types de forêt, présentés dans les pages précédentes, sont caractérisés par une architecture qui permet la réalisation, dans son apogée, de trois ensembles structuraux arborescents. Certains sites topographiques possèdent cependant des traits édaphiques et hydrodynamiques contrignant le libre développement des systèmes racinaires. Ceci limite l'extension verticale de la matrice végétale et réduit l'édifice forestier à deux ensembles arborescents. Dans la toposéquence étudiée, nous l'avons notamment constaté dans les positions hautes du modèle, au milieu, et à l'approche du bas-fond marécageux. La présence à faible profondeur d'une nappe phréatique ou d'horizons indurés, carapaces et cuirasses ferrugineuses, ou leurs avant stades de plinthite ou pétroplinthite en formation, réduit le volume de développement racinaire et provoque une sécheresse physiologique qui entrave les possibilités de développement des très grands arbres. L'apparition de telles contraintes de croissance dans une toposéquence crée ainsi une succession d'endroits favorables et peu favorables à une expression complète de l'architecture forestière. Le modèle d'expression architecturale sur pente, que nous présentons ici sous forme d'un profil schématique, établi d'après les analyses des profils et les observations complémentaires, rend compte de ces phénomènes (figure 5.5).

Les observations de terrain nécessaires à la construction et vérification du modèle se sont notamment concentrées sur la localisation de très grands arbres dans une toposéquence. Suivant leur emplacement, on constate des fortes présences en contrebas du dôme sommital, sous le faux replat à mi-pente et, ensuite à nouveau, en bas de versant. Comme exprimé sur la figure 5.6, la topographie locale joue un rôle déterminant dans leur édification et ils se développent aux points de la plus forte concavité d'une pente locale ou aux endroits d'une inflexion du modèle de forme convexe en forme rectiligne ou concave. Ces endroits correspondent vraisemblablement à des zones bien alimentées en eau, voire à émergence d'eau par saturation rapide des sols en amont² et par mouvement latéral souterrain au contact des horizons édaphiques à conductibilité hydraulique contrastée (voir figure 4.8).

² Des sols gravillonnaires à forte proportion d'éléments grossiers (> 20 à 30 % volumiques) ont une capacité au champ plus faible que des sols sans gravillons (cf. Van Herwaarden, 1991).

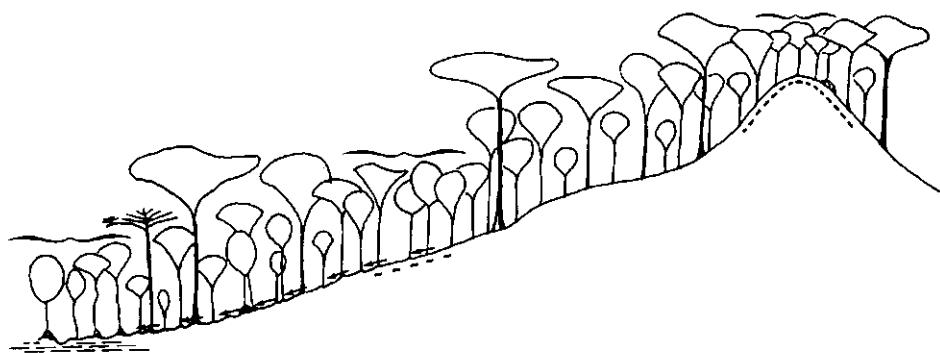


Figure 5.5 Schéma du modèle forestier sur pente. Les sites sous accolade correspondent aux endroits où le volume racinaire est réduit par asphyxie ou par la présence d'horizons à faible perméabilité. Les flèches indiquent l'apparition d'un ruissellement superficiel sur sols périodiquement saturés en eau.

Ceci concerne notamment les sols à forte perméabilité en surface, mais diminuant brutalement en profondeur, comme c'est le cas avec des sols gravillonnaires sur cuirasse des sommets de collines. Ces observations rejoignent celles faites par De Rouw *et al.* (1990 : 47) sur la formation dans le sous-sol d'horizons de plinthite en différentes positions d'une toposéquence.

L'émergence de l'eau devient notamment perceptible dans l'ensellement d'une crête, à l'endroit même où, dans la ligne de la plus forte pente, une rigole d'érosion prend sa source, et en milieu de la pente, au début du recouvrement du profil par colluvions, avec apparition d'un ruissellement superficiel des eaux de pluie par saturation des sols plus en aval lors de la saison des pluies. Les études de l'hydrodynamique des sols confirment qu'en dehors des intensités des pluies et la perméabilité des sols, ce sont les caractéristiques topographiques d'un bassin versant qui jouent un rôle déterminant dans l'apparition des flux de ruissellement et l'écoulement rapide dans et sur les sols (*cf.* Merot, 1988). L'aptitude au ruissellement des petits bassins versants étudiés dans la Forêt de Tai a montré des différences notables selon les caractéristiques topographiques qui influencent l'extension saisonnière des zones saturées en eau (*cf.* Casenave *et al.*, 1981 ; Collinet *et al.*, 1984). Nous avons déjà mentionné que les flux d'eau superficiels provoquent la formation des buttes aux pieds des arbres par le cheminement des eaux de ruissellement en chenaux anastomosés qui contournent ces obstacles (voir figure 6. 8).

L'emplacement « préférentiel » de très grands arbres dans une toposéquence provoque un phénomène dans la composition architecturale de la forêt sur pente

Quelle est la validité générale d'un modèle conçu sur la base d'un nombre limité d'observations? Il s'avère que dans un paysage relativement monotone, à relief vallonné et mamelonné comme celui du Sud-Ouest ivoirien, les changements architecturaux et en composition floristique, tels qu'observés dans une toposéquence à dénivelé moyen, peuvent être étendus à l'ensemble des forêts de la région (cf. Guillaumet, 1967 ; Lawson *et al.*, 1970 ; Van Rompaey, 1993), voire à d'autres régions ayant des traits topographiques comparables (cf. Kahn, 1983). La forme du modélisé, son degré de déclivité, présence des sites à libre drainage vertical ou à drainage vertical bloqué (cf. Lescure et Boulet, 1985) jouent cependant un rôle essentiel dans les variations possibles, discutées par Kahn (1983).

5. 2. 7 Architecture, diversité et biomasse

Récapitulons ensuite les différences dans la composition et la physionomie des forêts qu'on rencontre dans différentes positions de la toposéquence, ce qui est le plus clairement exprimé sur les versants en tête de thalweg. La forêt en haut du modélisé est caractérisée par une composition floristique et une physionomie globale montrant de très fortes affinités avec des forêts humides semi-décidues. N'atteignant qu'un faible développement sur les crêtes et dômes sommitaux, dû à la présence d'un horizon imperméable à faible profondeur, elle trouve son plus grand épanouissement en contrebas des sommets d'interfluve surélevés. Ici, la forêt est édifiée par deux ensembles arborescents bien distincts, l'un culminant à 55 m avec des arbres géants qui « émergent » d'une voûte fermée à 25 - 30 m, édifiée par l'autre ensemble.

Au milieu du versant, la forêt n'atteint en général que 45 m de haut, mais montre une occupation plus complète de l'espace par la présence de trois ensembles arborescents, bien étoffés. L'ensemble supérieur est caractérisé par la présence de grands arbres à cimes vastes, peu denses et hémisphériques. Sa composition floristique est typique pour une forêt humide sempervirente que nous retenons comme la plus caractéristique dans cette partie de la Forêt de Taï, atteignant une extension relativement importante sur les faibles pentes.

La forêt des vallées et bas-fonds comporte des espèces qu'on retrouve d'une manière plus généralisée dans la forêt perhumide sempervirente des régions plus méridionales, notamment dans l'arrière-pays de Tabou auprès de Grabo. Ne dépassant que rarement 35 m de haut, elle comporte néanmoins trois ensembles arborescents plus ou moins bien représentés selon le régime local d'inondations. L'apparition de palmiers et une forte présence de Monocotylédones témoignent des conditions constamment humides et plus ouvertes (cf. De Granville, 1978).

Ces changements « toposéquentiels » dans la végétation forestière représentent à petite échelle ce que le zonage climatique induit comme changement plus graduel à une échelle régionale (cf. Guillaumet, 1967). La variabilité dans les apports d'eau, édaphique dans le premier cas et pluvial dans le second, régit ces changements (cf. Vooren, 1987). Ce principe, confirmé par les études de De Rouw

et al. (1990), a été à la base d'une étude complémentaire que nous avons proposée pour la région du Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire et qui a été conduite par Van Rompaey (1993). Il y est notamment démontré que le nombre d'espèces de grands arbres atteint un maximum au milieu du gradient aride - humide et non à l'extrême la plus humide. Ceci ne semble pourtant pas le cas dans les forêts asiatiques (*cf.* Whitmore, 1975).

Cette « dendrodiversité » élevée est fonction de l'importante extension verticale de la matrice végétale, et donc d'une importante biomasse accumulée, telle que nous l'avons signalé en haut du versant. L'extension verticale de la matrice végétale permet une occupation spatiale plus complète, qui se traduit dans un plus fort nombre de pieds à l'hectare. A une échelle régionale, Van Rompaey (1993) obtient une décroissance de la densité moyenne de 17 émergents à l'hectare dans le Nord du Parc National de Taï, à 12 au milieu et 10 au Sud. Pour les arbres de deuxième grandeur, les densités moyennes à l'hectare sont respectivement de 34, 27 et 23 individus. Les mêmes variations ont été observées sur les toposéquences à Taï (*cf.* Huttel, 1977 ; Vooren, 1979), où les densités moyennes diminuent en allant du haut d'un versant vers le bas et de l'extérieur d'un bassin versant vers l'intérieur (§ 5.1.1).

Cette densité plus élevée s'accompagne d'un changement dans la forme des cimes des très grands arbres, s'approchant plus de la forme fastigiée d'un cône renversé comme nous l'avons observé dans les forêts en haut du modèle, et, plus en général, dans les forêts humides semi-décidues, au détriment d'un développement des configurations très étalées, en forme de parasol. Les distances entre individus s'avèrent ainsi réduites. L'explication pour ce changement de physionomie des cimes d'émergents avec une prédominance des espèces programmées selon le modèle de croissance de Rauh, reléguant au deuxième plan celles qui se développent selon le modèle de Troll, les deux modèles architecturaux les plus courants chez les émergents des forêts humides, et plus en général chez les grands arbres du monde entier (*cf.* Hallé *et al.*, 1978), opposant par exemple le Chêne et le Hêtre dans les formations tempérées de l'Europe (*cf.* Oldeman, 1990), n'est, en dehors d'une évidente limitation de la surface supérieure de la cime face aux contraintes d'un fort ensoleillement et d'une forte transpiration, pas évidente. Est-ce la cause ou l'effet d'une matrice végétale et une densité d'arbres plus élevées ?

L'extension verticale de la matrice végétale est fonction de la plus grande hauteur que les émergents peuvent atteindre. Apparemment cela ne se produit pas sous des conditions perhumides, mais dans des milieux caractérisés par un stress hydrique saisonnier, constituant l'aire de répartition des forêts humides semi-décidues où les arbres atteignent couramment 55 à 60 m de haut. La couverture nuageuse importante des climats perhumides et la forte humectation permanente des sols, réduisant les volumes d'air conduisant à la suffocation des racines, limitent sans doute le potentiel d'extension verticale des arbres. Des espèces ayant une vaste aire de répartition et montrant une grande plasticité dans leurs édifications, comme *Ceiba pentandra*, modèle de Massart, démontrent cette importante variation en extension verticale avec un changement de latitude (*cf.* Hall et Swaine, 1976).

La disponibilité en eau n'est donc pas le seul facteur intervenant et il est plus probable que les plus grandes extensions verticales soient atteintes quand une combinaison des facteurs luminosité, température et disponibilité en eau et air dans le sol tend vers un optimum équilibré (cf. Kozlowski *et al.*, 1991). Un ciel dégagé crée de plus fortes luminosités et des températures diurnes moyennement plus élevées, stimulant la croissance, et des températures nocturnes moyennement plus faibles, freinant la respiration de nuit, donc est plus favorable à une accumulation de biomasse. Un ralentissement de croissance avec chute des feuilles lors d'une brève période défavorable, saison sèche marquée (voir § 4.2.2), permet d'ailleurs de réduire davantage les pertes de biomasse par respiration que représente l'investissement dans un renouvellement des feuilles.

Un plus grand potentiel pour l'extension verticale favorise les espèces de grands arbres qui par leur modèle architectural peuvent tirer bénéfice de ces *stimuli* de croissance en hauteur. Ces possibilités semblent favorables aux espèces ayant la capacité d'ériger rapidement un tronc monopodial*, d'une hauteur importante, afin de dominer les voisins. Cette exigence est particulièrement bien remplie dans le modèle de Rauh par équivalence des axes dans un plan morphogénétique, selon lequel les « plantules » de *Khaya* et *Entandrophragma* peuvent ériger un tige sans ramifications d'une hauteur de 10 m (cf. Hallé et Oldeman, 1970). La croissance en hauteur est maintenue par le bourgeon terminal tant que la concurrence trophique avec les bourgeons latéraux est maîtrisée par des conditions d'éclairement présentant de composantes latérales de luminosité plus faibles que de composantes verticales. Ceci a notamment été démontré par l'étude des exigences sylvicoles d'autres espèces avec ce modèle de croissance, par exemple l'Okoumé, *Aucoumea klaineana* Pierre, nécessitant une ambiance de recré dense pour une bonne extension en hauteur (cf. Brunck *et al.*, 1990). D'autres espèces caractéristiques, exhibant ce modèle, spécialistes d'une domination rapide par croissance en hauteur soutenue dans des lieux et environnements leur permettant de déployer cette stratégie, sont le Parasolier, *Musanga cecropioides*, et les espèces du genre *Macaranga*. La croissance rythmique, ou du moins la ramification des axes dans ce modèle, peut d'ailleurs être considérée comme avantageux à l'adaptation aux conditions d'un climat saisonnier (cf. Morey, 1973) et l'extension verticale est, probablement en rapport avec des besoins spécifiques d'apports en eau et de lumière, soumise à des conditions d'enracinement favorables.

On constate, d'une manière plus générale, que ce modèle architectural arrive moins fréquemment à s'imposer par une croissance rapide et soutenue en hauteur quand les conditions d'enracinement s'altèrent, par exemple par suffocation ou réduction du volume pénétrable, et quand les conditions d'éclairement deviennent suboptimales, par exemple par une plus forte fréquence de couvertures nuageuses sous des latitudes dites équatoriales (voir § 4.2.1). C'est alors qu'un développement selon le modèle de Troll, caractérisé par une faculté initiale de croissance orientée plus latéralement, présente des avantages. L'extension en hauteur obtenue par ce modèle de croissance est, d'une manière générale, plus modeste, surtout parce que l'axe primaire est construit par redressement ou superposition de sections d'axes plagiotropes, donc symподial* (cf. Hallé et

Oldeman, 1970), et s'estompe plus abruptement quand un changement dans l'éclairement favorise une phase d'épanouissement latéral. C'est notamment cette capacité d'une importante extension latérale qui procure l'avantage stratégique à ce modèle dans des conditions favorables à son déploiement. Les espèces adoptant ce modèle s'imposent par « étouffement » latéral de leur voisins avec un déploiement rapide d'importantes masses feuillées, plus que par devancement grâce à des pulsions rapides d'extension verticale. Les espèces de grands arbres adoptant ce modèle architectural, tels *Parinari excelsa*, *Piptadeniastrum africanum*, *Parkia bicolor*, *Pentaclethra macrophylla*, *Gilbertiodendron splendidum* et *Sacoglottis gabonensis*, montrent une plus forte présence sur sols humectés et de fine texture et, plus en général, dans des forêts de types perhumides, au point d'en devenir des espèces caractéristiques.

Il reste cependant délicat d'avancer des explications qui ne peuvent avoir qu'un caractère très général, au risque de devenir des suppositions simplistes, vu le large spectre des modèles de croissance exhibés par les arbres des forêts tropicales et le nombre de facteurs jouant un rôle dans la détermination de leur succès. D'autres scénarios sont probablement envisageables en tenant compte de la plasticité de l'expression des modèles de croissance ou l'adaptation de modèles intermédiaires sous différents facteurs de stress (Oldeman, 1990), ou par implication de la métamorphose architecturale lors de l'expansion des cimes (cf. Edelin, 1984, cité dans Oldeman, 1990). D'autre part, il nous semble important de signaler les tendances observées et il est légitime de tenter de les expliquer. Elles ont de fortes implications sur les plans de diversité en espèces et de quantité de biomasse, sujets qui reçoivent actuellement une attention particulière dans le cadre des actions de conservation de la diversité génétique et de restauration des stocks de carbone terrestres.

Il nous semble alors utile de rappeler, que, dans un objectif de fixation durable d'un maximum de carbone atmosphérique, les meilleures conditions pour l'épanouissement des formes arborescentes, d'après leurs diversité en espèces, densité du nombre de pieds, extension verticale atteinte et biomasse accumulée, semblent être réunies, du moins en Afrique, dans des milieux qui permettent le développement des formations de type dense humide semi-décidu. La diversité de toutes formes végétales réunies atteint cependant un maximum dans des forêts perhumides (cf. Hall et Swaine, 1991), qui par la relative constance du climat et la précarité des ressources, favorisent l'épanouissement de cette diversité en formes de vie végétale et deviendront ainsi le meilleur objectif des actions de conservation de la diversité génétique. En zone pluviale intermédiaire, on rencontre des forêts présentant de très fortes affinités avec ces types de formations, éloignées très peu les uns des autres dans des séquences topographiques.

En conclusion nous pouvons dire que Margalef (1968) a vu juste, quand il supposait, sur la base des principes de la cybernétique, qu'en règle générale, une augmentation de la biomasse dans un écosystème s'accompagne d'une augmentation de sa diversité. Nous pouvons maintenant postuler que cela s'applique également à chacune des différentes formes de vie, ou types biologiques, qui sont représentés dans différentes formations d'un même écosystème.

5. 3 Dynamique de la croissance

Après discussion des variations spatiales de la composition et de l'architecture forestière comme attributs et caractères d'une organisation écosystémique, tournons le regard vers le changement de ces phénomènes dans le temps. Toute étude considérant la modification d'un caractère dans le temps peut conduire à un diagnostic de la dynamique d'évolution. La dimension temps, comme les dimensions de l'espace, peut être considérée en différents ordres de grandeur. Cet ajustement du champ d'observation se réalise le mieux en faisant un couplage temps - espace dans le « réglage focal ». Il y a plus de sens à élargir l'horizon à une échelle continentale quand on observe des changements sur des millions d'années, comme par exemple pour la dérive des continents, et de réduire le champ de vision à quelques centaines d'hectares quand on se limite à des périodes séculaires, comme par exemple pour étudier le cycle sylvigénétique, que l'inverse. Le découplage de ces deux dimensions dans l'ajustement d'un horizon d'observation conduit invariablement à des aberrations.

Nous respectons ici ces niveaux d'abstraction en considérant quelques aspects de la croissance diamétrale des arbres sur des faibles surfaces et durant des périodes de moins de dix ans. La formation des chablis sera abordée dans le chapitre suivant par une étude des modes de chute de bois et de sa périodicité. Nous n'aborderons donc pas les « grandes » questions d'un recul ou d'une avancée des aires de forêt avec des changements climatiques (cf. Lanfranchi et Schwartz, 1990 ; ECOFIT, 1996). Notre champ d'étude ne le permet pas et il semble d'ailleurs évident que, par interposition d'autres facteurs, la disparition de la forêt en Afrique de l'Ouest (cf. Vooren, 1992b ; Brou Yao, 1996) soit prédominante et d'autant plus préoccupante (voir chapitre 1).

5. 3. 1 Accroissement en diamètre

Paradoxalement, l'accroissement en diamètre d'un tronc d'arbre est l'un des paramètres de croissance le plus ardemment utilisé dans des études de la dynamique forestière, puisque le plus accessible sur un arbre comme point de mesure à hauteur d'homme, et pourtant, surtout en forêt tropicale, un des plus variables et difficiles à interpréter, donc scientifiquement contestable. Sur ce thème, les meilleures revues de travaux que nous avons pu consulter sont présentées dans Bormann et Berlyn (1981) et Ashton *et al.* (1983). Afin de mieux expliciter nos choix de méthodes dans des estimations de la productivité (voir § 6.1.3), un bref résumé est ici présenté.

L'accroissement en diamètre se réalise par addition d'une couche de bois et écorce sur tous les axes de Dicotylédones, capables d'extension radiale, branches, gros axes de ramification et troncs, à partir d'un cambium vasculaire. Cette couche d'une certaine épaisseur, le cerne d'accroissement, se veut en théorie concentrique, d'épaisseur uniforme et régulièrement déposée sur tous les axes, ce qui arrangerait nos mesures. De plus en plus d'informations sont cependant disponibles montrant que ceci n'est pas souvent le cas. Ainsi, Kozlowski *et al.* (1990) précisent que la

quantité de xylème produite est variable sur les différentes faces d'un tronc par rapport à l'exposition au soleil³ et au vent et varie également avec sa hauteur. L'épaisseur de la couche de bois produite est généralement la plus importante au niveau où se développe la plus grande masse foliaire et diminue, pour des arbres vigoureux, avec une cime importante, en descendant le long du tronc pour reprendre en s'approchant de la base, parfois résultant dans le développement d'un fort empattement ou épaissement de la base. Des arbres dominés et ceux en position de forte concurrence, possédant une masse foliaire relativement faible, produisent très peu de bois à la base du tronc et le défilement du tronc est, par conséquent, moins prononcé. Dans des peuplements denses, et également avec l'âge, les troncs d'arbres ont tendance à se rapprocher de plus en plus d'une forme cylindrique. Il est bien connu en sylviculture qu'un régime particulier d'éclaircies peut influer sur la forme des troncs. Ceci a cependant également des conséquences pour la représentativité des mesures de l'accroissement en diamètre, prises à une certaine hauteur.

D'autre part, il est devenu de plus en plus évident que le taux de « turgescence » d'un tronc varie de manière journalière et saisonnière en rapport avec son état d'hydratation ou déshydratation (*cf.* Kozlowski et Winget, 1964) et que ce cycle peut fausser des mesures d'accroissement de l'équivalent d'un accroissement diamétral annuel (*cf.* Ashton *et al.*, 1983). Nombre de mesures effectuées avec des dendromètres sensibles font en effet apparaître des rétrécissements des troncs au cours de certaines périodes de faible pluviosité au lieu d'un accroissement (*eg.* Puig et Prévost, 1982). On peut se demander quelle part de l'accroissement constaté correspond à une réelle augmentation diamétrale et laquelle traduit la variation de l'état de turgescence des tissus ligneux (voir § 6.7.2). Malgré ces considérations problématiques, nous avons tenu à relater deux efforts, assez limités d'envergure, qui ont été entrepris pour obtenir une première impression du potentiel de croissance des arbres dans la Forêt de Taï, et qui servent à illustrer la limitation des possibilités.

5. 3. 2 Considérations méthodologiques

Quatre ans et demi après le premier inventaire de la station A (Vooren, 1979), les circonférences des arbres encore présents ont à nouveau été mesurées (Bech, 1983) par ceinturage des troncs avec un ruban en fibres de verre, gradué en demi centimètres, ce qui limitait la précision de lecture. Les irrégularités d'un tronc et des écorces provoquent d'ailleurs une surestimation des diamètres mesurées par moyen de ceinturage comparée aux mesures effectuées avec le compas forestier. Par disparition de 20 arbres par mort naturelle, conduisant à un taux de mortalité de 0,9% par an (voir tableau 6.4) et l'écartement des arbres à contreforts et racines-échasses, sans point de référence normalisé pour les mesures de croissance, 409 individus ont été retenus. Pour la période de novembre 1977 à avril 1982, un

³ Il serait intéressant de considérer également la variabilité en épaisseur et structure des écorces par rapport à sa fonction protectrice contre l'augmentation trop forte des températures au niveau du cambium et son rôle dans la régulation des températures internes du bois (voir aussi § 6.7.2).

accroissement moyen en circonférence d'environ 5 cm a été obtenu, toutes espèces confondues. Par le jeu de transformation des circonférences en diamètres et de la période de 54 mois en années, un accroissement diamétral annuel de 3 à 4 mm serait obtenu, ce qui est cependant en dessous de la précision de lecture. Ce chiffre ne peut donc représenter qu'un ordre de grandeur approximatif et il est vain de tenter toute interprétation plus détaillée.

Au cours des campagnes d'études suivantes, Van Rompaey a muni 200 arbres de 11 différentes espèces, réparties sur les trois parcelles d'étude dans le Parc National de Taï à Zagné, Taï et Para, de dendromètres simples à fil d'acier tendu par un ressort. Ce dispositif a été fixé sur les arbres entre 2 à 5 m de hauteur, donc largement au-dessus de la base des troncs. Sur une période de 7 mois, de septembre 1990 à avril 1991, l'extension des ressorts a été mesurée à l'aide d'un pied à coulisse avec vernier d'une précision de 0,5 mm. Après analyse des données, un dysfonctionnement des dendromètres fut constaté, dont le ressort se serait légèrement incrusté dans l'écorce (cf. Kuppen *et al.*, 1992). Les données, ne couvrant pas un cycle de croissance complet entre deux saisons sèches, ne sont pas utilisables et ne peuvent être extrapolées sur 12 mois.

Les mêmes arbres ont, à l'aide d'une tarière de Pressler, également été carottés à hauteurs variables et au-dessus des contreforts. L'examen anatomique des carottes de bois a fourni des indications sur la largeur des cernes de croissance, détectables chez 6 des 11 espèces étudiées (Kuppen *et al.*, 1992). Du rapport de ces auteurs nous résumons dans le tableau 5. 6 les résultats suivants.

Tableau 5. 6 Accroissements annuels moyens en diamètre chez 6 espèces de grands arbres par analyse des cernes de croissance sur des carottes de bois pour un nombre variable d'années (d'après Kuppen *et al.*, 1992).

Nom de l'espèce	nbr. d'arbres échantillonnes	diam. moyen (cm)	nbr. de carottes utilisables	accr. diam. m. (mm/an)
<i>Entandrophragma angolense</i>	7	101	3	12,0 ± 4,4
<i>Entandrophragma utile</i>	15	103	11	9,2 ± 2,4
<i>Heritiera utilis</i>	54	65	43	7,4 ± 1,8
<i>Petersianthus macrocarpus</i>	33	68	19	6,3 ± 2,7
<i>Piptadeniastrum africanum</i>	26	105	19	6,9 ± 5,0
<i>Terminalia superba</i>	47	68	15	2,7 ± 1,0

Les résultats obtenus sur les carottes de bois représentent les largeurs des cernes mesurées avec une précision de 0,01 mm à l'aide d'une positionmètre sur des échantillons de 9 à 12 % d'humidité. Après imbibition avec de l'eau par une procédé d'excavation du vacuum, la longueur des carottes de bois augmentait d'environ 0,5 à 4 %, ce qui, soulignons le, représente une rétractabilité théorique des troncs d'arbres comparable aux pourcentages d'accroissement en diamètre annuellement réalisables (cf. Puig et Prévost, 1982). Les données présentées sous-

estiment par ce fait l'accroissement diamétral *in vivo* qu'on aurait obtenu à l'état hygroscopique réel du bois frais au moment de sa plus forte hydratation.

D'autre part, il s'agit d'échantillons uniques d'un nombre restreint d'arbres, dont le nombre d'échantillons utilisables s'avérait faible et les difficultés d'analyse multiples. Les auteurs recommandent en effet de ne pas poursuivre les analyses de croissance sur carottes pour 3 des 6 espèces examinées à cause d'une fréquente apparition de faux cernes (cf. Mariaux, 1981 ; Baas et Vetter, 1989) et l'incertitude des interprétations. Il reste donc très difficile de déterminer ces accroissements en diamètre à leur juste valeur absolue, car, en effet, à l'échelle d'un cerne lui-même les erreurs peuvent être de 100%.

En valeur comparative, la seule constatation qu'on puisse obtenir de ces données est que la croissance en diamètre des émergents soit maintenue au-delà d'un diamètre de 100 cm à un niveau tout à fait remarquable et que ce potentiel d'accroissement se maintiendra probablement, ou n'infléchira que faiblement en approche du stade de déclin final. Ceci est illustré par un *Entandrophragma utile* (186 cm Ø), l'exemplaire représenté à gauche sur la figure 5. 1, en état de délabrement avancé, qui, d'après l'interprétation de ces cernes de croissance (échantillon no. 20 dans Kuppen *et al.*, 1992), a maintenu un accroissement moyen en diamètre de 4 mm / an sur les dernières 10 années. Ceci semble également corroborer les données obtenues dans 295 parcelles permanentes au Ghana et présentées dans Alder (1992, tableau 1), où le total des 11 501 arbres mesurés de 12 espèces d'émergents montre le plus fort accroissement en diamètre au-delà de la classe de 60 cm. Si, selon une courbe classique d'accroissement diamétral moyen, ce maximum est atteint à un diamètre élevé, l'infléchissement se réalisera sur une période importante. En d'autres termes, plus l'accroissement maximal en diamètre se réalise à faible diamètre, moins longue sera la période totale de croissance poursuivie. Ceci n'est pas sans rappeler la mortalité « précoce » dans les plantations de *Terminalia ivorensis* à 38 ans signalée en Côte d'Ivoire, ou la faible longévité observée pour des végétations « pionnières » en général.

5. 3. 3 Différenciation du bois

Une mesure qui a pourtant plus de signification physiologique pour la croissance que le diamètre est celle de l'augmentation de la section droite du tronc et, plus en particulier, de la surface de l'alburnum ou aubier, la partie physiologiquement fonctionnelle du bois avec les tissus conducteurs et les tissus du parenchyme accompagnant et les fibres, contenant les réserves en sucres et amidon. Avec l'extension radiale du tronc, le bois d'aubier s'accroît à l'extérieur et se transforme, en général, en duramen, ou bois de coeur, à l'intérieur. La quantité du bois d'aubier, ou bois « vivant », dans la section transversale du tronc traduit ainsi une mesure du système fonctionnel, de sa productivité sur les dernières saisons de croissance et, en partie en fonction de celle-ci, de sa productivité immédiate. Sur l'évolution de la proportion du bois d'aubier dans un tronc d'arbre avec son développement radial, peu de données élémentaires existent malheureusement et encore moins sur la variabilité entre espèces tropicales (cf. Swain *et al.*, 1981).

Pour les espèces des forêts de la zone climatique tempérée en Europe, on sait que le Hêtre, par exemple, ne présente apparemment pas de différence entre alburnum et duramen et que le bois de cœur semble maintenir ses tissus fonctionnels au cours de la vie de l'arbre (« Splintholzbäumen », cf. Coster, 1927). Est-ce-que cela procure un avantage stratégique à cette espèce ? Le maintien de la capacité fonctionnelle des tissus ligneux sur tout le cylindre du bois assure, théoriquement, une plus grande capacité de transport et de stockage de réserves en matières organiques et inorganiques pour l'arbre. L'évolution stratégique du plan de construction du bois par rapport aux fonctions conductrices avec une micro- ou macroporosité, a été le sujet d'études analytiques et phylogéniques (voir par exemple Braun, cité dans Oldeman, 1974a), mais quel est le rôle stratégique des autres fonctions qui assurent la capacité de stockage des réserves et la résistance mécanique et la durabilité du cylindre de bois ? Ce sont essentiellement ces dernières fonctions sur lesquelles nous interrogeons ici. Une plus grande capacité de stockage de réserves pourrait ainsi constituer une réponse adaptative aux milieux oligotrophes ou aux périodes de faible luminosité, nécessaire aux espèces qui sont contraintes de survivre à des phases de faibles ressources trophiques et de fortes pertes respiratoires.

Dans un cylindre de bois différencié en alburnum et duramen, les capacités de transport et de stockage sont limitées au bois vivant. Les vaisseaux, assurant le transport vertical de la sève brute, étant obstrués par des thylles dans le bois de cœur et déjà en partie dans l'aubier, où l'on présume qu'ils ne restent fonctionnels que dans les 2 à 3 derniers cernes d'accroissement. Les cellules de parenchyme et des fibres apparaissent vidées de leurs réserves en amidon et des principaux éléments les constituant. Contrairement à l'aubier, ce bois de cœur est déshydraté, et montre donc une plus forte résistance mécanique (cf. Sallenave, 1955) et s'avère plus durable par imprégnation des parois de cellules et par déposition dans le lumen des alcaloïdes, tannins et autres substances phytochimiques qui agissent comme fungicides et repellents contre des insectes et termites xylophages (cf. Bultman et Southwell, 1976 ; Hladik et Hladik, 1977). Ces substances provoquent un changement considérable des propriétés du bois et de sa couleur (cf. Swain et al., 1981), ce qui permet de distinguer à l'œil nue le bois de cœur dans la plupart des espèces (cf. Ayensu et Bentum, 1974). La formation du bois « parfait » paraît donc s'effectuer plus par changement actif d'une fonction physiologique en une fonction mécanique que par un simple processus passif de perte de fonctionnalité par vieillissement des cellules, comme on l'a souvent interprété.

Une partie des fonctions de transport et de réserve sont donc « troquées » au cours de la vie d'un arbre contre une fonction de résistance mécanique chez des espèces à bois différencié. Ng (1986) expose cependant, que les arbres à bois non différencié disposent d'une résistance remarquable à la pourriture du cœur par le fait que ce bois reste vivant et que ces espèces produisent souvent des latex et autres substances défensives. A propos de l'âge, ou du diamètre, à partir duquel la différenciation du bois s'accomplit, une très grande variabilité paraît exister entre espèces et même entre individus d'une même espèce (cf. Zimmermann et Brown, 1971), probablement en rapport avec l'exposition aux intempéries et les conditions

trophiques régnantes. Cela pourrait donc constituer une réponse adaptative aux milieux inhospitaliers, nécessaire pour des espèces se développant en milieu ouvert, les exposant à un nombre de contraintes mécaniques supplémentaires.

Cela pourrait également représenter une adaptation à la nécessité de prolonger la durée de vie de l'appareil végétatif pour atteindre une meilleure position pour la phase reproductive. Il s'avère que peu d'espèces à faible durée de vie, espèces « pionnières » ou, à ce propos bien nommées « weed trees », exhibent une différenciation du bois, apparemment inutile pour leurs stratégies de reproduction rapide, mais brève, hors ambiance forestière. Les courts cycles de vie garantissent une meilleure possibilité d'adaptation à des milieux changeant par un rapide « turn-over » évolutif. Par contre, la prolongation de la vie avec une utilisation stratégique des réserves accumulées dans le tronc, pourrait servir à produire un nombre important de graines sur une période prolongée afin de garantir un bon taux d'ensemencement lors des événements occasionnelles favorables qui se produisent à de très faibles fréquences dans un milieu autrement fermé et stable (voir chapitre suivant). La question d'une réponse adaptative des espèces à bois différencié ne semble cependant pas évidente à relater à des stratégies de vie, comme le précise Ng (1986).

Il nous paraît pourtant intéressant d'établir l'évolution de ce transfert de fonctions au cours de la vie d'un arbre et de déterminer les influences environnementales éventuelles qui s'y reflètent. La mesure de la surface physiologiquement fonctionnelle par rapport à la surface totale d'une section de tronc pourrait ainsi constituer un paramètre de production de l'arbre plus apte à déterminer son bilan de fonctionnement physiologique à chaque phase de vie. Au lieu de diriger son attention seulement vers la vitesse d'accumulation de nouveaux éléments par enregistrement de l'accroissement en diamètre, on considère également la vitesse de transfert de fonctions physiologiques en fonctions mécaniques et donc de la vitesse de production du bois parfait.

Cette mesure pourrait d'ailleurs paraître moins sensible aux variations saisonnières et annuelles que le diamètre par prise en considération de plusieurs périodes consécutives de fonctionnement du système cambial de production et plus fiable pour établir le taux de vigueur, ou de résistance au stress, d'un arbre. Ce paramètre nous permettra peut-être également de mieux apprécier le stade approprié pour l'exploitation d'un arbre. Au lieu de se référer au moment de la plus forte production de nouveaux éléments ligneux, il serait peut-être préférable de retenir le moment de la plus grande transformation de ces éléments en bois parfait, donc de se référer au moment d'une perte de vigueur finale, le critère bionomique que nous proposons (chapitre 7).

6. CHRONIQUE DE LA MORTALITE

Un écosystème forestier, peu ou prou exposé aux perturbations intenses d'ordres atmosphérique, sismique, volcanique, anthropique et autres - réputées balayer ou incendier de grandes étendues de forêt dans un laps de temps très court - fonctionne au régime modéré de remaniements internes. Les processus de renouvellement perpétuel s'effectuent en dehors de tout cataclysme par un remplacement graduel, et en général discret, de composantes fragilisées et atrophiées. Seulement la fin abrupte d'un arbre géant, miné par le temps et les intempéries, s'écroulant avec un grand fracas, peut encore être associée à une catastrophe par la magnitude et la soudaineté de l'événement.

Pourtant, les chutes de grosses branches, houppiers ou arbres entiers - volis et chablis - créent généralement de modestes ouvertures dans la voûte. Les brèches ouvertes par l'impact du bois, tailladant la végétation dans sa trajectoire, vont être fermées par des processus de régénération interne. Selon les modes et fréquences des ouvertures et, surtout, les dimensions qu'elles atteignent, les peuplements qui s'y régénèrent peuvent être d'une structure et d'une composition comparables ou différentes de ceux qu'ils remplacent (chapitre 5 et Kramer, 1926; Aubréville, 1938; Watt, 1947; Richards, 1952; Van Steenis, 1958; Schulz, 1960; Oldeman, 1974a, 1978, 1990; Whitmore, 1975, 1978, 1982; Hallé *et al.*, 1978; P.S. White, 1979; Rollet, 1983; Denslow, 1987; Alexandre, 1989).

L'ensemble de ces parcelles affectées par des impacts de bois tombés dans un passé plus ou moins lointain, puis régénérées, constitue un véritable patchwork dans la couverture forestière. Chaque élément s'y trouve dans un stade différent de rétablissement ou de vieillissement et l'ensemble présente donc une évolution spatio-temporelle continue. Les surfaces affectées et la cadence avec laquelle les changements s'y déroulent sont déterminées par les fréquences et les modalités de disparition des grands arbres qui, de leur vivant, forment avec leurs immenses colonnades de bois et leurs éparses frondaisons les pièces maîtresses de l'architecture forestière et, avec leur mort, deviennent « le moteur de la sylvigénèse » (Oldeman, 1974a).

La dynamique de déclin et d'effondrement des grands arbres est donc indissociablement liée aux processus de renouvellement de la couverture forestière et, de par le rôle d'instigateur de changement, à l'évolution même de l'écosystème. Les relations étroites, mais encore insuffisamment comprises, avec l'immense diversité en espèces de ces forêts constituent un vaste champ d'investigation où théories et pratiques s'affrontent (voir Whittaker, 1965; Terborgh, 1973; Strong, 1977; Connell, 1978; Orians, 1982; Miller, 1982; Leigh, 1982; Hladik, 1982; Oldeman, 1983a; Rollet, 1983; Whitmore, 1984; Denslow, 1984, 1985, 1987; etc.).

En effet, le rôle de ces destructions mineures est tel qu'on peut se demander s'il ne faudrait pas, de préférence, les considérer comme mécanismes régulateurs du

système, dans le sens que leurs magnitudes, fréquences et répartitions déterminent les niveaux de diversité et, de par l'influence d'un régime spécifique, orientent l'évolution, au lieu de les traiter comme processus « dérégulateurs » (= perturbations ou « *disturbances* », *sensu* White et Pickett, 1985).

Les formes de déclin des grands arbres se révèlent donc d'une importance toute particulière pour le fonctionnement de l'écosystème forestier et peuvent même être considérés comme un élément déterminant de sa composition (cf. Runkle, 1985). Il est d'autant plus étonnant, comme le souligne Clark (1990) dans une révision de nombreux travaux effectués en Amérique latine, que peu d'études aient été consacrées à la détermination des formes et causes de la mortalité et de la disparition des grands arbres. Mais, Odum (1971) signalait déjà plus en général que dans les études d'écosystèmes, l'attention semble davantage dirigée vers des organismes qui survivent que vers ceux qui n'y réussissent pas!

Pour l'Afrique tropicale humide nous disposions d'emblée de peu de données. Certes, les travaux d'Aubréville (1938), Richards (1939, 1952, 1963), Chevalier (1948), Schnell (1950), Jones (1950), Mangenot (1955), Guillaumet (1967), Lemée *et al.* (1975) y font référence, et contiennent de riches informations, mais dans un contexte plus général de la régénération forestière. Seul le travail de Jones (1956) donne quelques informations précises sur la mortalité des grands arbres. Nous nous en rapportons amplement dans les paragraphes qui suivent.

Ensuite, un nombre de travaux plus spécifiques a été consacré aux caractéristiques des trouées et à la régénération qui s'y effectue: en Côte d'Ivoire dans les forêts du Banco et de Taï par Nierstrasz (1975), Vooren (1979), Bonnis (1980) et Alexandre (1982a), au Gabon dans la forêt de M'Passa par Florence (1981) et Hladik (1982). Cependant, à notre connaissance, aucune étude détaillée n'avait encore été réalisée auparavant sur les formes et modalités de dégénérescence des grands arbres.

6. 1 Méthodes et techniques de travail

6. 1. 1 Précisions méthodologiques

Dans les études de la dynamique forestière, différents critères ont été utilisés pour exprimer les changements observés. Afin d'éviter toute confusion, une récapitulation brève de ces méthodes et techniques est présentée. Il convient de distinguer les taux de mortalité des taux de chute d'arbres et de formation de chablis. Tous trois représentent des indices de la dynamique forestière qui ne peuvent être déterminés correctement que par des inventaires multiples échelonnés dans le temps. Ceci semble évident, mais présente parfois encore des ambiguïtés.

Le taux de mortalité (*mortality or death rate*) est défini comme la proportion d'arbres qui meurt au cours d'une certaine période. Cet indice est couramment exprimé en pourcentages d'individus initialement en vie sur une surface déterminée

(figure 6.1). La méthode de travail consiste à énumérer à plusieurs reprises les arbres répertoriés sur une parcelle, avec notation d'individus morts ou, si le laps de temps est assez important, manquants, en fait tombés et entièrement décomposés.

Le taux de chute d'arbres (*tree-fall rate*) est calculé par division du nombre d'arbres tombés au cours d'une certaine période par le nombre total d'arbres initialement sur pied (figure 6.1). Cet indice est couramment exprimé en pourcentages annuels. La méthode de travail diffère essentiellement de la précédente en ne différenciant pas entre vie et mort - ce qui peut être délicat à observer chez les végétaux - mais entre positions, i.e. érigées ou couchées.

Le taux de formation de chablis (*gap formation rate*) représente l'indice qui serait le plus directement lié aux processus de régénération interne de la forêt (voir § 3.1). Les trouées recensées peuvent être créées par l'impact d'arbres entiers, de

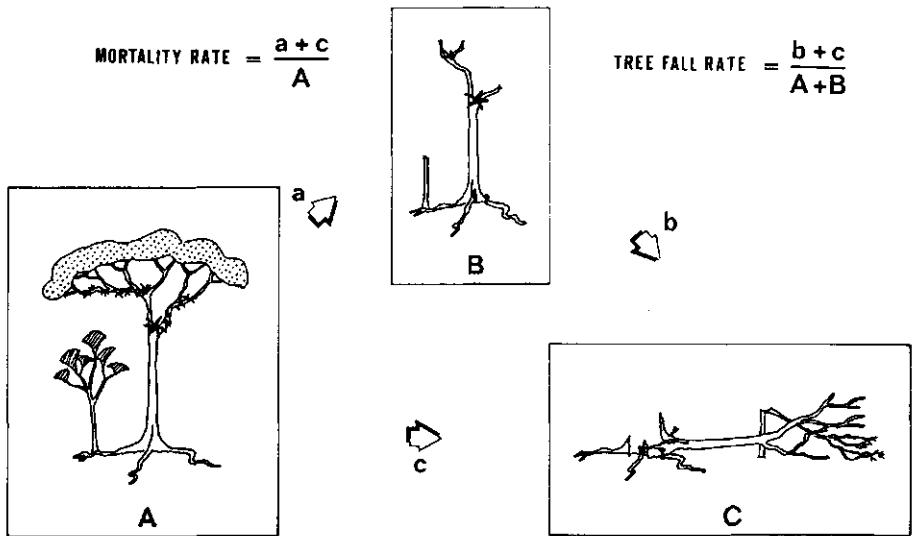


Figure 6.1 Schéma du calcul des taux de mortalité et de chute d'arbres. L'encadrement A représente le compartiment d'arbres encore en vie sur une parcelle, B les arbres morts sur pied et C les arbres tombés. Les flux annuels entre compartiments sont indiqués par les flèches a, b et c.

troncs, houppiers, grosses branches, masses de lianes ou par des combinaisons de celles-ci. Tandis que les deux taux précédents sont basés sur des comptages relativement simples et représentent des indices de changement dans une population d'arbres, celui-ci est rapporté à la surface et soulève ainsi le problème d'un choix aléatoire des limites des aires considérées. Quelle ouverture est encore significative et quelle zone peut être délimitée comme « touchée »?

Brokaw (1982a) a reconnu qu'il y avait besoin d'une définition "*enabling us to identify consistently as gaps those openings likely to have significant consequences for forest dynamics*", mais signalait aussi que cela comporte un élément difficile à déterminer d'emblée. Afin de surmonter la difficulté, cet auteur a proposé une définition-type, qui considère les ouvertures comme "*a hole in the forest extending through all levels down to an average height of 2 m above ground*". Il a cependant été démontré par des mesures d'éclairement dans les chablis et la végétation en périphérie (voir par exemple dans Florence, 1981; Riéra, 1983; Popma *et al.*, 1988), que la surface affectée par une augmentation d'éclairement s'étend bien au-delà de celle qui correspond à la projection verticale d'une brèche dans la voûte. Ailleurs en forêt, d'autres taches de soleil ou concentrations d'éclairement diffus jouent probablement un rôle aussi important dans le conditionnement de l'ensemble des semis et jeunes plantes (Alexandre, 1982b; Rollet, 1983; Oldeman, 1992). L'influence qu'exerce une ouverture de la voûte sur la régénération dépasse donc largement la surface prise en compte par une définition arbitraire comme celle de Brokaw, et par conséquent, sa signification écologique est faible. Les importances de la forme de la trouée, de son orientation et exposition au soleil, de ses dimensions relatives à la hauteur de la végétation environnante (*cf.* Catinot, 1965) ne sont pas non plus considérées.

Nombre d'auteurs continuent cependant à utiliser de telles définitions pour quantifier la dynamique forestière par des « temps ou taux de renouvellement » (temps moyen de retour d'un chablis au même endroit; *turn-over time/ rate*), souvent à titre comparatif pour pouvoir situer le dynamisme des forêts étudiées (*e.g.* Hartshorn, 1978, 1980; Bonnis, 1980; Florence, 1981; Torquebiau, 1981; Brokaw, 1982b; Uhl, 1982; Bech, 1983; Lang & Knight, 1983; Hubell & Foster, 1986; Lawton & Putz, 1988 ; Clark, 1990; Jans *et al.*, 1993 ; etc.). Une telle comparaison paraît difficile à réaliser par la divergence des méthodes appliquées et la grande hétérogénéité des forêts étudiées. En outre, peu d'attention est généralement attribuée au fait que les chablis peuvent se recouvrir, partiellement ou entièrement, et que la surface de la forêt ne représente donc pas une mosaïque d'éléments simplement juxtaposés (*cf.* Hartshorn, 1978; Rollet, 1983; Riera & Alexandre, 1988). Les temps de renouvellement obtenus en ignorant les effets de superposition de chablis sont donc généralement trop courts. D'ailleurs, comme le remarque Hladik (1982), ces mesures de temps ou d'âge moyen n'ont pas grande signification dans un milieu aussi hétérogène que la forêt tropicale dense humide où les âges atteints par les arbres sont très variables.

Dans le cadre de notre étude, axée sur les phénomènes de déclin et de mortalité chez les grands arbres, nous avons donc préféré utiliser les taux de mortalité et de chute de bois pour mieux appréhender les mécanismes qui régissent la dynamique d'une forêt. Cependant, même un critère qui peut, de premier abord, paraître évident, comme celui d'un arbre tombé, demande à être précisé afin de réaliser des comptages précis. Si dans le cas d'un déracinement l'arbre tout entier est concerné, dans celui d'un arbre brisé, une partie reste en place, appelée dans le lexique forestier « chandelle » ou « quille », qui doit aussi être classée. Dans ce dernier cas, nous avons répertorié comme sujet tombé tout arbre dont la partie restante, la souche, ne dépassait pas deux mètres de haut. Si la partie restante était plus importante, la chandelle conservait le statut d'arbre érigé, pour être classée, en cas d'absence de rejets, comme bois mort sur pied au cours de l'inventaire suivant.

Un tel cas se présentait chez un *Pachypodanthium staudtii*, dont la cime avait été emportée par un violent coup de vent, et qui ne donnait des signes de vie par formation de rejets qu'après une année d'inactivité apparente. Par contre, on ne pouvait s'y méprendre dans le cas de l'espèce la plus banale de la station, *Corynanthe pachyceras*, qui formait, immédiatement après bris de tronc, de nombreux rejets vigoureux (figure 6.2). Les arbres déracinés de cette espèce, encore partiellement ancrés dans le sol, continuaient à former de nouvelles tiges sur les troncs couchés. Ceci se produisait également chez les espèces *Coula edulis*, *Trichoscypha arborea* et *Calpocalyx brevibracteatus*, qui se régénéraient ainsi de manière végétative. Contrairement aux apparences, il n'est donc pas toujours évident de diagnostiquer la mort d'un arbre.



Figure 6.2 Pied d'un *Corynanthe pachyceras* (Rubiacées) ayant formé de nombreux rejets sur une souche restante.

Les arbres étaient considérés moribonds quand ils avaient perdu graduellement une grande partie de leurs branches majeures ou de leur cime. Leur état de dégénérescence et les bois morts épargnés au sol, dans différents stades de décomposition, fournissaient d'amples indications. En outre, durant la phase de sénescence, bien remarquable chez des gros individus de *Triplochiton scleroxylon*, la formation des complexes de « réitérations incomplètes » (Hallé *et al.*, 1978) est fréquente (voir § 5.2.2), par activation de bourgeons à un niveau inférieur dans la cime, en signe de diminution physiologique et de perte de contrôle trophique du système auparavant actif. Les arbres qui n'avaient pas été clairement identifiés dépérisants ou morts, constituant l'ensemble du passé, ont été regroupés dans la catégorie d'arbres « sains » (tableau 6.2), qui regroupe ainsi les individus appartenant aux ensembles du présent et futur (voir § 5.2.1).

6. 1. 2 Techniques d'inventaire

Les gros bois morts, qui de par leurs dimensions étaient susceptibles de provenir des arbres de la voûte forestière, ont été arbitrairement définis comme ceux d'un diamètre égal ou supérieur à 30 cm. Sur la parcelle d'environ 10 ha décrite dans le § 4.1, les gros bois morts jonchant le sol ont été mesurés avec un ruban gradué en centimètres pour établir leurs diamètres aux extrémités et leur longueur, numérotés et étiquetés avec des labels en plastique et cartographiés à l'aide d'un décamètre et d'une boussole de la marque Suunto® KB 14/360R. Un croquis coté de la disposition et configuration de chaque bois mort a été dressé afin d'établir une carte détaillée de leur répartition (figure 6.11). L'âge du bois mort a été grossièrement estimé par appréciation du degré de décomposition du bois et de la hauteur du recrû dans la trouée (voir § 6.3). Sur chaque fiche de renseignement figurait également l'orientation de la chute et de la pente locale (figure 6.12) ainsi que le nom de l'espèce, si la détermination était possible (tableau 6.1).

Les inventaires ont été répétés en notant les nouvelles chutes de bois avec un intervalle d'environ six mois sur une période de trois ans (d'août 1981 à août 1984). Les arbres tombés d'un diamètre minimum de 30 cm ont été cartographiés, mesurés et classés selon qu'ils étaient déracinés ou brisés. Dans ce dernier cas, les hauteurs des chandelles et longueurs des parties tombées ont été mesurées à l'aide d'un dendromètre, marque Suunto® PH 5/15020PC et d'un décamètre. Les grands arbres dépérisants qui se démembraient progressivement et les arbres morts sur pied ont également été mesurés en diamètre (à 1,3 m du sol côté amont, ou au-dessus des irrégularités du tronc, contreforts/ racines-échasses) et en hauteur, et leurs positions cartographiées (figure 6.13). Ainsi que cela a été stipulé dans le paragraphe précédent, aucune mesure de la surface affectée par les chutes de bois n'a été réalisée. Les données provenant de la même station et mentionnées dans Jans *et al.* (1993), suivant la voie tracée par Brokaw, ont été établies ultérieurement et indépendamment.

6. 1. 3 Cubage du bois mort

Afin de pouvoir disposer d'une approximation de la production du bois, nous avons procédé à un cubage de tout bois mort relevé lors de la période d'observation de 3 ans. Ce cubage a été réalisé à partir des mesures en longueur et en diamètre d'arbres morts et tombés de plus de 30 cm de diamètre ou de sections de troncs ($\varnothing =$ la moyenne des deux extrémités) et de grosses branches provenant d'un arbre correspondant à ces dimensions. Pour les arbres entiers le volume du bois a été obtenu selon la formule de Dawkins (1961a):

$$V = 0,0368 + 0,545 [ab \times lt]$$

où - V - exprime le volume avec écorce en m^3

- ab - l'aire basale en m^2

- lt - la longueur (hauteur) totale de l'arbre en m

Pour les troncs, ou sections de tronc, nous avons utilisé le barème de cubage du CTFT (4ème édition, 1973), qui se base sur le volume d'un cylindre. Le volume des grosses branches a été calculé, soit selon la formule de Dawkins en les interprétant comme arbre miniature dans le cas d'une branche ramifiée, soit selon le barème de cubage en les considérant comme section de tronc dans le cas d'un grand axe non-ramifié.

Le volume du gros bois mort provenant des arbres ≥ 30 cm de diamètre sur une surface d'environ 10 ha s'élève ainsi à $56,7 m^3$ sur une période de trois ans. Une variabilité importante de $0,7$ à $15,1 m^3$ a été enregistrée entre les 10 sous-parcelles d'environ 1 ha (voir § 4.1). Une moyenne d'environ $2 m^3/ha/an$ est ainsi obtenue. En admettant qu'il n'y ait pas d'accumulation de bois mort ou de fluctuations importantes dans les quantités produites sur la surface totale de 10 ha, donc que l'écosystème est en équilibre à cette échelle, la production du bois par accroissement diamétral devrait compenser les « pertes » enregistrées dans cette période et, au moins, atteindre les mêmes ordres de grandeur.

Cette productivité de $2 m^3$ est pourtant faible, tout en considérant l'abstraction d'une fraction de petits bois, et bien inférieure à celle mentionnée par Huttel et Bernhard-Reversat (1975) pour les forêts du Banco et de Yapo, où la moyenne de l'accroissement annuel en volume du bois fort ($\varnothing > 7$ cm) s'élève à $5,4 m^3/ha$ pour les meilleurs sites. Les considérations méthodologiques exprimées dans le § 5.3 et l'importante variabilité spatiale, due aux effets « toposéquentiels » et les changements en composition et architecture qu'ils induisent (voir § 5.1 et 5.2), nous amène par conséquent à situer, grossièrement, la productivité en bois ($\varnothing \geq 30$ cm) dans une fourchette de 2 à $4 m^3/ha/an$ sur ce site en Forêt de Taï. Il serait d'ailleurs vain de tenter d'affiner cette estimation, tant que les différentes sources de variabilité ne sont pas mieux maîtrisées et compensées dans un protocole et dispositif de mesures adaptées à l'hétérogénéité de la forêt.

6. 2 Composition floristique de l'ensemble du passé

Au cours du premier inventaire, 140 labels ont été placés pour indiquer les bois morts jonchant le sol. Il a été possible de déterminer le nom de l'espèce dans 64 cas d'après les caractéristiques des feuilles, fruits et fleurs ou de l'écorce, la forme générale du tronc, des contreforts ou racines-échasses. La moitié de ces cas concerne des grosses branches dont l'arbre d'origine a pu être déterminé. Des 34 événements enregistrés au cours de relevés périodiques successifs, 6 sont restés indéterminés à cause de leur état de décomposition avancé. Aucun échantillon de bois n'a été pris pour compléter les déterminations (cf. Jones, 1956), vu le temps et les coûts de leur analyse et le peu d'informations complémentaires que cela aurait apporté. L'ensemble des espèces déterminées au cours des 8 relevés est présenté dans le tableau 6.1.

La composition en espèces du bois mort est proche de celle de la voûte actuelle (voir § 5.1) et on ne peut donc conclure à des changements floristiques importants sur la base de ces données, qui, rappelons-le, couvrent une période relativement restreinte par rapport aux âges de plusieurs centaines d'années couramment atteints par les arbres. D'ailleurs, en absence d'événements d'ordre épisodique, provoquant des changements brutaux dans la composition floristique, comme décrits après tornades et ouragans par Whitmore (1974), Crow (1980) et Dittus (1985) et après tremblements de terre et glissements de terrain par Garwood *et al.* (1979), on ne peut s'attendre à une évolution rapide du cortège floristique (cf. Swaine *et al.*, 1987b). Seul l'influence humaine, supposée omniprésente dans les forêts africaines (Richards, 1973; Sowumni, 1986), aurait pu provoquer, dans un passé plus ou moins lointain, et cela à partir de il y a 3.000 ans environ, des modifications abruptes et importantes. À part des traces de présence humaine, soit d'une date relativement récente soit présumées très anciennes (voir § 4.1.1), aucune indication précise ne nous permet de confirmer l'hypothèse que toutes les forêts africaines représentent en fait des «forêts secondaires».

Il est cependant remarquable qu'aucun *Piptadeniastrum africanum* (Mimosacées), espèce pourtant bien représentée dans le bassin de l'Audrénilsrou et sur la station (Hutzel, 1977; Vooren, 1979; Offermans, 1985), n'ait été enregistré parmi le bois mort. Leurs populations locales se présentent probablement sous forme de cohortes dont certaines n'ont pas encore atteintes la phase de sénescence. Nous reviendrons sur le comportement de cette espèce dans le chapitre 7.

La présence de *Anthocleista nobilis*, caractéristique des recrûs secondaires (De Namur, 1978a), est due à l'effondrement d'un seul pied isolé dans le bas-fond, site préférentiel de l'espèce en forêt intacte (cf. Aubréville, 1959).

Tableau 6.1 Espèces déterminées en tant que bois mort (arbres et grosses branches avec un diamètre minimum de 30 cm).

Nom de l'espèce	nom de famille	nombre
<i>Corynanthe pachyceras</i>	RUBIACEAE	18
<i>Calpocalyx brevibracteatus</i>	MIMOSACEAE	11
<i>Uapaca guineensis</i>	EUPHORBIACEAE	9
<i>Chrysophyllum taiense</i>	SAPOTACEAE	8
<i>Coula edulis</i>	OLACACEAE	5
<i>Heritiera utilis</i>	STERCULIACEAE	5
<i>Oldfieldia africana</i>	EUPHORBIACEAE	5
<i>Erythrophleum ivorense</i>	CAESALPINIACEAE	5
<i>Uapaca corbisieri</i>	EUPHORBIACEAE	3
<i>Nauclea diderrichii</i>	RUBIACEAE	3
<i>Parinari excelsa subsp. holstii</i>	CHRYSOBALANACEAE	3
<i>Anthonotha fragrans</i>	CAESALPINIACEAE	2
<i>Pachypodanthium staudtii</i>	ANNONACEAE	2
<i>Klainedoxa gabonensis</i>	SIMAROUBACEAE	2
<i>Lophira alata</i>	OCHNACEAE	2
<i>Pycnanthus angolensis</i>	MYRISTICACEAE	1
<i>Stereospermum acuminatissimum</i>	BIGNONIACEAE	1
<i>Entandrophragma utile</i>	MELIACEAE	1
<i>Anthocleista nobilis</i>	LOGANIACEAE	1
<i>Pentaclethra macrophylla</i>	MIMOSACEAE	1
<i>Dialium aubrevillei</i>	CAESALPINIACEAE	1
<i>Xylopia quintasii</i>	ANNONACEAE	1
<i>Trichoscypha arborea</i>	ANACARDIACEAE	1
<i>Gilbertiodendron taiense</i>	CAESALPINIACEAE	1

Nomenclature: d'après Voorhoeve (1979)

6. 3 Processus et temps de décomposition

Une tentative de discrimination du bois mort selon la durée de séjour au sol a été entreprise en prenant en compte l'état d'avancement de la décomposition et la hauteur atteinte par la régénération dans la trouée (figures 6.3 et 6.4). La classification a été réalisée en répartissant le bois mort dans trois grandes catégories d'âges pondérés: « récent », « moyen » et « vieux ». Les arbres morts, encore sur pied lors du premier inventaire et dont la chute avait été enregistrée au cours de la période d'observation de 3 ans, n'ont pas été inclus dans les estimations d'âge. Leur état de décomposition étant en avance par rapport au stade de régénération du chablis. Dans les chablis plus anciens ce décalage s'efface progressivement avec la fermeture de la trouée et il devient impossible de distinguer les chablis créés par

Figure 6.3 Progression de la décomposition d'un tronc mort couché sur le sol forestier. Les stades « récent », « moyen » et « vieux » se succèdent dans une vingtaine d'années. Noter l'édification des termières le long du tronc.

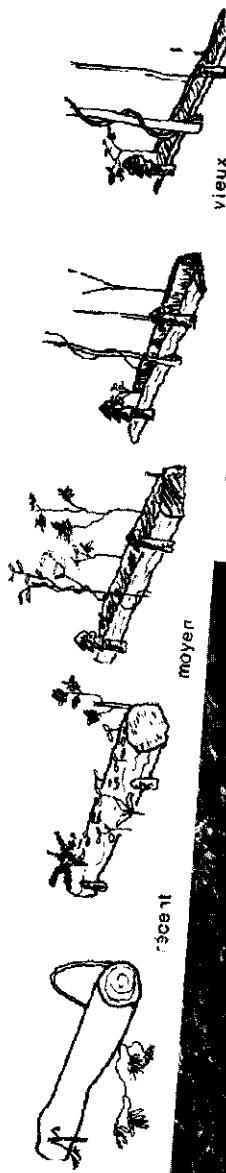


Figure 6.4 Photographies de troncs morts dans les stades de décomposition « moyen », à gauche, et « vieux », à droite. Des germinations de *Piptadeniastrum africanum* couverte de litière et sa face inférieure en contact avec le sol se décomposent plus rapidement que l'intérieur du tronc, sa face supérieure

101



bois mort de ceux originaires du bois « frais ». Les évolutions architecturales et floristiques de ces deux types de chablis se rapprochent au cours de la « cicatrisation » (Mangenot, 1958), mais la chronologie de ces processus n'est pas encore bien élucidée.

Des traces plus discrètes de très vieux chablis, où le bois avait été entièrement décomposé, ont été rencontrées sous forme de cratères et buttes de déracinement, particulièrement persistantes sur sols gravillonnaires, et d'alignements de nids de termites (figure 6.5). Aucune tentative d'intégration de ces traces de chablis n'a été entreprise, à cause de la constatation d'une présence plus forte et plus durable sur les sites en amont (Hijweege, 1985), ou par des apparitions conditionnées par la présence de différentes espèces de termites xylophages (Sangaré et Bodot, 1980).



Figure 6.5 Positionnement de termitières (notés par des flèches), de part et d'autre d'un bois mort, marquant ainsi par leur alignement l'emplacement du tronc après décomposition.

Lors du premier inventaire, 84 arbres jonchant le sol ont été enregistrés. Durant les 3 années consécutives, 11 autres exemplaires se sont effondrés. Sous réserve qu'il n'y ait pas d'accumulation nette de bois mort sur le sol forestier, ou de fluctuations importantes dans leurs quantités, on pourrait être amené à énoncer que la durée moyenne de la décomposition d'un arbre au sol s'élève à 22 ans. Anderson et Swift (1983) mentionnent dans une discussion des processus de décomposition que le bois d'un diamètre supérieur à 3 cm a besoin d'au moins 15 ans pour se décomposer dans une forêt tropicale dense humide. Kira (1978) indique un temps de décomposition de 15 à 16 ans pour la disparition complète d'un gros bois mort couché au sol forestier et Lieberman *et al.* (1985) constatent que 37% des sujets morts de plus de 10 cm de diamètre sont décomposés après 13 ans. Des estimations plus faibles du temps de décomposition sont avancées par Evans (1976) : 5 ans; Jones (1956), Lang et Knight (1979, 1983) : 10 ans et Poore (1968) : 12 ans.

Cependant, le taux de décomposition de la matière ligneuse est extrêmement variable (Anderson et Swift, 1983) et fortement influencé par un complexe de facteurs interdépendants. Ainsi, l'intervention de différents genres d'agents de décomposition, tels termites, insectes, champignons et bactéries, en nombres variables (voir Bultman et Southwell, 1976; Abe, 1978; Rayner et Todd, 1979; Golley, 1983; Käärik, 1983), les caractéristiques de la matière ligneuse, tels densité et diamètre, présence de substances phytochimiques, taux d'humidité et d'oxygène (Yoneda, 1975, 1982; Lang et Knight, 1979; Graham et Cromack, 1983) et les variations micro- et macroclimatiques *in situ* (Bray et Gorham, 1964; Ewel, 1976; Thaitusa et Granger, 1979), jouent un rôle important. Le temps moyen de décomposition, comme toute autre expression en durée ou âge moyen, ne représente donc qu'une simplification grossière des processus réels et ne peut servir à établir une valeur exacte pour des taux de décomposition.

Contrairement à la situation dans la forêt de Pasoh en Thailande où 70% des chutes de bois consistent en bois frais (Yoneda *et al.*, 1978; Kira, 1978), une proportion importante du bois jonchant le sol provient ici des individus morts sur pied (voir sections suivantes). Par conséquent, il ne peut y avoir une relation étroite entre état de décomposition et hauteur du recrû. Ceci nous a conduit à ne nous servir de la classification approximative d'âges du bois mort que pour une vérification des fréquences de chutes et leurs répartitions spatiales (§ 6.7 et § 6.8).

6. 4 Taux de mortalité et de chutes d'arbres

Malgré les différences nettes qui existent entre ces deux taux de disparition d'arbres (voir figure 6.1), leurs indices sont parfois confondus. Par exemple dans une excellente revue des connaissances établie par Leigh (1975), où son tableau 2 mentionne "tree-fall rate", tandis que dans le texte l'auteur fait référence aux effectifs d'arbres morts. Un rapport certain, mais peu évoqué, doit exister entre les deux indices. On sait, par exemple, que les taux de chute d'arbres sont influencés par l'importance de la catégorie d'arbres morts sur pied, qui semble s'accroître au

cours de l'évolution d'un peuplement (cf. Bormann et Likens, 1979). Les taux de mortalité, au contraire, ne semblent pas être affectés, ou seulement d'une manière indirecte, probablement par rapport à la variation de l'espacement et de la densité totale d'un peuplement (voir ci-dessous).

Pour une modélisation de l'évolution forestière, Shugart (1984) propose que la mortalité dépende de trois différents facteurs: l'atteinte de l'âge maximum (mort de vieillesse après sénescence), le passage au-dessous d'un seuil de croissance minimum pour une durée considérée critique (dépérissage et mort par suppression) et l'occurrence d'événements épisodiques, tels maladies, défoliations, tempêtes, inondations, incendies, etc. (mort accidentelle à la suite d'un cataclysme). Chez les grands arbres arrivés à maturité et en pleine expansion de cime, les événements de mortalité se manifestent essentiellement suite à l'occurrence d'une dégénérescence physiologique ou par élimination accidentelle. Nous discutons en plus de détail de l'évolution de ces processus chez deux espèces de grands arbres dans le chapitre 7.

Dans ce paragraphe, nous présentons d'abord les pertes d'effectifs qui ont eu lieu dans les populations de grands arbres sur une période de trois ans, pour lesquels nous avons examiné trois parcelles d'une surface totale d'environ 6 ha (voir § 4.1) et ensuite nous discutons dans § 6.6 des formes et causes de leur disparition.

Dans le tableau 6.2, la situation initiale et les changements intervenus au cours de la période de trois ans ont été exprimés en nombre d'individus, en aire basale (surface totale des sections de troncs) et en aire basale moyenne. Ce dernier chiffre a été obtenu en divisant, pour chaque catégorie d'arbres, l'aire basale totale par le nombre de sujets qui y figure. Cette expression pondérée a été introduite pour éviter la distorsion relative de la surface totale de l'aire basale par l'augmentation disproportionnée qu'apporte la surface de section d'un seul très grand arbre (tableau 6.3); l'importance de ces géants étant d'autre part insuffisamment valorisée par une simple expression en nombre d'individus.

Ceci est notamment perceptible dans la catégorie d'arbres sénescents qui montre avec quelques 17 individus, totalisant 13,14 m² d'aire basale, une moyenne de 0,77 m². Chiffre très élevé comparé à la moyenne obtenue pour la catégorie comportant tous les arbres « sains » sur la station, la valeur de référence dans le tableau 3.2: 0,30 m². Cette valeur élevée de l'aire basale moyenne indique que la catégorie d'arbres sénescents comporte essentiellement de très grands exemplaires, ce qui est en accord avec des indications de longues périodes de déclin pour les émergents (cf. Whitmore, 1975; Hallé *et al.*, 1978).

Par conséquent, la période d'étude de trois ans s'est avérée trop courte pour pouvoir observer la dégénérescence totale des très grands arbres. Seulement 5 arbres, relativement petits, mouraient sur pied lors de cette période, ce qui est, de nouveau, bien perceptible dans l'aire basale moyenne obtenue pour cette catégorie: 0,13 m².

Tableau 6.2 Mortalité et chutes d'arbres ≥ 30 cm de diamètre sur une surface d'environ 6 ha.
Situation initiale (A) et pertes par mortalité et chutes d'arbres sur une période de trois ans (B).

A: SITUATION INITIALE	nombre d'arbres	aire basale (m^2)	aire basale moyenne (m^2)
arbres sains	419	115,77	0,28
arbres sénescents	17	13,14	0,77
Total arbres vivants	436	128,91	0,30
arbres morts sur pied	22	8,19	0,37
arbres tombés	52	24,65	0,47
Total arbres morts	74	32,84	0,44
B: PERTES D'EFFECTIFS SUR 3 ANS			
arbres morts sur pied	5	0,65	0,13
arbres tombés à bois frais	3	0,60	0,20
Total arbres morts	8	1,25	0,15
arbres morts tombés	4	1,96	0,49
arbres tombés à bois frais	3	0,60	0,20
Total arbres tombés	7	2,56	0,37

Tableau 6.3 Contribution relative de quatre groupes de diamètre à l'aire basale de la catégorie d'arbres morts indiquée dans le tableau 6.2 A.

Groupes de diamètre	nombre d'arbres	aire basale (m^2)	aire basale moyenne (m^2)	pourcentage de l'aire basale
30 à 38 cm	22	1,99	0,09	6 %
39 à 64 cm	28	5,54	0,20	17 %
65 à 95 cm	13	6,17	0,47	19 %
> 95 cm	11	19,14	1,74	58 %
Total	74	32,84	0,44	100 %

Des 22 exemplaires initialement dénombrés comme morts sur pied, 4 se sont effondrés au cours de la même période, ce qui a quasiment équilibré le nombre de sujets dans cette catégorie. Vu qu'il s'agissait ici des exemplaires moyennement plus grands ($0,49 \text{ m}^2$), l'aire basale de la catégorie a diminué de $8,19 \text{ m}^2$ à $6,88 \text{ m}^2$.

Sur la base de ces chiffres, on pourrait, encore une fois, avec toutes les réserves que cela appelle, établir le temps moyen qu'un arbre mort reste sur pied: 15 ans. Un chiffre d'un même ordre de grandeur, 16 ans, a été mentionné par Jonkers et Schmidt (1984) pour les arbres morts dans une forêt dense humide au Suriname.

Durant les trois années, 7 arbres en tout sont tombés sur un nombre total de 458 arbres, morts ou vivants, initialement sur pied. Le taux annuel de chute d'arbres s'élève ainsi à 0,51%, ou calculé sur la base des données en aire basale, à 0,62%; l'écart étant provoqué par une aire basale moyenne légèrement plus importante pour la catégorie d'arbres tombés (voir tableau 6.2). La mortalité globale est composée de la chute de 3 arbres vivants et de la mort sur pied de 5 arbres relativement petits, déjà mentionnés. Par conséquent, le taux de mortalité est déterminé par la mort de 8 arbres sur un nombre initial de 436 individus vivants. Le pourcentage annuel atteint ainsi 0,61% sur la base du nombre d'individus. L'aire basale moyenne de $0,15 \text{ m}^2$ exprime une absence importante de grands arbres et rend l'expression d'un taux de mortalité sur la base des données en aire basale peu représentative, voire aléatoire.

Un taux de mortalité de 0,61% peut paraître faible comparé aux taux relevés dans d'autres forêts, mais n'est certainement pas exceptionnel (cf. Phillips et Gentry, 1994). Une sélection de données disponibles figure dans le tableau 6.4. Les taux de mortalité mentionnés par Baas Becking (1948) proviennent des relevés dans « Cibodas Mountain Gardens » sur l'île de Java. Aucune spécification n'est donnée de la surface étudiée ou de la limite inférieure en diamètre des individus recensés, mais les très longues périodes d'observation justifient leur mention.

Les taux de mortalité annuels exprimés en pourcentages de l'aire basale semblent plus variables que ceux exprimés en pourcentages d'individus pour les études mentionnées dans le tableau 6.4. Leur sensibilité au nombre de grands arbres recensés (voir tableau 6.3), nombre relativement élevé ici, mais variable dans les différents types de formations forestières (voir § 5.2.7), peut en être la cause.

6. 5 Distribution des diamètres

Les taux exprimés en nombre d'individus dans le tableau 6.4 ont tendance à grimper si le diamètre inférieur des populations d'arbres recensés devient plus faible. Les études comprenant les petits diamètres (Müller et Nielsen, 1965; Hladik, 1982) font apparaître des taux de mortalité annuels dépassant 1%, comme Leigh (1975) l'indique. Un seuil de 30 cm de diamètre les fait apparemment descendre sous le 1%. Ceci est bien perceptible dans les données de Hladik (1982), où différentes limites inférieures (30, 10 et 5 cm) ont été utilisées. La montée du taux de

Tableau 6.4 Taux de mortalité annuels dans différentes forêts tropicales non assujetties à des cataclysmes récents. Les données d'études marquées par une astérisque sont d'après Hladik (1982); les études marquées par deux astérisques concernent des vieilles forêts secondaires ou semi-décidues (cf. Chevalier, 1948; Lawson *et al.*, 1970; Putz, 1983).

Pays / auteur	surface (m ²)	dia- mètre (cm)	nbr. d'ar- bres	nbr. de morts	période d'obser- vation	taux de mortalité/an % d'indi- vidus	% aire basale
1. Côte d'Ivoire/ étude actuelle	60.000	> 30	436	8	3 ans	0,61	-
2. Côte d'Ivoire/ Bech, 1983	70.000	> 30	499	20	4½ ans	0,89	-
3. Côte d'Ivoire/ Müller & Niel- sen, 1965 (**)	1.600	> 3	130	8	5 ans	1,23	1,3
4. Gabon/ Hladik, 1982	4.000	> 5	297	24	7 ans	1,15	1,4
		> 10	180	13	7 ans	1,03	1,0
		> 30	46	3	7 ans	0,93	1,1
	9.000	> 30	93	6	7 ans	0,92	1,8
5. Ghana/Swaine & Hall, 1986 (**)	2.000	> 9,5	1124	233	12 ans	1,72	-
6. Malaisie/ Wyatt-Smith, 1966 (*)	16.200	> 10	875	88	10 ans	1,00	1,3
			768	162	12 ans	1,75	1,6
7. Bornéo/ Nicholson, 1965 (*)	18.200	> 10	1211	78	6 ans	1,07	0,7
8. Java/Baas- Becking, 1948	?	?	309	62	22 ans	0,91	-
			91	22	35 ans	0,69	-
			298	144	58 ans	0,83	-
9. Puerto Rico/ Briscoe & Wadsworth, 1970	12.000	> 10	683/ ha	?	10 ans	1,10	2,6
			768/ ha	?	10 ans	1,20	0,7
10. Costa Rica/ Lieberman & Lieberman, 1987	12.400	> 10	446/ ha	1302	13 ans	2,03	-
11. Panama (BCI)/ Putz & Milton, 1982 (**)	10.000	> 19	171	7	5 ans	0,82	-
			157	10	5 ans	1,27	-

mortalité avec l'abaissement du seuil diamétral sera notamment perceptible avec l'inclusion de petits diamètres (< 20 cm), là où la tendance exponentielle d'une distribution de diamètres « sous-estime le nombre réel d'arbres » (Caussinus et Rollet, 1970; Rollet, 1974, 1979). Il est également probable que c'est à partir de cette taille que les phénomènes de réitération des arbres, avec une production de troncs « surnuméraires » (Oldeman, 1974a), interviennent. L'individu, tel qu'on l'interprète habituellement, se « démultiplie » pour constituer une « métapopulation » (White, 1979), ce qui devient perceptible dans les statistiques à partir de cette taille (voir notamment dans Huttel, 1975a). Il est donc également possible que la notion classique de l'individu sous-estime les nombres de troncs dans les classes diamétrales au-delà de 20 cm. On devrait peut être considérer les arbres comme une population d'individus pour une meilleure interprétation des observations démographiques (cf. White, 1979 et chapitre 7).

Pour la réalisation d'études de la mortalité chez les arbres des forêts tropicales, nous sommes contraints de nous servir des distributions exprimées en diamètres, ou en d'autres dimensions, parce que peu, sinon rien n'est connu sur leurs structures d'âge (Harper et White, 1974). Cependant, ainsi que White (1980), Sarukhán (1980) et Hughes (1984) le soulignent, les dimensions atteintes par les arbres dans les forêts naturelles ne correspondent pas toujours à leurs âges et la mortalité est plutôt fonction de la taille d'un individu que de son âge. Dans des peuplements très denses, la mortalité suit une relation mathématique : "3/2 thinning rule" (cf. White et Harper, 1970; White, 1980), qui s'ajuste selon les effectifs et les dimensions atteintes par les individus. On parle ainsi d'une « éclaircie naturelle ». Ceci n'a rien de surprenant, puisqu'il y a des limites au nombre de structures tridimensionnelles qu'on puisse regrouper dans une surface plane (voir aussi § 5.2.7). Elle s'exprime dans une décroissance du nombre d'individus par classe diamétrale, comme le démontrait De Liocourt (1898), selon une expression à tendance exponentielle, ou hyperbolique si l'on inclut les classes de moins de 20 cm (cf. Pierlot, 1968; Huttel, 1975a), ce qui apparaît comme une manifestation globale des structures des forêts (voir Rollet, 1974, 1979).

La distribution de diamètres des arbres morts et vivants (figure 6.6) montre un aspect caractéristique de la Forêt de Tai, déjà perceptible dans les données de la parcelle A (Vooren, 1979; voir encart figure 6.6): l'abondance relative des arbres dans les classes de 40 et 50 cm de diamètre. Cette situation traduit bien l'impression visuelle sur le terrain d'une densité importante d'arbres, appartenant à un nombre limité d'espèces, à tendance grégaire ou parfois même en taches quasi monospécifiques (voir § 5.1.2), atteignant 20 à 25 m de haut, notamment *Coula edulis*, *Corynanthe pachyceras*, *Scytopetalum tieghemii*, *Calpocalyx brevibracteatus*, *Diospyros spp.*, *Chidlowia sanguinea*. Cette couche dense de houppiers à la mi-hauteur de la forêt pourrait être interprétée en termes architecturaux comme un « faux plafond » délimitant intérieurement l'ensemble de la charpente forestière.

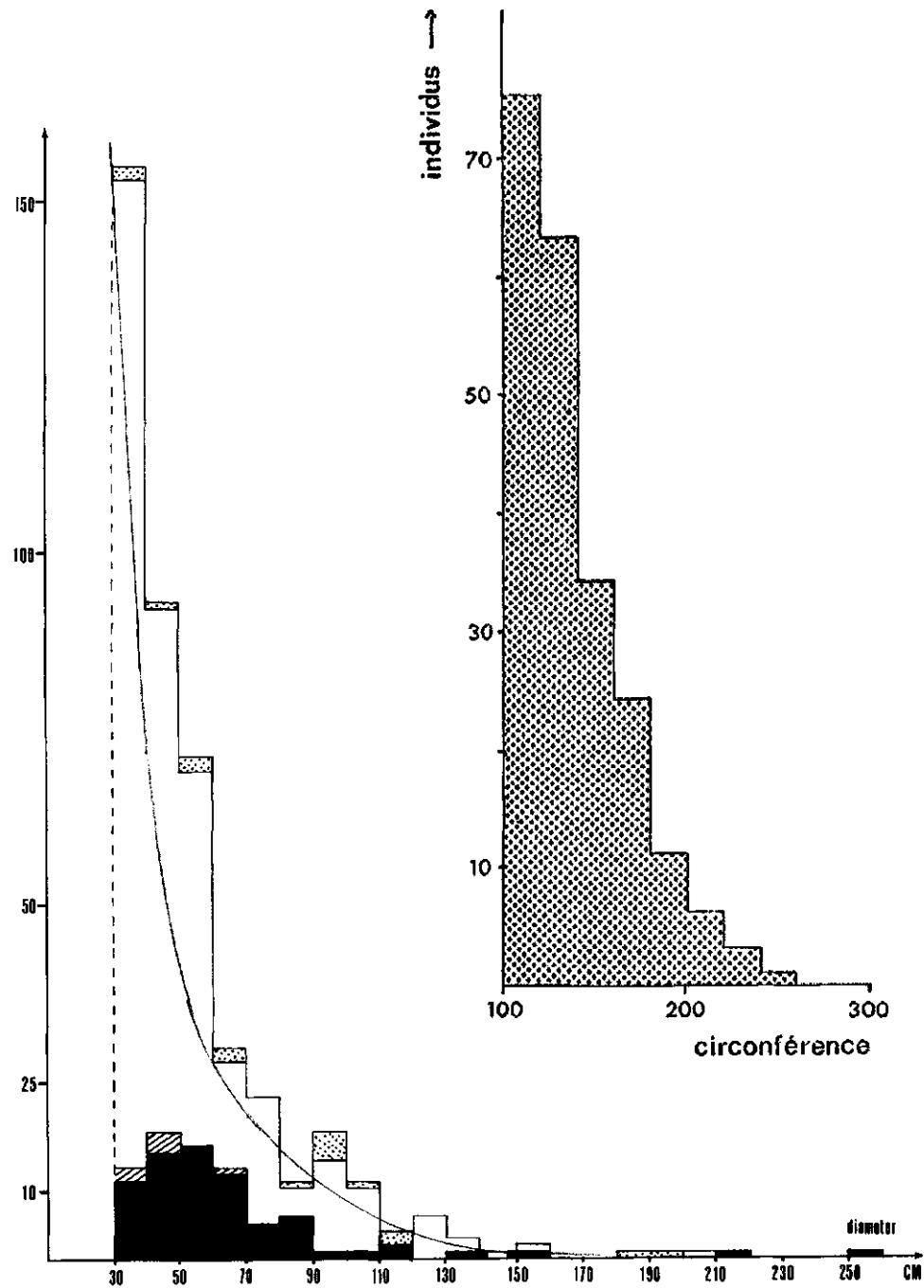


Figure 6.6 Distribution de diamètres des troncs morts mesurés lors du premier relevé (en noir) avec, en effectifs cumulés, les arbres morts au cours des trois ans (en hachuré). Sur la même ordonnée, la distribution de diamètres des arbres « sains » (en blanc) et en effectifs cumulés les arbres sénescents (en pointillé) sur la station B. Dans l'enclat la distribution de circonférences des arbres de la station A (7 ha.).

La forte densité d'arbres à hauteurs modestes se traduit probablement par une proportion élevée d'arbres morts dans les classes de 50 et 60 cm. La distribution de diamètres d'arbres morts jonchant le sol est incontestablement influencée par un taux de décomposition plus fort pour de faibles diamètres (*cf.* Yoneda, 1975) ou par la présence de certaines espèces plus résistantes à la pourriture (p. ex. *Coula edulis*, *cf.* Florence, 1981), mais ces biais ne peuvent, dans ce cas-ci, être tenus responsables d'un cumul d'arbres morts dans les deux classes diamétrales. L'examen des causes de la mortalité (paragraphe suivant) montre qu'il y a une proportion importante d'arbres brisés parmi ces effectifs (figure 6.10).

Dans la forêt de El Verde au Porto Rico, Briscoe et Wadsworth (1970) signalent une recrudescence similaire, mais inexpiquée, de la mortalité chez les arbres de 35 à 50 cm de diamètre et Florence (1981) et Riéra (1983) s'interrogent sur la mortalité élevée, respectivement dans les forêts de M'Passa (Gabon) et de la Piste de St.Elie (Guyane), pour les arbres de 35 à 40 et de 45 à 50 cm. Jones (1956) signale pour la forêt d'Okomu au Nigeria une baisse relative des taux de mortalité pour les arbres de circonférence de $4\frac{1}{2}$ à $7\frac{1}{2}$ pieds ($\cong 55$ à 70 cm Ø). Pour cela, il nous semble discutable qu'en dehors d'une tendance générale exprimée par une loi exponentielle dans la distribution des diamètres, les taux de mortalité restent constants dans les différentes classes de diamètre, comme soutenu par Wyatt-Smith (1966), Nicholson (dans Rollet, 1974), Swaine et Hall (1986) et Swaine *et al.* (1987a,b).

Swaine *et al.* (1987b : 361) précisent que "*Mortality rates do not appear to differ in relation to tree size above 10 cm dbh [...], with large emergents no more likely to die than trees in the main canopy or understory*" et sur la page suivante (p. 362): "*Monakaran & Kochummen (1987) showed that mortality rates differ between species groups in the following sequence: emergent < main canopy < understorey < secondary species*". Si les taux de mortalité sont différents pour ces groupes d'espèces, comme déjà généralement admis pour les espèces « pionnières et non-pionnières » (*cf.* Swaine et Whitmore, 1988), il semble logique, comme nous l'avons indiqué plus haut, que les taux de mortalité aient tendance à s'abaisser dans les classes des plus forts diamètres puisque uniquement constituées d'émergents.

6. 6 Modalités et déterminismes des chutes de bois

La mort d'un arbre forestier peut survenir soudainement: mort accidentelle par causes externes (voir énumération des calamités dans P.S. White, 1979), ou plus graduellement par un processus de dégénérescence lente: dépérissement par causes internes, comme par exemple pathogènes, déficience de métabolisme ou concurrence sévère entre individus ou complexes réitérés pour les même ressources: lumière et eau et nutriments ou sève brute ascendante (*cf.* Moorby et Wareing, 1963; Kozłowski, 1971; Oldeman, 1974a; Leopold, 1975; Hallé *et al.*, 1978).

Selon la nature et la rapidité du déclin et de l'effondrement, les dégâts occasionnés à la végétation environnante sont plus ou moins importants. Lorsqu'il s'agit du

renversement d'un seul pied d'arbre, les plus grandes brèches sont créées par déracinement d'un exemplaire à houppier volumineux (Putz, 1983). Les trouées les plus modestes, par contre, résultent d'un démembrement graduel et d'une désintégration lente d'un arbre mort sur pied (Jones, 1956; Whitmore, 1975). Les chutes répétitives de branches majeures et le renversement ultime du tronc n'occasionnent que des tranchées étroites dans la végétation, si le chicot miné et vermoulu ne s'écroulait pas sur place. Les modes et formes de chutes d'arbres, ainsi que leur impact sur la végétation, peuvent donc varier selon leurs déterminismes. Nous les examinerons plus en détail dans ce paragraphe.

6. 6. 1 Déracinement

Dans le tableau 6.5 nous avons répertorié d'après la hauteur des individus impliqués les différents modes de chutes de bois et d'arbres entiers (déracinement, troncs brisés dans les parties basales, centrales ou distales, démembrément), enregistrés en situation initiale ou durant la période de 3 ans sur une parcelle de 10 ha.

Tableau 6.5 Répartition des arbres et autres bois morts (≥ 30 cm diamètre) selon la hauteur des individus et leurs modes de renversement. Surface nominale étudiée: 10 ha. Le démembrément est exprimé en nombre de branches tombées.

ARBRES ENTIERS (≥ 30 cm dbh)	hauteur totale < 25 m	de 25 à 35 m de haut	hauteur totale ≥ 35 m	taille inconnue	Total
déracinement	20	7	3	1	31
tronc brisé dans la partie basale	18	29	10	7	64
Total	38	36	13	8	95
PARTIES D'ARBRES					
tronc brisé dans la partie centrale	21	13	5	-	39
tronc brisé dans la partie distale	3	-	-	-	3
démembrement (nbr.de branches)	12	7	24	3	46
Total	36	20	29	3	88

Des 95 arbres entiers jonchant le sol, 31 (33 %) étaient déracinés. Il s'agissait, dans une majorité de cas (65 %), d'arbres de moins de 25 m de haut, dont 8 sur 20 résultaien d'effets collatéraux, i.e. étaient entraînés lors de la chute d'un arbre

voisin plus important. Ce pourcentage d'arbres déracinés paraît important comparé au 22 % de déracinements signalés par Florence (1981) dans la forêt de M'Passa au Gabon, ou les 17 et 25 % mentionnés respectivement par Putz et Milton (1982) et Putz *et al.* (1983) pour la forêt de Barro Colorado Island au Panama, mais est identique au chiffre fourni par Riéra (1983: 33,33 %) pour la forêt de la Piste de St. Elie en Guyane. Une comparaison reste toutefois délicate, vu que certains auteurs (*e.g.* Florence, Riéra) n'ont pas étudié les changements dans une population d'arbres, mais ont suivi « l'approche chablis » (voir § 6. 1). D'autres encore n'ont considéré que des clairières d'une certaine importance (Bonnis, 1980; Jans *et al.*, 1993) ou n'ont pas distingué chutes de branches et chutes d'arbres (Acevedo et Marquis, cité dans Bonnis, 1980 et Riéra, 1983).



Figure 6.7 Accentuation brutale du ravinement à la limite de l'extension d'une carapace en bas de versant.

Une des causes principales du fort taux de déracinement constaté sur ce versant est la déstabilisation des arbres par des processus d'érosion du sol. Une érosion assez importante sous forêt naturelle a été mesurée par Casenave *et al.* (1978) pour les sous-bassins versants de l'Audrénisrou, où sont localisées les parcelles d'observation: plus d'une tonne de matériaux par ha par an quitte le bassin. Il s'agit essentiellement d'une forme d'érosion en rigoles (Fritsch, 1980). Une telle incision apparaissait à 50 m de distance en contrebas d'un ensellement de la crête sur la

station B et gagnait en importance sur le versant pour former une ravine de 6 m de profondeur et 10 m de largeur à la limite du bas-fond (figure 6.7). Le long de son cours, le déracinement des arbres à système racinaire dégagé par ruissellement était fréquent (§ 6.6 et figure 6.11).

Une autre forme d'érosion provoquant le déracinement des arbres était observée dans le bas-fond et les zones limitrophes (figure 6.8). Le ruissellement à la surface du sol sableux constitue, sur ce terrain relativement plat, un réseau ramifié de filets d'eau contournant les bases des troncs. Ce processus de ruissellement diffus crée des îlots à l'emplacement des pieds d'arbres qui se retrouvent ainsi « rehaussés » avec leurs mottes racinaires comme s'ils étaient implantés sur des petites buttes. Dans ces positions instables, il suffit souvent d'un manque de cohésion d'un sol détrempe et d'un coup de vent violent pour que l'arbre soit subitement renversé (cf. Mattheck, 1994). Une description précise de ce dernier stade du processus sur sols saturés en eau sous les effets d'un martèlement de coups de vent est présentée dans Hütte (1968) et illustré dans Kozlowski *et al.* (1990).

Ces processus d'érosion sont responsables pour le déracinement des arbres de faibles et moyens grandeurs. De ceux dépassant 35 m de haut, seule l'espèce *Oldfieldia africana* (Euphorbiacées) était régulièrement victime de déracinements. Son système racinaire superficiel avec quelques éparses racines traçantes, souvent vues nécrosées et infestées par des champignons parasites (figure 6.9), rend cette espèce, démunie de contreforts, probablement vulnérable au renversement. Par ceci, l'espèce fait bien exception à la règle selon laquelle le déracinement est un événement rare chez les très grands arbres de la Forêt de Taï. La situation contraire semble plus courante dans la forêt de Barro Colorado Island (Panama), où les déracinements gagnent en importance avec la hauteur atteinte par les arbres (Putz, 1983; Putz *et al.*, 1983).

Les déracinements engendrent un micro-relief très particulier. Le renversement d'un arbre avec une partie de son système racinaire et du sol compacté crée une butte et une cavité sur le sol forestier. Ces « trous et bosses », à formes variables, peuvent persister longtemps comme témoins de chablis anciens (cf. Blancaneaux, 1973). Dans une étude de leur répartition sur la parcelle en pente de 10 ha, Hijwege (1985) note leur profusion et persistance sur les sols gravillonnaires en amont, mais signale, conformément à ce qui est noté ci-dessus, un plus grand nombre de déracinements récents sur les sites à fort ruissellement en aval, où un nivellation plus intensif par activité biologique et action érosive les fait ensuite disparaître (cf. Fritsch, 1980 ; Putz, 1983). Dans les sols gravillonnaires sur pentes fortes, une succession de trous de déracinement peut, par érosion, s'accentuer en « marches d'escalier » (Fritsch, 1980).

Figure 6.8 Évolution de la désstabilitation d'un arbre par ruissellement superficiel sur terrain plat. A. *Muragyna ciliata* (Rubiacées) placée sur un îlot dans le bas-fond. B. Motte racinaire d'un arbre renversé, l'ultime stade dans C.

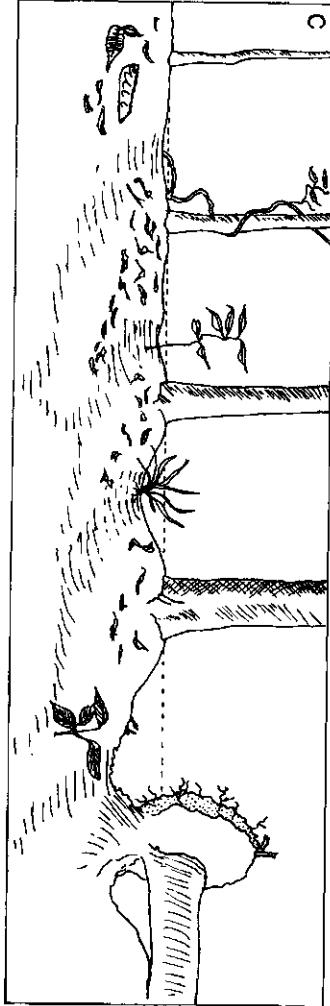




Figure 6.9 Carpophore lignifié d'un pourrié (*Fomes* ou *Polyphores* sp.) à la base du tronc d'un *Oldfieldia africana* (Euphorbiacées).

En Guyane, Riéra (1985) note leur particularité comme milieu de régénération, notamment pour les espèces « pionnières » (*Cecropia obtusa*) qui montrent une préférence pour les sols minéralogiques des buttes de déracinement. Cette situation n'a été rencontrée que sporadiquement sur la station d'étude à Tai, où un seul pied de *Macaranga barteri* (Euphorbiacées) s'était développé en haut d'une butte de déracinement (voir fig. 32 dans Bech, 1983). En effet, Hijweege (1985) ne signale aucune différence significative entre le spectre de la flore qui se développe sur les sites de déracinement et celui des milieux non perturbés selon une « D'Etrended CORrespondance ANAlysis » (DECORANA) des 22 relevés floristiques effectués sur la station B.

6. 6. 2 Bris de tronc

La plupart des arbres se sont cependant abattus par bris ou effondrement du tronc dans les parties basales (tableau 6.5). L'altération de la base des troncs se produit généralement déjà en début d'une phase de sénescence. Le plus bel exemple sur la station était fourni par un immense *Klainedoxa gabonensis* (Irvingiacées, ou Simaroubacées selon Voorhoeve, 1979), dépourvu du support de la moitié de ses contreforts typiquement aillés à profil convexe, attaqués par des termites et perdant progressivement ses branches majeures. Les parties basales creuses des arbres moribonds sont une nuisance souvent signalée dans l'exploitation forestière et les activités de termites y sont fréquemment associées. L'arbre sénescnt paraît particulièrement susceptible aux attaques d'organismes lignicoles et xylophages

(Thompson, 1977). La prolifération des agents de décomposition, particulièrement les moisissures, pourridiés et champignons parasites (cf. Käärik, 1983), est favorisée par des taux d'humidité élevés dans le bois au niveau du sol. Les parties érigées de l'arbre sont par contre moins soumises à ces attaques par manque d'oxygène et d'humidité (Bultman et Southwell, 1976). Les arbres morts sur pied se transforment couramment en bois totalement desséchés (voir chapitre 7 et Oldeman, 1974a: 120).

Des 64 troncs gisant au sol, 50 étaient apparemment renversés intégralement par pourriture et bris de la base. Seulement 8 montraient des traits de chutes répétitives par éparpillement de morceaux en différents stades de décomposition. Ces constatations semblent corroborer l'hypothèse de Anderson (1964) que le rôle du vent comme cause primaire de chablis est généralement surestimé dans des forêts tropicales ne subissant pas de fortes tempêtes et ouragans et qu'une mortalité résultant d'un dépérissement sur pied est nettement plus importante. Bien évidemment, comme l'auteur le mentionne en effet, les moribonds peuvent finalement être renversés par un violent coup de vent, mais la chute de leurs chicots démembrés n'occasionne alors que peu de dégâts.

Cependant, dans des cas précis, des rafales de vent, comme ceux accompagnant les gros orages, fréquents au changement de saisons (voir § 4.2), ou tornades, peuvent provoquer des dégâts. Jones (1956) signale que les arbres appartenant à la strate B (*sensu* Richards, 1952) de la forêt d'Okomu au Nigéria, et ayant atteint une circonférence de $5\frac{1}{2}$ à $7\frac{1}{2}$ pieds ($\cong 55$ à 70 cm Ø) sont particulièrement vulnérables au bris de tronc dans la partie distale. Une cause similaire de mortalité a été indiquée par Van Valen (1975) pour les palmiers de l'espèce *Euterpe globosa* au Porto Rico, qui deviennent victimes de volis quand ils dépassent de quelques mètres le niveau de la « canopée ».

Les impressions visuelles de Jones (1956) à propos de la vulnérabilité des « *middle-storey trees* » sont confirmées par nos données sur la relation hauteur/diamètre chez les arbres brisés dans les parties médianes du tronc (tableau 6. 5). Le plus grand nombre est en effet composé d'arbres de 25 à 40 m de hauteur et de 50 à 70 cm de diamètre. Au-delà de ces dimensions, les arbres semblent plus rarement souffrir d'un bris de tronc. La figure 6.10 montrent leur forme élancée (qui ne dépasse pas un rapport de $H/D = 35$) comparée à celle des arbres sénescents (qui ne semble pas atteindre le rapport $H/D = 25$). Leur gabarit « filiforme » (voir § 5.3) tient probablement à une compétition interindividuelle sévère pour une place dans les compartiments denses de la voûte (voir § 6. 5 à propos de la distribution des diamètres). Au cours de cette période de développement critique, une croissance rapide en hauteur doit être maintenue, manifestement aux dépens d'un accroissement calibré en diamètre (cf. Cusset, 1980). Tout porte à croire que, sous des conditions particulièrement rudes d'une concurrence vitale, les arbres sont forcés de troquer de la stabilité pour de la compétitivité en s'exposant ainsi à une bourrasque fatale. Mais il reste néanmoins à démontrer que ces bris de troncs soient tous provoqués par l'action du vent. Une possible action primaire d'insectes

foreurs du tronc, opérant à des niveaux précis dans la forêt (autour de 12 m environ), en s'attaquant de préférence aux arbres affaiblis par forte concurrence ou à bois tendre formé dans une phase d'elongation accélérée, ou encore aux troncs exposés au soleil, n'est pas à exclure (cf. Schowalter, 1985). Les études de Jones (1956) ont été réalisées dans une forêt perturbée par l'exploitation forestière (voir paragraphe « the Forest » et photographie 2 dans Jones, 1950). Les grands arbres restant, relativement isolés, sont librement exposés aux tourbillons de vent et autres rafales dans ce genre de clairières, comme le précise d'ailleurs l'auteur lui-même.

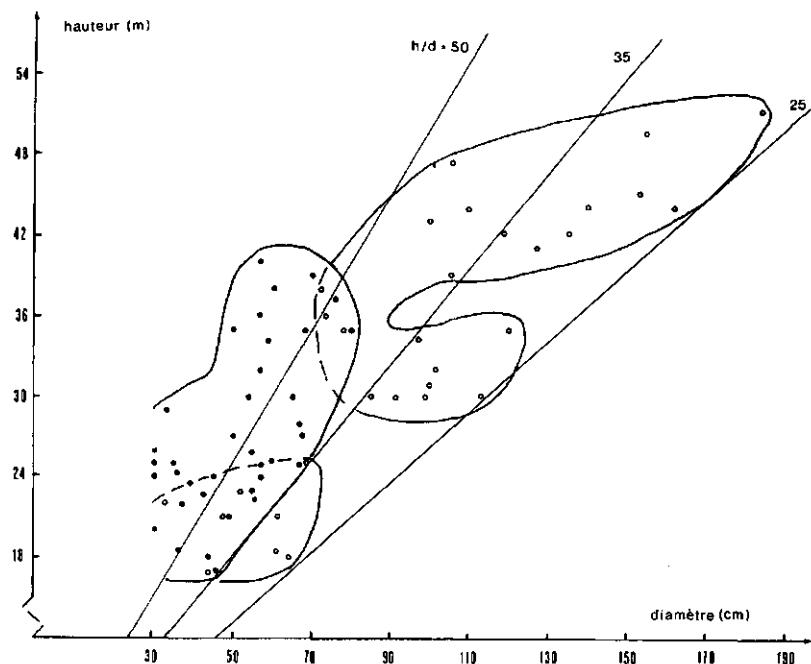


Figure 6.10 Relation hauteur-diamètre des arbres à troncs brisés (points noirs) et des arbres moribonds (points blancs). Noter la concentration dans une intervalle de 50 à 70 cm Ø pour les premiers et la culmination en trois paliers de hauteurs pour les seconds. Aucun individu ne franchit un rapport H/D= 25, un rapport H/D= 35 limite le risque de bris de tronc et H/D= 50 introduit une résistance au vent dans des plantations de Douglas (Faber, 1975).

Florence (1981) attribue 1,4 % des chablis à l'action de la foudre. Sur les parcelles étudiées, ou ailleurs dans la Forêt de Tai, nous n'avons pas rencontré de traces nettes d'impact de foudre comme, par exemple, une mortalité en taches circulaires (Brünig, 1964), ou des arbres éclatés, voire déchiquetés, à écorces brûlées, noircies (Anderson, 1964). La fréquence d'orages est pourtant très élevée dans les régions côtières d'Afrique de l'Ouest (Nieuwolt, 1977), et comme cause de mortalité l'impact de la foudre n'est pas à exclure, mais semble néanmoins limité à des cas incidents.

6. 6. 3 Démembrement

Atrophie et sénescence de branches sont des phénomènes courants chez les « émergents », grands arbres dépassant 35 m de haut (tableau 6.5). En excluant les bois de moins de 30 cm de diamètre dans nos inventaires, il n'est pas étonnant de constater qu'il y a une représentation plus forte de grands arbres chez qui les branches majeures atteignent généralement des dimensions énormes. Mais leur configuration typique à frondaisons très étendues, soutenues par des membrures puissantes à faible inclinaison, chargées de mousses et d'épiphytes, y contribue également. La fragilité de leurs constructions est bien documentée (Perry, 1984), comme leur susceptibilité à succomber sous le poids de lianes, épiphytes, mousses et lichens (Strong, 1977). Certains épiphytes ont d'ailleurs été suspectés de contribuer au déclin de leurs hôtes: *epiphytosis* (cf. Ruinen, 1953).

L'accumulation des débris morts et du rhytidome décomposé sur ces axes, formant une couche à forte ressemblance de terreau (Schnell, 1970-71), peut contribuer, avec la prolifération de plantes équipées pour stocker l'eau (Broméliacées, Orchidées), à créer une surcharge soudaine au moment d'imbibition et d'absorption d'une quantité d'eau importante (cf. Johansson, 1974). Il est effectivement courant d'entendre le fracas de bois cassant après une heure ou deux de pluies intensives, surtout à la fin d'une période de sécheresse prolongée. La réhumidification du bois mort dans la couronne sénescante d'un arbre, ou les fortes oscillations de température et d'humidité par temps orageux, conduisant à la création de tensions internes différentielles entre sections mortes et vivantes dans un cylindre de bois (voir § 6. 8. 2), pourraient en outre être tenues responsables du déclenchement des chutes de troncs et de branches.

Occasionnellement, des singes arboricoles (*Colobes spp.*, *Cercopithecus spp.*, *Coccocebus sp.*) faisaient tomber des branches en sautant d'un arbre à un autre sur leur parcours quotidien dans les cimes. Ce genre « d'accidents » étaient généralement accompagnés d'une émission de cris d'alarme aigus par toute la bande, phénomène d'ailleurs fort typique pour toute forme de chute de bois à grand fracas dans cette forêt. La présence de singes arboricoles peut localement atteindre des fortes densités dans la Forêt de Taï (cf. Galat, 1979), du moins dans les quelques zones encore épargnées par le braconnage.

Pour la plupart des arbres qui se démembreront progressivement, le rapport entre hauteurs et diamètres est faible ($35 > H/D > 25$), et donc bien caractéristique pour des exemplaires vieillissants ayant atteint leur dimensions maximales. On les retrouve sur la figure 6. 10 en trois nuages de points bien différenciés, représentant les comportements de la voûte où les différentes espèces plafonnent en hauteur et réalisent une expansion de cime maximale (autour de 20, 30 et 45 m). Cette différenciation est cependant moins bien exprimée chez les arbres de compartiments inférieurs, n'atteignant pas de forts diamètres (< 80 cm), et dont les branches peuvent également être accidentellement arrachées par du bois tombant.

Parmi les espèces des compartiments inférieurs, fréquemment notées comme individus perdant des branches, se trouvent *Corynanthe pachyceras* (Rubiacees) et *Calpocalyx brevibracteatus* (Mimosacées), fortement représentées sur la station. Ces deux espèces montrent une capacité remarquable de régénération de cime après ablation (cf. Hallé et al., 1978). C'est probablement pour cette raison que Jones (1956) décrit *Corynanthe* comme une espèce "frequently recorded as dying but not as dead". C'est effectivement une espèce à capacité de croissance remarquable, voire agressive, qui semble avoir développée une stratégie lui permettant d'occuper le moindre interstice dans les couches denses de feuillages. Son modèle de croissance, le modèle de Massart (Oldeman, comm. pers.), est décrit par Hallé et al. (1978) comme avantageux pour une bonne interception de lumière dans le sous-bois de la forêt. Cependant, nous avons pu constater que, dans des conditions d'éclairement favorables par faible ouverture de la voûte, les branches interstitielles ont tendance à se développer outre mesure, jusqu'au point que leur poids dépasse les capacités de support des axes porteurs.

6. 6. 4 Relations causales

Après avoir passé en revue les principales causes de mortalité, on peut se demander, en guise de conclusion, quelle proportion d'arbres disparaît accidentellement et quelle proportion meurt de vieillesse?

P.S. White (1979) évoque que "tree fall and/or tree death are often, if not usually, caused by environmental factors". Cependant, il importe de faire la distinction entre la cause de la mortalité et la cause de la chute d'un arbre. Que la mort d'un arbre soit plutôt le résultat d'une accumulation de blessures exogènes, d'attaques par pathogènes et de harcèlements climatiques (plus rigoureux sur des latitudes et altitudes élevées, cf. Brünig, 1983) que des processus de vieillissement physiologique, comme le suggère White (l.c.) pour des forêts extra-tropicales, doit rester une question en suspens, parce que nos données ne nous permettent pas de distinguer entre causes et effets de la dégénérescence. Ceci relève plutôt du domaine de la physiologie végétale: vieillissement de cellules et tissus, par exemple décrit par Robbins (1957), Moorby et Wareing (1963), Bosshard (1965), Woolhouse (1974), et leur relation avec une expression macromorphologique et architecturale de la sénescence et d'autres formes de dépérissement des arbres comme décrites par Leopold (1961, 1975), Oldeman (1974a), Hallé et al. (1978), Hallé et Ng (1981), Barthélémy et al. (1993). Nous approfondissons cette question dans le chapitre 7.

Sur la base de données recueillies nous pouvons toutefois tenter d'établir une estimation globale sur le nombre d'arbres tombés à l'état frais et ceux morts sur pied. Les données exposées dans le tableau 6.2 suggèrent un ratio de 40/60, ou 1/3 d'accidentés et 2/3 d'atrophisés sur une période d'observation de 3 ans.

6. 7 Répartitions spatiales du bois mort

La répartition spatiale de tous les bois morts de plus de 30 cm de diamètre sur la parcelle d'environ 10 ha est présentée dans la figure 6.11. Ce plan montre des concentrations locales de bois mort, mais révèle également l'existence de zones « vides », où aucun débris d'arbre ou autre bois mort d'un tel diamètre n'a été relevé lors du premier inventaire, ni pendant les recensements périodiques sur les trois années consécutives. Or, en acceptant un temps moyen de décomposition de 22 ans pour le gros bois mort (§ 6.3), on peut présumer qu'aucun grand arbre ne s'y soit abattu dans une période d'au moins 25 ans. Par conséquent, il s'agit ici d'endroits montrant une faible présence de grands arbres, comme par exemple dans "building forest patches" (Whitmore, 1975), ou de « peuplements » qui se maintiennent dans un état « d'équilibre homéostatique » (Oldeman, 1974b), comportant de grands arbres arrivés à maturité qui peuvent rester en place pendant des siècles (cf. Oldeman, 1978 ; Hartshorn, 1980). Une étude interprétant la composition et la structure de la forêt en différentes phases d'un cycle « sylvigénétique » (cf. Hallé *et al.*, 1978; Torquebiau, 1981), conduite sur la même station par Bech (1983), montre l'existence d'une mosaïque de parcelles en homéostasie ou en régénération avancée en dehors d'endroits affectés par des chablis récents.

6. 7. 1 Répartition « toposéquentielle »

Une raréfaction, voire absence totale de grands arbres, semble autrement limitée aux sites à drainage imparfait ou stagnant, comme dans le bas-fond et aux sommets de collines, ou sur d'autres sites présentant des formations ferrallitiques indurées à faible profondeur dans le sol (voir § 4.4). La forêt qui s'y développe est limitée en hauteur et montre une architecture particulière (cf. Hallé *et al.*, 1978; Kahn, 1983). Une forêt à hauteur réduite (< 30 m) a également été observée dans une parcelle au milieu du versant (figure 6.11). Cette parcelle et un autre site avec une forêt à physionomie comparable, occupant une grande partie d'un versant à faible pente dans un secteur septentrional moins accidenté de la Forêt de Taï (site Zagné dans van Rompaey, 1993), ont été examinées *in extenso* par Boddez (1989). Les deux sites montrent la même particularité édaphique d'une présence d'horizons de plinthite (avant stade compact, mais non-induré, d'une carapace ou cuirasse ferrallitique) à faible profondeur (40 à 70 cm). Cette forêt à architecture adaptée est moins riche en espèces, montre une faible aire basale (18 m² pour les pieds de Ø ≥ 30 cm) et les arbres tarés y sont plus fréquents (Boddez, 1989). Ce dernier aspect ne se traduit pourtant pas dans une dynamique de renouvellement plus importante et tout porte à considérer ces peuplements « appauvris » comme des formations à évolution lente, voire stationnaire.

Plus en aval, dans le tiers inférieur du versant où le drainage est à composante latérale dominante (cf. Fritsch, 1980), les concentrations de bois mort sont au contraire nombreuses. Le ruissellement superficiel de l'eau et l'érosion qu'il engendre sont responsables du déracinement fréquent des arbres (§ 6.6.1). Auprès du cours d'eau principal, cet effet s'accentue et les arbres morts sont disposés tout le

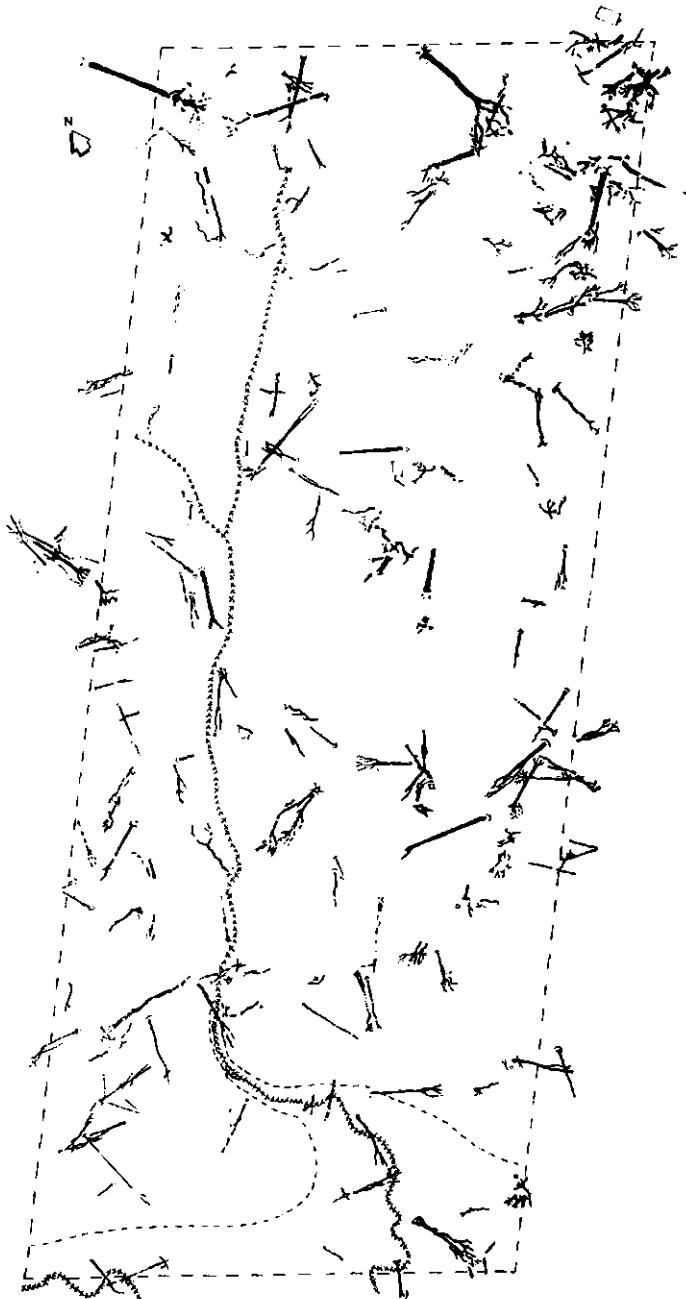


Figure 6.11 Répartition spatiale du bois mort ≥ 30 cm Ø sur la station B. Le tracé du cours d'eau principal est indiqué en croisillons. L'extension du bas-fond marécageux est délimitée par des petits tirets.

long du tracé inférieur, là où l'action de ravinement est la plus intense (figure 6.11). Du milieu de versant vers l'amont, les bois morts sont plus dispersés. Cette partie de la toposéquence montre pourtant par une structure hétérogène que l'occurrence de chablis y est fréquente (cf. Nierstrasz, 1975; Bonnis, 1980; Bech, 1983), notamment dans la zone à rupture de pente située immédiatement sous la crête. La présence de masses enchevêtrées de lianes et d'arbustes sarmenteux avec des espèces héliophiles comme *Alchornea floribunda* (Euphorbiacées) et une liane à eau, *Uncaria africana* (Rubiacées), semble typique pour des zones à forte dynamique sur les versants (cf. Jones, 1956 et le comm. pers. de G. Caballé dans Kahn, 1983).

Nous pouvons donc conclure que, dans la Forêt de Taï, les différences dans la structure et la composition de la forêt sur pente, essentiellement déterminées par les différents types de drainage et la présence de formations édaphiques particulières dans des positions topographiques caractéristiques (voir § 5.2), influencent la répartition spatiale des arbres morts. Des conclusions comparables ont été obtenues dans des études de la dynamique forestière effectuées par Putz et Milton (1982), Brünig et Heuveldop (1976) et Brünig *et al.* (1979) en Amérique latine.

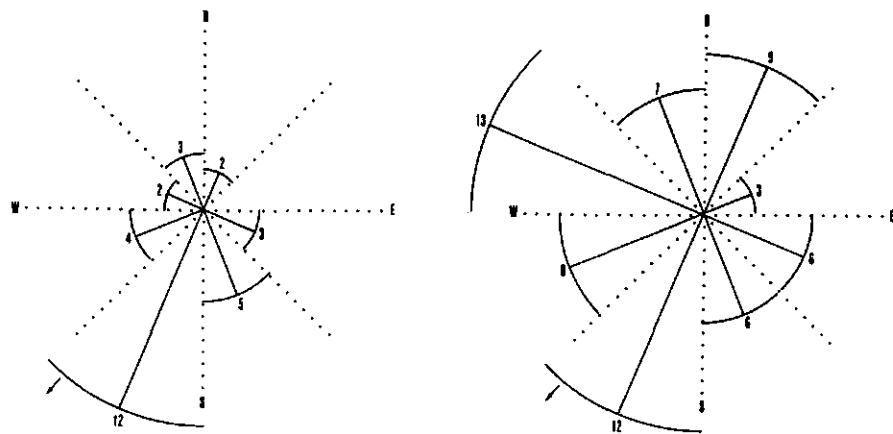


Figure 6.12 Orientations des troncs d'arbres déracinés (rose de vents à gauche) et celles des arbres à troncs brisés à la base (à droite) en nombre de troncs par octant sur la pente à 8 % de déclivité. La direction de la pente est de 220° sur la boussole (flèche).

En Côte d'Ivoire, Nierstrasz (1975) arrive à une conclusion similaire concernant les relations entre topographie locale et répartition spatiale des arbres morts dans la Forêt du Banco (vieille forêt secondaire selon Chevalier, 1948) et les attribue aux effets combinés du vent et de l'exposition de la pente. En Forêt de Taï, Bonnis (1980), effectuant des relevés sur une parcelle à faible pente (4 % de déclivité) dans un autre sous-bassin de l'Audrénilsrou, conclut par conséquent à un faible

(1980), effectuant des relevés sur une parcelle à faible pente (4 % de déclivité) dans un autre sous-bassin de l'Audrénisrou, conclut par conséquent à un faible rapport entre topographie et répartition d'arbres morts. Les données confirment cependant la tendance d'un plus fort taux de déracinement en bas de pente. Une autre constatation dans cette étude tient à l'orientation quelconque des arbres tombés par rapport à celle de la pente. Sur une pente à plus forte déclivité (8 % sur la station étudiée ici) nous avons vérifié si cela était effectivement le cas. Dans la figure 6.12 nous avons répertorié les fréquences d'orientation d'arbres déracinés et brisés. L'orientation prédominante d'arbres déracinés correspond à la direction de la pente principale, mais bris ou effondrement des arbres le rend effectivement aléatoire (cf. Florence, 1981).

6. 7. 2 Apparition en grappe de la mortalité

La variabilité topographique dans la distribution des arbres morts signalée ci-dessus ne constitue en réalité que le canevas d'une variabilité *intra-site* à répartition en grappe. Ce type de répartition spatiale de la mortalité se distingue clairement en marquant sur une carte les anciens emplacements des arbres tombés et les positions actuelles de ceux mort sur pied. En y associant celles des arbres dépérissants la tendance se confirme (figure 6.13). On observe ainsi des endroits où la mortalité sur les derniers 25 ans semble avoir été concentrée dans de petits groupes d'arbres, parfois à individus conspécifiques. Un tel groupe constitué de trois exemplaires dépérissants ou morts de l'espèce *Oldfieldia africana* (Euphorbiacées) était situé en bas du versant sur la limite du bas-fond. Plus en amont, deux grands *Parinari excelsa* subsp. *holstii* (Chrysobalanacées) adjacents se démembraient progressivement, comme c'était le cas avec deux *Entandrophragma utile* (Méliacées), dans un stade plus avancé de sénescence, représentés sur la figure 5.2. La fréquence d'observation de telles situations dans la Forêt de Tai nous amène à soulever la question si leur vieillissement synchrone n'est pas le fruit d'une installation contemporaine, ou en d'autres termes, si ces individus ne faisaient pas partie d'une cohorte qui s'est développée dans la même trouée. Des éléments en faveur de cette hypothèse sont fournis par Richards et Williamson (1975), démontrant l'étroite relation qui existe entre la distribution d'un palmier du sous-bois et la répartition des chablis dans une forêt dense humide au Costa Rica. Occasionnellement, une telle répartition d'arbres en bouquets équiens peut même être observée parmi les espèces de la voûte forestière (cf. Schulz, 1960; Poore, 1968; Williamson, 1975; Oldeman, 1978), mais il nous semble peu probable que la forêt soit entièrement composée de groupes ou petits peuplements équiens, comme le suggère Jones (1945). La régénération en chablis est peut être le mode de rajeunissement le plus spectaculaire de la forêt, mais certainement pas le seul, ainsi que le souligne Rollet (1983).

Une autre explication pour la présence de petits groupes d'arbres morts ou dépérissants est l'occurrence d'une mortalité qui affecte un groupe d'arbres en quelques années d'intervalle comme conséquence directe ou indirecte de la disparition initiale d'un seul exemplaire. Le fait que la chute d'un seul arbre peut être



Figure 6.14 Peuplement de Parasoliers (*Musanga cecropioides*, Moracées) en phase de dépérissement à droite sur la photo. Noter la présence d'arbres mort sur pied et de nombreux troncs encroués, ne provoquant pas de chutes multiples.

Par la nature même de ces chutes multiples, on peut s'attendre à ce qu'elles se produisent à des fréquences plus élevées et sur des surfaces plus grandes dans des formations forestières caractérisées par une structure de voûte uniforme, comme dans des forêts de régions boréales et tempérées (voir dans Sprugel, 1976; Bormann et Likens, 1979) et, plus particulièrement, dans des plantations forestières, où les peuplements denses d'arbres à hauteur égale fournissent d'excellentes conditions pour ce « jeu de quilles » (cf. Faber, 1975; Ford, 1981). Les peuplements tropicaux composés d'espèces « pionnières », autre exemple de formations à écran foliaire uniforme, sont généralement édifiés par des arbres frêles, à croissance rapide et à bois tendre, qui manquent singulièrement de masse, et donc d'énergie cinétique, pour provoquer des chutes multiples (figure 6.14).

Outre la mortalité instantanée par l'impact du bois tombant, un effet traumatique indirect peut affecter les arbres soudainement exposés par ouverture de la voûte. Cet effet à retardement après chablis est le plus manifeste chez les individus auparavant « surcimés » ou très serrés, qui sont soudainement libérés et exposés à un changement radical dans leurs conditions microclimatiques: ensoleillement direct ou changement du spectre lumineux, hausses de température et baisses d'humidité de l'air et du sol (cf. Schulz, 1960), fortes turbulences ou tourbillons de vent (cf. Brünig, 1970; Moen, 1974). Ces modifications abruptes du milieu affectent notamment les arbres qui ne peuvent plus s'ajuster à un tel changement par manque de vigueur (Oldeman, 1974a).



Figure 6.15 Ecorce de *Diospyros sanza-minika* (Ebénacées), éclatée par exposition prolongée au soleil dans une lisière de la forêt auprès de la Station écologique du projet MAB-UNESCO à Taï. Photo D. Offermans.

Ceci est généralement le cas chez des arbres « paupérisés » (Hallé *et al.*, 1978), affaiblis par une trop longue période de domination et chez des individus entrant dans une phase de sénescence, ou déjà moribonds (Ashton, 1981). Un déclin accéléré des arbres situés sur les pourtours d'une trouée peut autrement être provoqué par un envahissement de lianes (*cf.* Putz, 1980), une prolifération d'arbustes sarmenteux, un déséquilibre par expansion unilatérale des feuillages dans les espaces vacants (*cf.* Oldeman, 1974a; Runkle, 1985), une infestation locale par insectes ou pathogènes (*cf.* Schowalter, 1985), ou par insolation des écorces. Ce dernier phénomène a notamment été observé chez l'espèce *Diospyros sanza-minika* (Ebenaceae), arbre du sous-bois à rhytidome crevassé longitudinalement, excessivement dur et ayant un aspect d'anthracite, mais peu résistant à une exposition prolongée au soleil, qui le fait éclater (figure 6.15).

Probablement sous l'influence de tels effets à retardement, la mortalité est souvent suspectée de se répandre dans les lisières, agrandissant les trouées en l'espace de

quelques années (voir p. ex. Jones, 1956; Poore, 1968; Whitmore, 1975; Putz et Milton, 1982; Riéra et Alexandre, 1985; Runkle, 1985). Il est évident que les marges d'un peuplement sont nettement plus exposées aux dessèchements, intempéries et autres harcèlements du macroclimat (voir Jones, 1956; Sprugel, 1976). Ces effets de lisière deviennent d'autant plus marquants que la surface d'une clairière est grande et les conditions macroclimatiques y prévalent. L'ouverture de la voûte par intervention sylvicole est souvent suivie d'une augmentation, vraisemblablement temporaire, mais inquiétante de la mortalité (de Graaf, 1986; Maître, 1992 ; Vooren, 1996). Une forêt excessivement fragmentée semble ainsi vouée à disparaître par une recrudescence dramatique de la mortalité dans ses franges, comme le démontrent Lovejoy *et al.* (1983) en Amazonie.

En résumant, nous pouvons dire que l'apparition en grappe de la mortalité, démontrée ici par simple cartographie des arbres touchés, est le résultat d'un dépérissement à brève échéance dans des petits groupes d'arbres. Ce phénomène peut être directement ou indirectement lié aux effets déclenchés par la chute de bois et l'ouverture abrupte de la voûte. Cette conclusion confirme la constatation de Putz et Milton (1982) que "*death in the forest often comes in localized pulses*".

6. 8 Périodicités des chutes de bois

Les nombres de chutes de bois enregistrés au cours de la période d'observation de trois ans sur une surface d'environ 10 ha s'avèrent trop faibles pour pouvoir établir des moyennes par catégorie d'événement, ou pour pouvoir vérifier l'existence de variations mensuelles. Les données recueillies par énumération périodique sont présentées dans le tableau 6. 6 avec la répartition en classes d'âge approximative des bois morts initialement présents (voir § 6. 3).

La seule remarque pertinente que nous pouvons faire sur la base de ces données est que les chutes de bois, par catégorie individuelle et toutes catégories confondues, semblent hautement variables d'une année à l'autre. Des plus grandes étendues de forêt devraient être surveillées sur des périodes plus longues pour pouvoir obtenir un aperçu total de la variabilité dans le temps des dépérissements et des chutes de bois.

6. 8. 1 Périodicité saisonnière

L'existence d'une périodicité saisonnière dans les chutes de bois a pu être démontrée par Brokaw (1982b) dans la forêt de Barro Colorado Island au Panama. Les données obtenues par énumération mensuelle des chablis sur un transect de 14 km de long et de 20 m de large (28 ha) durant presque trois ans montrent une évolution qui est en phase avec l'évolution saisonnière de la pluviosité et des taux d'humidité du sol. L'auteur attribue cette variation saisonnière des chutes d'arbres aux actions combinées du vent et de la pluie (voir § 6.6). Les observations de

Tableau 6.6 Nombres d'arbres et de branches jonchant le sol lors du premier relevé (an 0) selon différents stades de décomposition (*cf.* figures 6.3 et 6.4) et les nombres additionnels relevés en trois années consécutives sur environ 10 ha selon leurs différents modes de chute.

Mode de chute d'arbres ≥ 30 cm de diamètre	effectifs initialement présents par stade de décomposition			effectifs additionnels			
	vieux	moyen	récent	an 0	an 1	an 2	an 3
déracinement	16	10	1	27	4	-	-
bris de tronc à la base	31	25	1	57	2	3	2
bris de tronc au centre	5	18	3	26	5	5	3
bris de tronc partie distale	1	-	1	2	-	1	-
branches	8	19	5	32	4	5	5

variations saisonnières des chutes de bois sont nombreuses pour des forêts à caractère saisonnier marqué et indiquent l'existence de fréquences élevées pendant les périodes pluvieuses (*cf.* Oldeman, 1972, 1978; Whitmore, 1975; Hartshorn, 1978; Florence, 1981; Rollet, 1983). Les observations complémentaires lors de nos séjours ultérieurs dans la Forêt de Taï confirment une plus grande fréquence des chutes d'arbres au cours des mois pluvieux de mai, juin, juillet et, lors de la reprise des pluies, au mois de septembre et octobre.

6.8.2 Périodicité diurne

En dehors de cette tendance saisonnière probable, quelques données ont pu être recueillies concernant l'évolution diurne de chutes de bois par perception auditive sur une période de 18 jours (figure 6.16). Cette brève expérience, menée sur une courte durée, montre l'existence des « heures de pointe » entre 11 et 12 heures et de nouveau entre 15 et 16 heures, coïncidant aux heures d'un maximum d'écart entre les températures et les déficits de saturation aux différents niveaux de la forêt. Ces écarts sont particulièrement manifestes entre le niveau du sommet des plus grands arbres et celui du sous-bois, tels que mesurées par Cachan (1963, fig. 8 et 20) entre 46 m (au-dessus de la voûte) et 11 m dans la Forêt du Banco auprès d'Abidjan. Est-ce que ces variations verticales peuvent jouer un rôle, voire être à l'origine des chutes de bois par induction de stress importants dans un arbre?

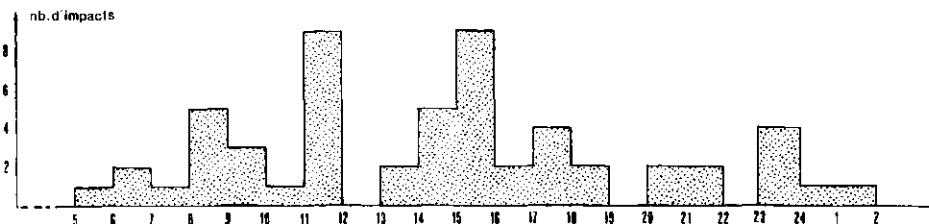


Figure 6.16 Fréquences horodatées d'au total 56 chutes de bois enregistrées par perception auditive sur une période totale de 18 jours (du 18-08 au 24-08-81 et du 14-09 au 24-09-81). Surface impliquée : approximativement 350 ha.

Malheureusement, peu de données sont disponibles sur les tensions internes dans le bois d'un grand arbre (*cf.* Giordano et Curro, 1972 ; Mattheck, 1994) et encore moins sur les influences qu'exercent les variations verticales de la température et de l'humidité, comme décrites par Schulz (1960), Cachan et Duval (1963), Cachan (1963, 1974) et Whitmore (1975), sur les propriétés physiques et mécaniques des différentes parties d'un arbre forestier. On sait que l'alternance des conditions diurnes et nocturnes provoque un rétrécissement et un gonflement des troncs et branches, suivant l'état de turgescence des cellules et la variation de la pression osmotique dans les vaisseaux par effets de déshydratation au cours de la journée (transpiration foliaire > absorption racinaire) et de réhydratation au cours de la nuit (absorption racinaire > transpiration foliaire; Kozlowski et Winget, 1964). On sait également que des variations de volume des troncs et branches, même à de très brèves échéances, peuvent être provoquées par des différences thermiques (Kozlowski *et al.*, 1990), comme par exemple par réchauffement différentiel entre parties d'un bois exposées au soleil et restant à l'ombre (*cf.* Zimmermann et Brown, 1971). Ou encore, que la résistance mécanique d'un bois diminue considérablement lorsque le taux d'humidité dépasse 40% (Sallenave, 1955). Mais on ignore pratiquement tout sur les réactions différentielles entre bois mort et bois vivant, même si l'on sait que la rétractabilité volumique est essentiellement localisée dans l'écorce d'un bois vivant (Kozlowski *et al.*, 1990 ; voir aussi les résultats de Kuppen *et al.*, 1992, présentés dans § 5.3.2) et que les tensions internes se dissipent quand l'arbre meurt sur pied (Giordano et Curro, 1972).

Les variations diurnes peuvent être amplifiées ou estompées par l'influence saisonnière (Cachan, 1963). Par exemple, des variations brutales d'humidité et de température, avec des amplitudes plus importantes que les variations diurnes, se produisent au passage de puissants nuages convectifs, qui, au début et à la fin de la

saison des pluies (« intersaison orageuse » voir § 4.2), alternent avec des périodes de fort ensoleillement dans un ciel dégagé, sans présence de brumes sèches ou d'autres nébulosités obstruant les irradiations (cf. Maley, 1982; Monteny, 1983). Les évolutions complexes de l'humidité et de la température par interférence de variations diurnes et saisonnières et leurs relations éventuelles avec des chutes de bois demandent des études plus approfondies pour confirmer ces premières approximations encore toutes théoriques.

6. 8. 3 Effets et déterminismes des périodicités

Une meilleure appréciation de la périodicité des chutes de bois pourrait être utile pour le développement des directives sylvicoles bionomiques, mieux adaptées aux cycles naturels de mortalité et de régénération. Cela est déjà appréhendé par Fox (1976) qui recommande d'éviter les abattages pendant des périodes de grande chaleur dans des forêts à caractère saisonnier marqué. L'ouverture de la voûte provoquerait une forte augmentation de la température lorsque les sols sont à faible taux d'humidité et ceci exposerait l'ensemble des semis et jeunes plantes au dessèchement. La planification des coupes devrait alors suivre le cycle naturel d'un maximum de chablis en début de saison de pluie. Ceci est d'autant plus important que le moment de la formation d'une trouée semble avoir une certaine influence sur la composition du recrut, comme l'indiquent Hartshorn (1978, 1980), Garwood (1982) et Brokaw (1982b). Ces auteurs tissent des liens entre le caractère saisonnier de la fructification et la périodicité dans la formation des trouées et en discutent en termes de disponibilité de graines et semis au moment de la création d'une ouverture, de taux de « recevabilité » de ces lieux pour des plantes colonisatrices et de chances de réussite par installation précoce, ou plus succinctement, de « timing » au service de la compétitivité.

Pour la Forêt de Taï, Alexandre (1980) démontre la périodicité de la fructification avec une majorité d'espèces arborescentes portant des fruits mûrs en décembre et janvier, en décalage de 3 mois avec les fortes pluies de septembre et octobre et peu avant la période marquée de « sécheresse ». Ce pic dans les fructifications correspond à la maturation des fruits d'espèces zoothores à germination lente (> 6 mois) qui sont ici largement majoritaires. Les espèces anémochores présentent un maximum en mars, dans l'intersaison orageuse, moment favorable pour une dispersion par vents forts et pour une germination immédiate après les premières pluies. A l'instar de Foster (cité dans Garwood, 1982) et Brokaw (1982b), on pourrait donc postuler que les germinations ont essentiellement lieu au moment propice, c'est-à-dire pendant la saison à plus fort taux de chablis. Cependant, il nous semble hasardeux d'établir des liens entre des événements à cycles complexes (cf. Alexandre, 1980) qui, en fait, se produisent tout au long de l'année mais montrent de plus fortes fréquences lors de certaines périodes.

Une notion plus complète des déterminismes qui régissent la périodicité des chutes d'arbres dans leurs synchronismes avec des cycles climatiques annuels, saisonniers ou diurnes pourrait être développée par une étude du fonctionnement des écosystèmes.

mes forestiers caractérisés par des régimes de dynamique interne dominant, localisés sur différentes latitudes et altitudes. Un remarquable effort dans ce sens a récemment été publié par Phillips et Gentry (1994) qui comparent les taux de renouvellement des arbres dans un grand nombre de sites « néo- et paléotropicaux ». La compilation des données fait croire à une nette accélération des taux de renouvellement durant les dernières décennies qui correspondrait, selon ces auteurs (voir aussi Pimm et Sugden, 1994), aux changements climatiques et atmosphériques récents, notamment l'augmentation des taux de CO₂ dans l'atmosphère.

Cependant, à notre connaissance, des données quantitatives sur la variation des régimes, des modalités et des déterminismes des chutes d'arbres avec la latitude et l'altitude font actuellement encore défaut (cf. Leigh, 1982; Ashton *et al.*, 1983; Pickett et White, 1985; Clark, 1990) et les rares théories développées à ce sujet sont encore trop étiquées (seule influence de la charge des épiphytes: Strong, 1977; rôle des lianes et autres étrangleurs: Putz, 1983; Hegarty et Caballé, 1991; Phillips et Gentry, 1994), ou pas assez nuancées ("tropical forests are more dynamic than extratropical forests; humid tropical forests are more dynamic than dry tropical forests": Hartshorn, 1978; "neotropical sites are more dynamic than paleotropical ones": Phillips et Gentry, 1994) et, ce qui pourrait paraître contradictoire par rapport aux précédentes, "the frequency of chablis rises with the rigor of the climate" (Oldeman, 1978). Pour pouvoir formuler des hypothèses explicatives satisfaisantes, des éléments nouveaux devront encore être apportés.

6. 9 Typologie du déclin des grands arbres

Sur la base des observations effectuées en Forêt de Taï, relatées dans les pages précédentes, nous pouvons maintenant tenter de dresser quelques grands traits pour mieux appréhender les modes de déclin des grands arbres arrivés au terme de leur vie. Nous nous bornerons ici à présenter un aperçu général, quelque peu caricatural, afin d'élucider les différences qui apparaissent entre les espèces arborescentes de trois différents compartiments de la voûte forestière (cf. figure 6.10). Dans le chapitre suivant une étude approfondie de deux espèces est présentée.

Considérons d'abord les « géants » de la forêt, éléments les plus spectaculaires de la voûte forestière, dont les fûts, atteignant les plus forts diamètres, s'élèvent d'un seul jet jusqu'à 25 - 30 m de haut avant de donner naissance à de puissants membrures qui portent une frondaison, tantôt épaisse, tantôt éparse, selon la caducité saisonnière ou l'évolution de l'expansion de la cime. Ces arbres s'étaient par dessus tout et donnent ainsi l'impression, vue de profil ou d'en haut, d'émerger de la forêt. Par cette position dominante, les « émergents », souvent considérés capables d'atteindre un âge impressionnant, sont librement exposés aux aléas du macroclimat. Munis de puissants contreforts à la base du tronc, montants haut sur sols indurés et prolongés par des racines traçantes, serpentant des dizaines de mètres à la surface, ils paraissent néanmoins solidement implantés et deviennent

rarement victimes d'une action brutale ou prolongée du vent. Les quelques rares volis observés parmi ces espèces séculaires concernaient des « jeunes » individus à port élancé, encore dans une phase de croissance plus soutenue en hauteur qu'en diamètre. Après expansion maximale de la cime, les arbres peuvent se maintenir fort longtemps et ne meurent que par déséquilibre physiologique graduel, se manifestant par une diminution des feuillages et une perte successive de branches de dimensions de plus en plus importantes. Au cours de cette phase de décrépitude, les bases des troncs, contreforts et racines traçantes deviennent l'objet d'attaques répétées de termites et d'autres organismes xylophages et pourridiés, initialement concentrés dans la nécromasse, amassées sous forme de branches mortes au pied du moribond, qui favorise leur multiplication. Selon l'exposition au vent et la résistance du bois à la pourriture, le renversement ultime peut se produire dans un stade plus ou moins avancé de dégénérescence.

Ce mode de désintégration lente engendre la formation de nombreuses petites trouées dans la voûte, uniquement bénéfiques à une expansion latérale des cimes d'arbres sous-jacents et limitrophes, ou à la libération d'une « régénération » déjà avancée. Le renversement ultime du tronc démembré provoque l'ouverture d'une brèche plus importante mais toujours étroite. En Forêt de Taï, les plus grands arbres ne créent donc pas les plus grandes ouvertures de la voûte, comme cela fut signalé par Putz et Milton (1982) et Brokaw (1985) dans la forêt de Barro Colorado (Panama), où les arbres paraissent d'autant plus sujet au déracinement que leurs dimensions soient importantes.

Une tout autre image est présentée par les espèces d'arbres atteignant entre 25 et 35 m de haut, constituant la deuxième assise des feuillages de la voûte et celles ne dépassant pas 25 m de haut (fig. 6.10), constituant autour d'une vingtaine de mètres une troisième assise, la plus occupée, que nous avons précédemment comparée à un faux-plafond dans l'édition de la voûte (§ 6. 5). Ces deux assises, qui s'encastrent davantage l'un dans l'autre que leur ensemble dans celui des émergents, complètent l'épaisse frondaison forestière à structure alvéolée et moutonnée.

Ces arbres, à formes de feuillages moins étalées, mais toujours denses, avec une représentation de peu d'espèces caducifoliées (*cf. Vooren, 1979*), tendant à devenir plus haut que large, allant de formes globulaires, hémisphériques à lancéolées (*cf. Kahn, 1983*), inhérentes à des conditions d'espacement de plus en plus limitées dans les régions inférieures de la voûte, semblent se soutenir mutuellement. En général dépourvus de contreforts montants haut, remplacés parfois par un léger empattement de la base ou par des racines-échasses, ils sont plus susceptibles de subir des déracinements par interaction des forces érosives et des rafales de vent. Leur renversement accidentel peut créer des grandes ouvertures de la voûte, surtout s'il s'agit de chutes multiples ou répétées, par l'implication des individus d'une trentaine de mètres de haut, à cimes globuleuses et volumineuses. Leur tronc à faible potentiel de développement ou à développement attardé en diamètre, surmonté d'une masse dense de feuillages, les rend vulnérables au bris par des tourbillons.

lons de vent contournant les dômes des émergents et les frappant aux abords des trouées.

Les individus d'espèces à dimensions modestes, généralement « surcimés », se retrouvent souvent victimes de chutes de bois, mais font preuve ultérieurement d'une remarquable capacité de régénération de cime et d'une croissance interstitielle qui, non seulement assure un rétablissement rapide, mais permet également une fermeture complète de tout genre de brèches. Le pourcentage élevé de morts accidentelles réduit cependant les chances de survie et la longévité des arbres dans ces régions de la voûte, mais ceux arrivant au stade de dépérissement succombent en général par pourriture de la base du tronc. Il arrive régulièrement que les arbres tombés soient encore en possession d'une partie substantielle de branches, en général fines mais tenaces.

Il est fort probable que les différences exprimées par les différentes modes et déterminismes de la disparition des arbres de ces trois compartiments de la voûte forestière, ici exposés, se traduisent par des taux variables de mortalité et de renouvellement, donc dans une expression de différentes structures de populations (*cf.* Vooren, 1979; Lang et Knight, 1983; Manokaran et Kochummen, 1987). Les taux de mortalité relevés dans différentes forêts tropicales (*cf.* Phillips et Gentry, 1994) sont donc probablement influencés par des proportions différentes de ces grands groupes d'espèces arborescentes ou types biologiques. A ce propos, nous rappelons ici la présence élevée dans la Forêt de Taï d'espèces qui plafonnent à des hauteurs entre 20 et 25 m.

Cependant, il n'est pas encore bien établi que la longévité de ces groupes d'espèces soit significativement différente, bien que leurs différents taux de croissance (voir § 5.3.2) semblent l'indiquer (*cf.* Lieberman et Lieberman, 1987; Swaine *et al.*, 1987b; Korning et Balslev, 1994). Mais, âges et dimensions ne sont que faiblement corrélés dans le monde des grands végétaux comme le soulignent Harper et White (1974), White (1980) et Surakhan (1980).

7. RECONNAISSANCE D'ARBRES VIEILLISSANTS

Contrairement aux organismes du règne animal, les végétaux sont caractérisés par un déploiement externe de leurs « organes » et, de ce fait, on peut facilement observer l'évolution de leurs aspects avec le temps. Cette facilité d'observation des structures végétales nous permet, par exemple, de vérifier aisément à quel moment le blé est mûr pour être récolté ou de « tâter » les fruits pour suivre leur mûrissement. Tout critère de récolte d'une plante (eg. Dounias, 1993) est ainsi basé sur l'évolution des parties végétales auxquelles nous nous intéressons chez ces producteurs primaires, mais la sélection, et la précision avec laquelle elle s'effectue, se font selon l'usage qu'on en fait. Les produits destinés à la consommation sont, en général, soumis à des critères de sélection bien plus rigoureux que des produits destinés à des usages plus divers (cf. Vooren, 1992c).

Il y a cependant un autre critère qui rentre dans nos us et coutumes de sélection : la rareté ou l'abondance d'un produit. Tout ce qui est précieux est traité avec plus d'attention que ce qui est banal et « gaspillable » (voir épigraphe chapitre 1). Au moment de la raréfaction d'une denrée, ou d'un produit utilitaire, il devient nécessaire d'attribuer un plus grand soin à son utilisation (cf. Couty, 1980) et, si possible, à sa pérennisation par restriction de récolte. Traditionnellement, les « totems », tabous ou interdits servaient à restreindre la consommation de produits rares ou prohibés à raison d'éventuels effets toxiques. Dans le monde industrialisé, des aspects plus techniques les remplacent et l'étendue des saisons de chasse, l'augmentation des mailles de filets de pêche et l'imposition de limites inférieures en diamètre aux arbres exploitables en constituent quelques exemples courants. Ceux-ci s'avèrent cependant insuffisants comme mesures pour empêcher la surexploitation chronique des ressources naturelles qu'on constate. Les efforts de développement d'un système de certification du bois et d'une gestion durable des forêts en constituent un autre exemple, plus récent et, de fait peut être encore, excessivement complexe (eg. Ghazali et Simula, 1994 ; Bass, 1997 ; Higman *et al.*, 1999).

Ces évolutions nous ont conduit à envisager le développement d'autres critères de sélection pour les arbres exploitables dans une forêt dense humide tropicale (voir § 2.5 et les propositions initiales de Vooren et Oldeman, 1980). Le maintien du potentiel de reproduction a pour cela été retenu comme élément clef et le retardement nécessaire de la récolte d'un arbre jusqu'au point de son ultime déclin afin de maximiser le nombre d'années de présence en tant que producteur, et parfois « disséminateur », de graines (cf. Terborgh, 1990 ; Primack, 1990). Il devenait alors intéressant de considérer l'expression morphologique des signes d'affaiblissement des grands arbres et de s'orienter vers un système de reconnaissance d'arbres vieillissants. Anticipant sur le développement des méthodes d'observation aériennes de plus en plus performantes, il était jugé opportun, vu l'importante diversité des arbres dans les forêts tropicales, de suivre une approche aérienne. La faisabilité de cette approche a été examinée pour deux espèces d'arbres facilement repérables, une espèce représentative pour la catégorie des

Les arbres en situation de développement libre n'entament pas une seconde poussée d'extension verticale, ayant d'ores et déjà atteint le niveau énergétique le plus élevé, et conservent alors un statut plus « ramassé ». Cette différence de taille entre individus en développement libre (voir le cas extrême de la formation de multiples troncs sur la figure 7.4B) et en compétition forestière est également exprimée dans les relations hauteur - diamètre sur la figure 7.2 et traduit clairement l'influence qu'exerce la matrice végétale sur le développement de la forme arborescente. La compétition forestière incite les individus évoluant dans une telle ambiance à atteindre des niveaux supérieurs d'expansion maximale (voir § 2.5).

7. 3. 3 Expansion, régression et déclin de la cime

Du moment que l'arbre a atteint le niveau où prévalent des conditions macroclimatiques, il a accompli l'essentiel de son extension verticale et son développement se poursuit par une expansion latérale préférentielle. Ce déploiement latéral se réalise par l'extension de la cime dans tous les sens avec l'expansion en périphérie des axes, de tailles de plus en plus réduites sous contrainte d'une augmentation trop importante de la résistivité du transport de la sève brute. « Surcimée », la masse foliaire, auparavant établie à un niveau inférieur, n'atteint plus un bilan photosynthétique positif, *i.e.* gains de photosynthèse versus pertes de respiration (*cf.* Kozlowski *et al.*, 1991), et s'atrophie (stade V sur la figure 7.5). Par translocation de matières et redistribution de la sève ascendante, cette désaffection est bénéfique aux possibilités de développement de la masse foliaire supérieure qui poursuit son expansion.

Cependant, avec la progression de l'extension latérale des axes, leurs inclinaisons augmentent et les angles plus obtuses garantissent une meilleure conductivité du système hydrique, ce qui favorise ensuite la portée latérale d'une croissance secondaire soutenue du cambium vasculaire. Cette réduction de la résistivité à la montée de la sève permet, d'abord en périphérie, ensuite en mouvement régressif vers la base des axes, la néoformation de rameaux courts, axes surnuméraires à faible potentiel d'extension, mais à formation concentrée d'organes de transpiration, agrégations de feuilles, appelées à défaut d'un meilleur terme « cimettes ». Pour assurer leur part dans la montée du flux de la sève brute, ces cimettes sont l'expression finale de la vigueur expansive de l'arbre et ne répondent alors plus aux ressources disponibles que par édifications partielles du modèle de croissance initial. Mais, elles s'avèrent, par la faible extension de leurs structures, plus efficaces dans l'adduction d'une quote-part vitale de la sève brute. Elles se définissent comme unités structurales du fait de la dépendance collective d'une même branche de conductivité de la sève, à éléments courts, au sein d'un axe porteur, lui-même à extension réduite. Elles se comportent d'ailleurs, sous leurs formes miniaturisées, comme unités remplaçables et aussi facilement « jetables » que les feuilles caduques elles-mêmes (*cf.* Oldeman, 1989), vu la fréquence avec laquelle on les trouve sur le sol forestier lors de la période de défeuillaison en saison sèche, ou lors des périodes de floraison de juin à août.

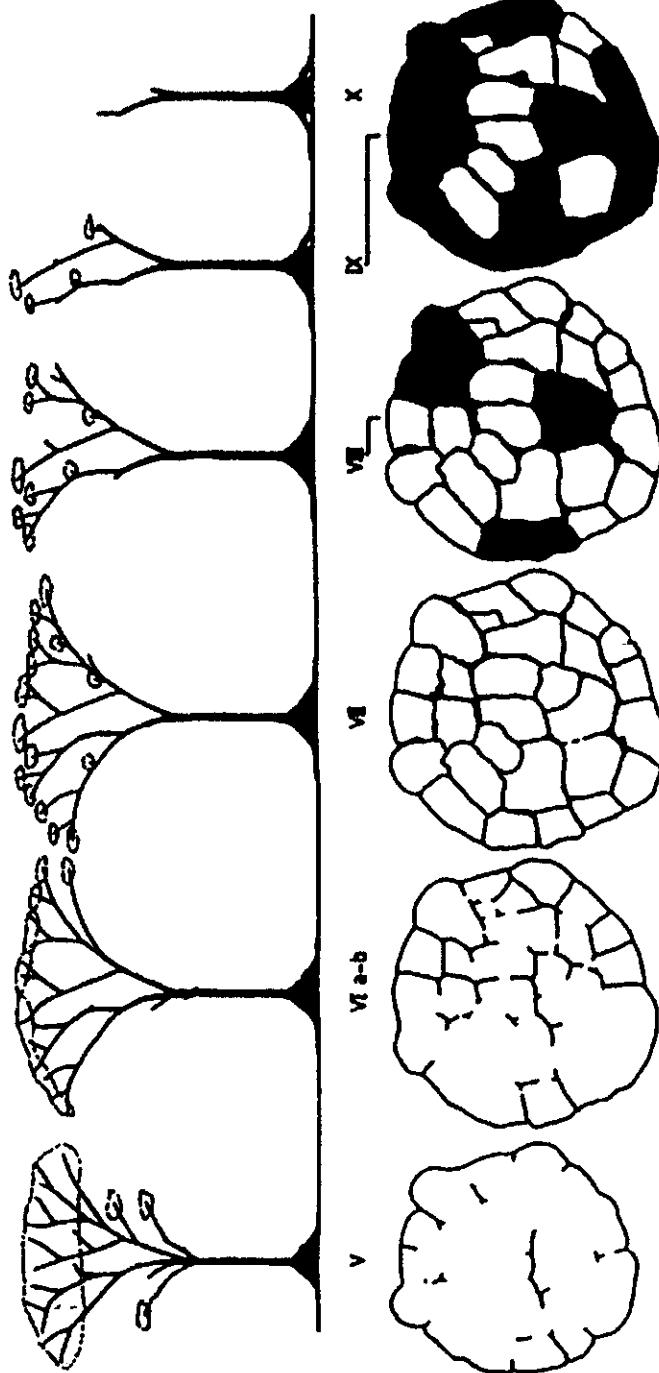


Figure 7.5 Evolution de l'atrophe après atrophie des feuillages d'un premier niveau d'expansion de la cime. Le stade VI montre l'individualisation des unités de feuillages incomplète à gauche (VIa) et bien développée à droite (VIb). L'apparition des « référations régressives » est visible dans le stade VII (cf. Offermanns, 1985).

Avec leur démultiplication, une désaffection des feuillages sur les ramifications longues, de formation antérieure, s'opère et on observe une éclaircie de la masse foliaire totale par déplacement des poussées de croissance foliaire après chaque renouvellement annuel des feuilles vers la périphérie de chaque axe et ainsi de la cime planisphérique² toute entière (transition du stade VIIa vers VIIb sur la figure 7.5). L'écran foliaire sera, par conséquent, constitué comme une ombrelle, surmontant comme une chape l'espace central créé par les ramifications des axes, avec des agrégations individualisées de feuillages, qui se limitent alors à une couche mince périphérique.

La distribution clairsemée des feuillages groupées en chapelets sur les axes d'un même ordre de ramification, les rameaux, respectant une certaine distance collatérale par entourage d'un sphère d'exclusion, s'observe clairement quand on regarde une cime développée en exposition contre le ciel (figure 7.6).

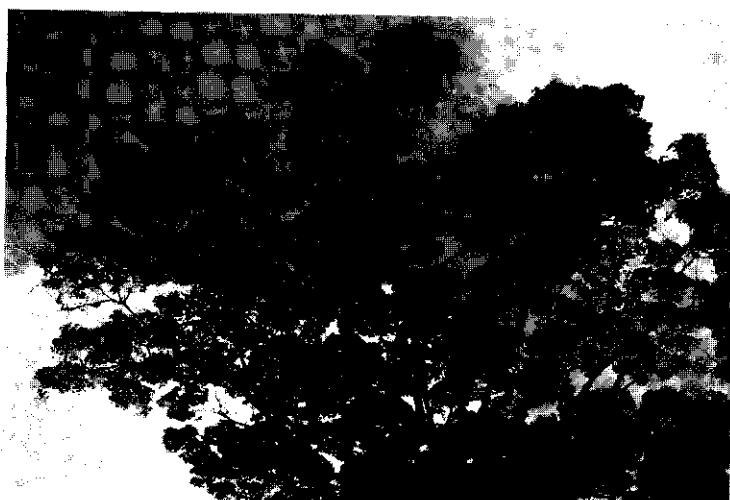


Figure 7.6 Vue en exposition contre le ciel d'une partie de la cime de *Piptadeniastrum africanum* dans le stade de développement VII (figure 7.5), montrant clairement les effets de « crown shyness », décrit par Jacobs (1955) et Ng (1977).

Ce phénomène a été initialement décrit par Jacobs (1955) sous le terme « crown shyness » pour exprimer la distance respectée entre les cimes d'arbres conspécifiques qui s'étaient à un même niveau, attribué par lui à l'abrasion des bourgeons par le contact des arbres sous l'effet du vent. Ng (1977; 1983), reprenant cette expression, l'a reconnu pour les feuillages groupés sur un axe d'un même ordre de ramification chez les grands arbres et l'interprète en termes de concurrence évasive entre « crownlets » pour cause d'une réduction d'éclairement.

² La terminologie pour la description des formes de cimes étant très incomplète, voire inexisteante, nous nous sommes permis d'introduire ce terme, à première vue inconsistant, mais indiquant un plan légèrement sphérique ou « ombelliforme » (cf. Tailfer, 1989 : 125).

Offermanns (1985, 1986) et Gautier (1986) approfondissent ensuite les différentes hypothèses en favorisant celles basées sur des interprétations de la dynamique de croissance avec l'observation que le phénomène se présente singulièrement dans les stades de développement avancé.

En n'excluant aucune des hypothèses précédentes comme éléments probables, contribuants à l'amplification du phénomène, nous l'attribuons, dans une phase initiale, principalement à une différence dans la tension de vapeur d'eau et la composition de la couche d'air enveloppant chaque feuille, saturée d'eau par transpiration forte et à taux différentiels de CO₂ et O₂ par échanges gazeux intensifs. Par amplification de ces effets, la couche d'air enveloppant chaque unité structurale de feillages, opérant sur une base d'approvisionnement commun de sève brute, leur assurant de l'eau de transpiration, se sature. Des « volumes de halètement » sont ainsi créés par tension de vapeur d'eau différentielle et un bilan CO₂ / O₂ modifié dans l'environnement immédiat d'une touffe de feuilles. Ce phénomène d'haleine foliaire se diffusant dans une couche d'air périphérique, influençant l'efficacité de l'échange gazeux par les stomates (cf. Kozlowski *et al.*, 1991), étape déterminant dans le transport de la sève brute, devient vraisemblablement surtout perceptible dans des situations qui rendent la respiration difficile. Un volume d'exclusion de développement de jeunes feuilles se forme, devenant délétère notamment dans des environnements à relative faible vitesse de vent et immobilité suffocante de l'air, comme c'est notamment le cas à certaines heures sous des latitudes tropicales (cf. Cachan, 1963), et dans des états de hydratation critique de l'arbre, ou stress hydriques, qui n'apparaissent qu'à un stade de développement avancé où le bilan hydrique de chaque unité structurale de feillages devient précaire par approche d'une capacité limite du réseau approvisionnant.

Ce phénomène de « halètement » représente donc un signe précurseur d'une déshydratation et atrophie progressive de la cime d'un arbre après avoir atteint son expansion maximale. Les contraintes d'un accaparement suffisant de sève brute, « puisée » jusqu'au sommet de l'arbre contre les forces de la pesanteur et de la résistivité des différents tissus conducteurs, se manifestaient déjà dans un développement miniaturisé des unités de ramification d'ordre le plus élevé, les rameaux. La rétrogradation dans le développement final de l'arbre est au fait entamé dès l'approche de ce stade critique dans les bilans hydriques. Une régression généralisante va caractériser la suite des processus du déclin de la cime par stress hydriques successifs et périodiquement intensifiés, résultant en atrophies amplifiées, d'abord aux extrémités, aussi bien dans les chapelets de feillages, que dans les branches porteuses et, par extension, dans toute la périphérie de la cime.

Ce relatif manque d'eau aux ramifications d'ordre le plus élevé, avec une éclaircie de la chape foliaire qu'il engendre, exprimée d'abord par augmentation des volumes d'atrophie entre les unités de feuillage, là où la situation devient la plus critique, va se répercuter, par diminution des niveaux de production photosynthétiques, sur l'activité racinaire par un ralentissement accéléré de celle-ci et finira par déclencher une rétrogradation en chaîne du fonctionnement de tous les systèmes productifs. Une pénétration de lumière à l'intérieur de la cime va

localement encore activer la formation des bourgeons sur des grands axes inférieurs et stimuler le développement des rejets, aux formes réitérées du modèle de croissance, complètes celles-là par abondance, toutefois relative et très localisée, des ressources (stade VII sur la figure 7.5). On peut, de fait, caractériser ces « réitérations » par « traumatiques » (Oldeman, 1974a) pour leur apparition en phase avec le stress hydrique et la régression consécutive par atrophie de la cime.

Tout cela se passe comme si la masse foliaire se rétractait à des niveaux inférieurs dans la cime (stades VII et VIII sur la figure 7.5), à mieux d'assurer de nouveau une adduction suffisante de la sève brute. Après expansion, une phase de régression a donc fait son entrée dans le développement de la cime avec l'expression d'un phénomène depuis longtemps connu et décrit par les forestiers sous le terme de « descente de cime » (cf. ONF, 1977 ; Barthélémy *et al.*, 1993). Cependant, elle ne sera pas complète comme décrite par les derniers auteurs pour des arbres en situation de libre développement où la rémission des rejets et la reconstruction d'une cime peut se poursuivre jusqu'à la formation de gourmands à la base du tronc. Chez l'arbre forestier, qui ne peut se maintenir ou réadapter à des niveaux inférieurs dans la voûte forestière, faute d'un éclairage suffisant, la première étape dans la régression s'avère en général déjà ultime (stades VIII et IX).

Tout le développement de la cime peut ainsi être interprété sous des aspects d'ajustement de la conductivité du système hydrique avec un changement des angles de branchements qui constituaient d'abord par formation d'angles serrés des véritables goulets d'étranglement et par adoption d'angles plus obtuses acquiert plus tardivement l'amélioration nécessaire des flux d'adduction d'eau.

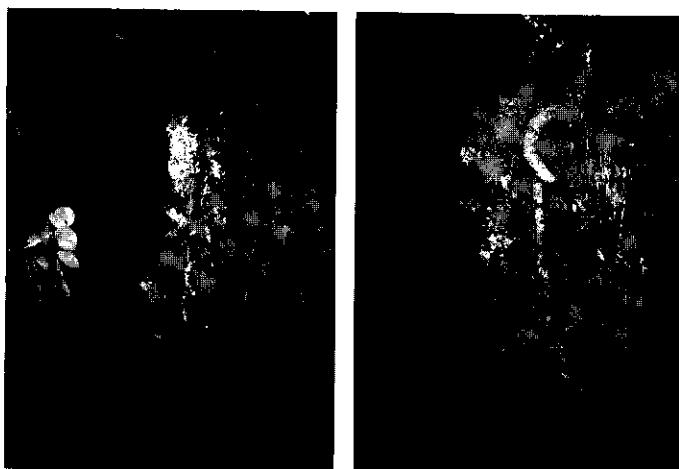


Figure 7.7 Néoformation des racines à la base d'une réitération régressive chez *Corynanthe pachyceras* K. Schum. (modèle de Massart) dans la Forêt de Taï. Explication voir texte.

Il est également notable que l'épaississement prioritaire des bases et sections distales des axes est graduellement remplacé par une croissance secondaire tardive

proportionnellement plus importante des sections intermédiaires, déjà signalée dans le § 5.3.1 pour l'axe primaire ou tronc d'arbre, comme si la diffusion de la sève élaborée avec les phytohormones diminuait et n'atteignait plus tout à fait, et peut-être dans un stade plus avancé plus du tout, sa destination ultime, qui fut avant la plus forte expansion de la cime celle du système racinaire, pour remédier aux insuffisances apparues ailleurs dans la circulation hydrique.

La tendance, chez certaines espèces, à la néoformation des racines à la base des « réitérations traumatiques » (cf. Torquebiau, 1979 et figure 7.7), que nous appelons ici, par apparition en plein phase de régression d'un arbre, des « réitérations régressives », en constitue un autre élément flagrant. Elles apparaissent chez d'autres espèces, sans croissance secondaire par absence d'un cambium vasculaire, au niveau des « endroits cumulatifs » dans la diffusion vers la base de la sève élaborée (cf. Hallé *et al.*, 1978, figure 29G). Leur exploitation, dans certains cas, d'un substitut du substrat édaphique, créé dans les troncs creux, a été notée (cf. Janzen, 1976 ; Fisher, 1976). Cette apparition est probablement le dernier signe d'une réduction graduelle de la circulation hydrique interne de l'arbre, initialement capable de relier les extrémités des systèmes assimilateurs foliaires et racinaires. La description du développement des systèmes racinaires de Kahn (1978) présente une similitude remarquable avec l'évolution de l'appareil végétatif aérien par réalisations d'une première phase à forte expansion avec une exploitation spatiale très étendue, ici du substrat édaphique, suivie d'une seconde phase, qu'on pourrait qualifier de régressive, caractérisée par une plus faible exploitation du volume édaphique proche de la base du tronc et probablement apte à recycler les éléments nutritifs contenus dans une nécromasse qui s'accumule au sol dans cette phase.

La « descente de cime » peut donc s'accompagner, au sein d'un arbre en pleine phase de régression, en employant une expression aussi imagée, d'une « remontée des racines ». Ce ne serait, finalement, que grâce à une subsistance locale de stocks et réserves trophiques et hydriques dans la masse ligneuse que cette néoformation peut encore avoir lieu et que ce fonctionnement réduit par capacitance de systèmes contractés peut s'instaurer. Dans quel stade la déconnexion du système racinaire via une diminution et des arrêts localisés de croissance secondaire du cambium vasculaire devient alors inéluctable est difficile à dire, peu d'études décrivent la dégradation, probablement graduelle, de son fonctionnement, mais du moment qu'une attribution diminuée des produits photosynthétiques s'effectue, un ralentissement de son fonctionnement peut être supposé.

Le déclin de l'appareil végétatif qui s'ensuit est donc graduel mais complet, tel que décrit auparavant (§ 6.9). La déshydratation et atrophie progressives de l'arbre affectent l'efficacité des systèmes de défense dépendant d'une turgescence des tissus conducteurs et de la production et transport des substances phytochimiques dans des réseaux et tissus spécialisés. Une infestation de l'arbre par des insectes xylophages et pathogènes devient dès lors possible. La dessiccation totale du bois, telle qu'on l'observe chez des arbres morts sur pied, vidé de toute réserve en eau par les dernières repousses traumatiques, ralentie cependant sa décomposition.

7.3.4 Reconnaissance aérienne du vieillissement

A défaut d'une compréhension meilleure du phénomène, toujours recherchée dans une altération du génome, nous définissons le vieillissement, sans paraphraser inutilement une énigme scientifique qui ne se révèle pour l'instant que par des expressions visibles de modifications organiques, dans le contexte-ci comme « le processus menant au déclin de l'arbre ». Après analyse des phénomènes de l'expansion et de la régression de la cime dans les paragraphes précédents, il est pragmatique que nous nous orientons dans la reconnaissance aérienne de ces processus immédiatement sur les premiers signes annonçant la régression de la cime. Ceux-ci apparaissent dans une individualisation reconnaissable d'unités structurales de feuillages, dont les formes les plus réduites sont disposées en chapelets (voir figure 7.6), et dans une augmentation de leur espacement collatéral (cf. Vooren, 1992c).

Une première approche s'orientant sur les dimensions de la cime entière et sa modification avec le développement de l'arbre a dû être abandonnée pour deux raisons principales. Premièrement, la photographie aérienne à grande échelle sans points de référence au sol ne permet pas, techniquement, de réaliser des mesures géométriques à valeur absolue, donc comparables entre différents spécimens. Deuxièmement, il s'avérait impossible du point de vue logistique, vu la limitation du temps de recherche sur le terrain, d'effectuer des observations dans le temps et de suivre le développement des phénomènes auprès d'individus arrivés dans des stades montrant le début d'une régression.

Par contre, il s'avérait intéressant de tenter de quantifier la proportion des espaces non occupés par des feuillages, volumes de halètement et d'atrophie, à l'intérieur d'une cime de *Piptadeniastrum* en vue d'étudier l'évolution de ce paramètre avec l'altération des composantes d'une cime, telle que cela se présente sur des photographies aériennes, représentations à deux dimensions des volumes. Les problèmes qui s'annoncent pour délimiter et quantifier ces volumes, occupés par des feuillages dans une cime, sont cependant complexes et tiennent à la géométrie quasi fractale de leurs contours (cf. Mandelbrot, 1984). Par exemple, imaginons, pour un instant, que la chape foliaire d'une cime soit composée d'une seule couche de feuilles, soigneusement juxtaposées, les volumes étant ainsi réduits aux surfaces, supposées planes. Les espaces non occupés se quantifieraient alors à la somme des surfaces « vides » apparaissant à l'intérieur de chaque limbe foliaire, qui est de type bipenné chez *Piptadeniastrum*, forme déjà désignée pour réduire les effets de l'apparition de volumes de halètement (cf. Givnish, 1978), donc extrêmement complexe de découpage, ensuite des espaces entre limbes, par extension du problème aussi complexes, entre conglomérations de feuilles, entre unités de feuillages par chaque ordre de branches et, finalement, ceux s'étendant jusqu'aux contours de la périphérie de la cime. Une hiérarchisation en cascade d'espaces serait alors à prendre en considération, chacun avec une délimitation fortement découpée à géométrie quasi fractale, pour arriver à une addition exacte des surfaces extra foliaires dans une seule cime.

Cependant, en réalité, la cime d'un arbre ne se présente pas comme une surface plane et n'est jamais composée d'une seule et unique couche de feuilles soigneusement juxtaposées, même si pour certaines espèces les ajustements dans les feuillages peuvent aller dans ce sens au cours du développement de l'arbre (cf. Horn, 1971). Il serait donc vain de vouloir prendre en considération ici les espaces foliaires composés. Les inclinaisons des limbes, variables à différentes heures de la journée, ne le permettraient d'ailleurs pas. De même, les espaces très réduits entre feuilles dans une même « cimette », densément implantées sur le court rameau, sont, dans la pratique, impossibles à délimiter sur une photographie aérienne, aussi grande soit l'échelle adoptée. Mais, tout en ignorant ces faibles espaces, le problème reste, par son caractère quasi fractal, invariablement le même, indépendamment de l'échelle d'observation. On s'aperçoit d'ailleurs, par la force d'avoir agrandi l'image photographique, que sa résolution est limitative, composée de minuscules grains, et qu'il faudrait toutefois se contenter de cette abstraction de la réalité. De fait, un maillage d'un degré de résolution inférieure peut être superposé pour ajuster le degré d'abstraction souhaité et on peut quantifier dans celle-ci les teneurs des différents pixels. Ou, encore, on peut tenter de faire abstraction de la structure fractale, qui désigne les contours, et tracer des limites approximatives plus fluides. Cette dernière approche a été expérimentée par Offermans (1986) pour délimiter la surface foliaire dans une cime de *Piptadeniastrum*. Nous présentons quelques observations ici.

Estimations de la surface foliaire

D'après les séries stéréoscopiques des photographies aériennes réalisées, Offermans (1986) a tenté de quantifier la surface foliaire dans une cime d'un exemplaire de *Piptadeniastrum* (no. 39, tableau 7.1) arrivé dans le stade de développement VIb (figure 7.5) par planimétrie. Un triplet stéréoscopique en panchromatique (figure 7.8) a été préparé et un couplet stéréoscopique en infrarouge (figure 7.9), afin de comparer les précisions obtenues dans les efforts de délimitation des feuillages avec ces différentes émulsions.

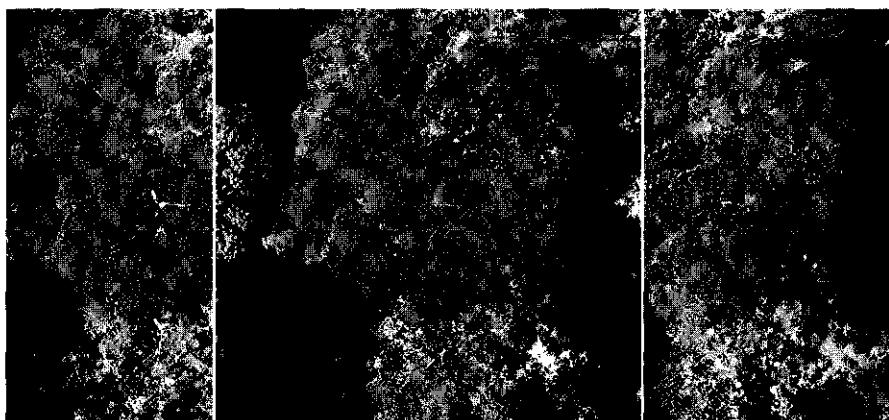


Figure 7.8 Triplet stéréoscopique en émulsion panchromatique (Kodak Tri-X 2403) de la cime d'un *Piptadeniastrum africanum* dans le stade de développement VIb montrant un début d'individualisation des unités structurales de feuillages. Echelle environ 1/1.100^{ème}.

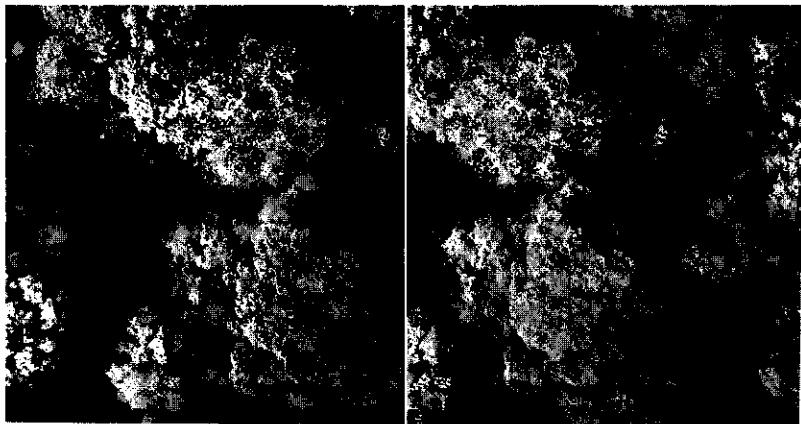


Figure 7.9 Couplet stéréoscopique en émulsion infra-rouge (Kodak 2424) du même arbre représenté sur la figure 7.8. Echelle environ 1/1.200^{ème}.

Il va de soi, que par son aspect quasi fractal, la délimitation des feuillages s'avère arbitraire et qu'il est nécessaire d'opter de prime abord pour une délimitation interne ou externe, c'est-à-dire une ligne rejoignant les découpages complexes par une bordure fluide intérieure ou extérieure. La première option a été utilisée par Offermans, ce qui signifie que des espaces limitrophes mixtes ont été quantifiés comme étendues d'air, sous-estimant ainsi la surface foliaire réelle. Ensuite il a été nécessaire de faire abstraction des feuillages d'un niveau inférieure, encore présent dans ce stade de développement de l'arbre (tableau 7.1) et parfois observables dans les interstices du premier écran. En d'autres termes, tout feuillage sous-jacent à moindre réflexion spectrale a été ignoré, sous-estimant encore la surface foliaire totale.

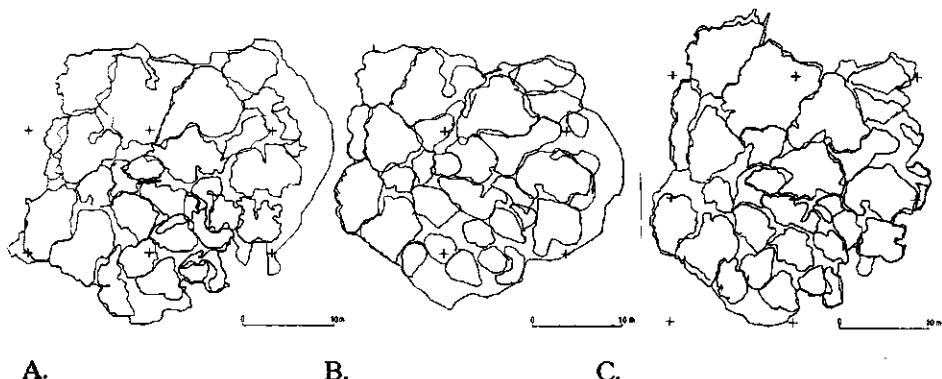


Figure 7.10 Tracé des contours de la cime et des unités structurales des feuillages de la cime de *Piptadeniastrum africanum* no.39 d'après les photographies aériennes (figures 7.8 et 7.9). A. D'après image unique d'émulsion panchromatique. B. D'après image unique d'émulsion infra-rouge. C. D'après images stéréoscopiques d'émulsion infra-rouge.

La surface globale des unités de feuillage n'étant pas plane, mais courbe, il est effectivement apparu que la réflexion des ondes de l'infra-rouge est plus forte en bordure et « pénètre », pour ainsi dire, plus profondément la cime, améliorant la précision de l'estimation des surfaces foliaires aux rebords (figure 7.10 A-B). Il est également évident qu'une délimitation en observation stéréoscopique bénéficie d'une plus grande précision par son champ de profondeur qu'une délimitation des feuillages à partir d'une image simple (figure 7.10 B-C).

A l'aide d'un réseau de coordonnées fictif et d'une altitude de vol approximative, on peut effectuer une estimation des surfaces et longueurs des contours des unités de feuillages distinguées. Il est évident que les valeurs obtenues n'ont pas une grande signification comme valeurs absolues, mais peuvent servir à démontrer l'importance des différences qui apparaissent entre les estimations effectuées dans des images de différentes émulsions et en mono- ou stéréoscopie (tableau 7.2).

Tableau 7.2 Comparaison de différentes estimations des surfaces et longueurs des contours d'unités de feuillage distinguées dans la cime d'un *Piptadeniastrum africanum* (no. 39) selon les émulsions photographiques et les interprétations en mono- ou stéréoscopie (d'après Offermans, 1986).

Paramètres considérés	Emulsion panchromatique Image simple	Emulsion infra-rouge Image simple	Emulsion infra-rouge Couplet stéréoscopique
CONTOURS			
Péphérie de la cime	146, 7 m	115, 6 m	162, 9 m
Tracé unités de feuillage	649, 2 m	609, 7 m	630, 1 m
SURFACES			
Cime entière	697, 9 m ²	645, 6 m ²	751, 1 m ²
Total unités de feuillage	593, 4 m ²	537, 0 m ²	592, 6 m ²
Espaces vacants	104, 5 m ² (15 %)	108, 6 m ² (17 %)	158, 5 m ² (21 %)

Les écarts entre ces différentes estimations s'avèrent, bien considérés, assez importants. Une tentative de les réduire par une estimation ne prenant en compte que des estimations selon six lignes radiales d'échantillonnage disposées en étoile sur la surface de la cime ne change évidemment pas la précision (cf. Offermans, 1986), entre 15 et 23% de la surface sont ainsi estimées vacants, mais limite considérablement le temps de travail pour un résultat comparable, qui reste, somme tout, très approxamatif.

Quantification de la pénétration de lumière

Une toute autre approche consiste à considérer une photographie aérienne de la cime d'un arbre comme un document déjà quantifié par le procédé photographique qui fixa les quanta de lumière sur une pellicule photosensible. La quantité de lumière réfléchie par l'objet est cependant variable et soumise à la quantité de radiation incidente au moment de la prise d'images et à la constitution de la

surface réfractante, ou de l'état de développement et de turgescence des feuillages dans le cas d'un arbre. La captation dépend de la photosensibilité de la pellicule photographique enregistrante, du degré d'ouverture du diaphragme et du temps d'exposition et de développement de la pellicule et de la température du bain avec les agents chimiques révélateurs. Autant de facteurs de variabilité à maîtriser pour obtenir un document représentant fidèlement le spectre des contrastes de l'objet photographié. Il va de soi que le procédé pour normaliser ces prises de vues en documents quantitativement comparables soit complexe.

La problématique n'est pourtant pas nouvelle, elle s'applique d'ailleurs par extension à toute procédure photographique et a été explorée dans un grand nombre d'études sur la pénétration de la lumière en forêt et les besoins d'éclaircissement des végétaux à différents stades de vie (voir, par exemple, les synthèses bibliographiques dans Alexandre, 1982a, b). La photographie hémisphérique avec un objectif en « œil de poisson » a notamment été expérimentée pour ses possibilités d'une représentation quantifiable du couvert végétal et d'estimation de l'indice de la surface foliaire. La solution préconisée ici consiste à pousser les contrastes de l'image au maximum afin d'obtenir un document à spectre de tonalités réduit, faisant clairement apparaître les portions du ciel non obscurcies par les feuillages (eg. Horn, 1971 ; Alexandre, 1982b). Ces images de feuillages à contre-jour présentent cependant l'inconvénient de comporter les effets de la diffraction de la lumière aux bordures de surfaces opaques et notamment par pénétration à travers de très faibles fentes ou interstices existantes entre feuilles ou unités de feuillages. Il est ainsi que nous remarquons que les effets de « crown shyness », auparavant décrits, paraissent toujours plus importants quand on observe la cime d'un arbre en exposition contre le ciel (voir figure 7.6), que quand on l'observe chez le même arbre en vue aérienne (voir figures dans Offermans, 1986). On obtient une impression de l'écartement de feuilles ou unités de feuillages qui est beaucoup plus importante qu'il ne le soit en réalité. Peu d'attention a été accordée dans les descriptions de « crown shyness » à ce phénomène d'illusion d'optique qui se présente par diffraction de la lumière et qui donne une image exagérée de la grandeur d'une aperture fine sous l'effet de la formation des halos de lumière par forte incidence de radiations solaires. De ce fait, nous considérons les observations effectuées contre ciel erronées sous de telles conditions, du moins pour les estimations de proportions de surfaces occultées ou perméables à la lumière incidente d'un écran de feuillage.

Un tout autre problème se pose avec cette technique de photographie contre ciel, notamment celui de la difficulté de représenter la cime entière d'un seul grand arbre. Impossible par l'obstruction en position centrale de l'axe porteur, le tronc, et les arbres sous-jacents. Il nous a par conséquent paru judicieux d'examiner les possibilités d'utiliser les prises de vue aériennes pour estimer les proportions de surface à très faible réflexion de lumière incidente dans une cime d'arbre et qui permettraient alors la pénétration de la lumière vers des niveaux sous-jacents. La quantification des surfaces de trouées apparentes par planimétrie s'avérant complexe et laborieux (voir ci-dessus), il semble plus pragmatique d'effectuer des mesures de pénétration de lumière à partir des négatives photographiques. Afin que

les images soient entièrement comparables, elles devront idéalement être prises par temps à ciel uniforme, aux mêmes heures de la journée avec la même pellicule photosensible, avec les mêmes réglages de l'appareil photographique et paramètres de développement des pellicules. Ceci étant rarement le cas, nous avons essayé d'ajuster au mieux les réglages différents lors de la projection. Pour ce faire nous avons utilisé un dispositif simple et peu onéreux consistant en un projecteur classique de diapositives, un luxmètre avec capteur photovoltaïque avec une surface photosensible circulaire. En ajustant avec le projecteur l'image en diapositive de la cime de l'arbre à mesurer jusqu'à ce qu'elle couvre entièrement la surface circulaire du capteur photovoltaïque, donc en l'ajustant au cercle le plus proche réalisable à l'intérieur de la périphérie de la cime de l'arbre, on peut procéder à la lecture du pourcentage de lumière transmise par rapport au signal lumineux incident du projecteur. En répétant ces lectures pour des arbres en différents stades de vieillissement une estimation du taux de pénétration de la lumière avec la variation du taux de recouvrement des feuillages à l'intérieur d'une surface idéalisée de cime circulaire peut être obtenue.

Cependant, dans les séries de photographies réalisées, seule la série en Kodak Tri-X du 11 mai 1984, prise entre 16:04 et 16:26 heures, présentant les mêmes conditions d'incidence d'éclairement pour les arbres photographiés, permettait de comparer la réflexion lumineuse de trois spécimens apparaissant dans leur intégralité sur une seule image. De ces trois arbres, deux ont été décrits pour leur critères de vieillissement selon les observations effectuées au sol. Cette base de référence a été jugée trop étroite pour présenter et interpréter les mesures réalisées dans les images aériennes. Il est pour cela indispensable de disposer des séries de photographies aériennes, réalisées lors des conditions d'éclairement uniformes durant le même vol et représentant un grand nombre d'individus en phases différentes de vieillissement.

7. 4 Développement de *Pycnanthus angolensis* (Welw.) Warb.

7. 4. 1 Description succincte de l'espèce

Notes taxinomiques

Le nom du genre est dérivé du grec *puknos*, ce qui signifie à l'étroit, et *anthos*, fleur, référant aux fleurs mâles densément groupés dans les inflorescences. L'échantillon type a été récolté par Welwitsch en Angola, d'où son binôme *angolensis* (cf. Voorhoeve, 1979). L'ancien synonyme *Pycnanthus kombo* Baill. Warburg est parfois encore utilisé. Une variété *angolensis* est reconnue par Tailfer (1979), qui montrerait « un velouté amarante persistant sur la face inférieure des feuilles ».

Physionomie

Le port ou habitus est caractéristique des Myristicacées : un tronc monopodial muni de couronnes étagées de courtes branches horizontales, rappelant la forme d'un écouvillon. En périphérie, des rameaux et feuilles tombantes, toujours multi perforées par attaques d'insectes lors du bourgeonnement. En situation libre, les branches peuvent s'allonger et devenir retombantes ou avoir l'apparence de se redresser par épaississement, édification d'axes orthotropes et sénescence de la partie distale. Feuilles simples, alternes, allongées, cordées à la base, avec des nervures proéminentes en dessous, parallèles et de couleur fauve. Arbre sempervirent. Fruits en grappes, ellipsoïde, noirâtre, avec deux valves épaisses, jaunâtre à l'intérieur, s'ouvrant au sommet et exposant une seule graine brun/noir arillée, laciniée rose/rouge, sucrée. L'espèce est monoïque à fleurs unisexuées, mais parfois suspectée dioïque (cf. Hall et Swaine, 1981), caractère omniprésent chez les membres de la famille des Myristicacées (cf. Ng, 1983). L'arbre atteint couramment entre 30 et 35 m de haut, plus exceptionnellement 40 m. Le tronc droit et circulaire peut dépasser 1 m de diamètre et les gros spécimens développent des épaississements à la base des racines et quelques courts accotements, dont les plus développés se situent sur pente typiquement du côté amont. Le rhytidome se détache par fines plaques ou lamelles, de teint général gris/brun sombre avec tâches blanchâtres et verdâtres par présence de lichens et mousses.

Aire de répartition

Arbre typique des formations denses humides semi-décidues et sempervirentes qui partage avec *Piptadeniastrum* la même vaste aire de répartition guinéo-congolaise. A fortes densités souvent considéré typique pour des forêts secondaires (De Saint Aubin, 1963 ; Voorhoeve, 1979), mais également bien représenté en forêt « primaire » (cf. Aubréville, 1959), où on le trouve toujours à l'état dispersé. L'espèce semble s'accommoder à tous les types de sol, sauf ceux formés par hydromorphie en zones inondées, mais montre dans la région de Taï une plus forte affinité pour les positions topographiques élevées. Schnell (1950, cité dans Mangenot, 1955) adoptait pour l'ensemble des forêts montrant la présence de l'espèce, alors considérée suffisamment représentative, la classe phytosociologique des *Pycnanthetea*. La forte ressemblance, voire homologie, de l'espèce avec un représentant sud-américain de la même famille, *Virola surinamensis*, est frappante

et les caractéristiques des deux espèces dans la distribution, modes de régénération et exigences de croissance sont vraisemblablement comparables.

Régénération, croissance et relations fauniques

Les graines de l'arbre sont disséminées par de nombreuses espèces de singes arboricoles et d'oiseaux (cf. Gautier-Hion, 1990), pour lesquelles les graines arillées représentent une source vitale de nourriture, mûrissant en début de saison sèche (cf. Swaine et Hall, 1986, fig. 4.18), en dehors des périodes de fructifications abondantes (« key stone species »). L'état dispersé des arbres et de sa régénération dans des clairières peuvent partiellement être expliqués en termes de modes de dissémination par des singes, calaos et touracos, fréquentant ces lieux, et de prédation quasi-totale des graines auprès des arbres producteurs par des insectes et rongeurs, comme signalé pour *Virola* (cf. Howe *et al.*, 1985 ; Howe, 1990). Les graines arillées montreraient un plus faible taux de germination que des graines nettoyées.

La croissance de l'arbre est réputée rapide. Un éclairement modéré en situation mi-ombragée est bien supporté (cf. Catinot, 1965 ; Hall et Swaine, 1990) et la croissance en chablis, ou autre trouée de faible ouverture en forêt, ou encore sous couvert léger d'un premier recrut après défrichement, doivent parfaitement satisfaire les besoins de l'espèce. Nous estimons que les spécimens bénéficiant des conditions optimales peuvent atteindre leur taille adulte en 30 à 40 ans, ce qui représenterait une croissance moyenne en hauteur de 1 m/an environ. La longévité est située dans une fourchette de 100 à 120 ans (cf. Redhead, 1968, cité dans Ashton *et al.*, 1983).

L'espèce se développe selon le modèle de croissance de Massart, décrit pour cette espèce par Hallé et Oldeman (1970, fig. 54 et 55). L'architecture est caractérisée par un tronc monopodial à croissance rythmique, initialement avec phyllotaxie spiralée avec un indice 2/5, et accroissement progressif des dimensions des limbes. A la fin de chaque pulsion d'extension orthotope, 5 bourgeons très densément formés en spirale, donneront naissance à 5, par défaut parfois 4, branches plagiotropes, également à croissance rythmique et d'extension en longueur variable selon l'ordre spiralé. Les feuilles distiques et alternes insérées sur ces axes montrent également des différences de dimensions par rapport à leur formation en « pulsions » rythmiques. L'orientation de l'émission des axes dans chaque couronne change également avec un indice spiralé, orienté à droite dans l'hémisphère nord, vraisemblablement sur la même base de 2/5. Nous y reviendrons dans la discussion de l'évolution de l'arbre dans le paragraphe suivant.

Bois

La coupe ou tranche est tendre et de couleur rose, fonçant rapidement à l'air vers brun sombre et une liquide aqueuse rougeâtre trouble est sécrétée après incision de l'arbre, de manière moins abondante en saison sèche. Le bois de *Pycnanthus* ne montre pas de différence notable entre le bois de cœur et de l'aubier. De teint gris-rosé, il montre un grain plutôt grossier avec de nombreux pores. La durabilité naturelle est du fait faible et il résiste mal aux attaques de différentes insectes et

champignons et doit être protégé dès son exploitation (Guigonis, 1974). Les cernes d'accroissement sont difficiles à détecter (Mariaux, 1967) et les vaisseaux sont de diamètre moyen à petit et irrégulièrement distribués ($< 1 / \text{mm}^2$) en courtes rangées radiales. Parenchyme vasculaire souvent indiscernable, juxtavasculaire si présent. Les canaux sécréteurs d'exsudats ont une orientation radiale, engainés par le parenchyme des rayons.

Utilisation

Le bois est commercialisé sous les noms Ilomba ou Oualélé et, d'une densité volumique de 380 - 570 kg/m³, utilisé dans l'industrie de déroulage pour la confection des couches intérieures de contre-plaqué en remplacement de l'okoumé et dans l'industrie d'emballage et de la menuiserie légère, moulures et baguettes (Heilig, 1981). Quelques 90.000 m³ ont été exportés annuellement de Côte d'Ivoire lors des années 70 et 80 (Borota, 1991, table 3), mais son importance est différemment appréciée par les pays exportateurs de bois : peu considéré au Ghana, il est le troisième bois d'exportation du Gabon. Avant les années cinquante, peu d'attention avait même été attribuée à l'utilisation potentielle de cette essence qui fut alors éliminée en tant qu'indésirable lors des opérations sylvicoles au Nigeria (Schmidt, 1991). Selon Tailfer (1979) l'exsudat est utilisé localement au Cameroun pour favoriser la cicatrisation des plaies et stimuler la production du lait maternel.

7. 4. 2 Organisation de la forme arborescente

Pycnanthus se développe selon le modèle de croissance de Massart et a même été retenue par Hallé et Oldeman (1970) comme « espèce type » pour la description de ce modèle. La croissance est rythmique et l'extension des axes se réalise par conséquent en pulsions dont l'origine reste mal élucidée, mais a probablement trait aux sevrages périodiques de l'alimentation en sève brute des points de croissance par rythmicité diurne et amplifications périodiques d'ondes avec une extension radiale déphasée du cambium vasculaire. Hallé et Martin (1968) ont intensivement étudié la question chez l'Hévéa et démontrent la croissance continue du système racinaire qui ne peut donc être mis en cause et ne peut d'ailleurs subir d'influences exogènes, sauf par sécheresse saisonnière ou baisse importante de température. Les parties aériennes sont par contre exposées au périodicité diurne par alternance des conditions nocturnes et diurnes, induisant des mouvements péristaltiques par gonflement et rétrécissement des axes selon leurs états de turgescence (voir § 6.8.2). Cette différence est probablement périodiquement anéantie dans le système hydrique par embolie et arrêt de croissance au moment d'une forte interférence des ondes par dépassement de la capacité des vaisseaux transporteurs.

Comme stipulé dans la section précédente, la forme arborescente est érigée par un tronc monopodial orthotrope à bourgeon terminal assurant l'extension en hauteur. À distances régulières, des axes latéraux sont émis, montrant la même rythmicité d'extension que l'axe primaire (figure 7.11). Contrairement à l'Hévéa où les dimensions des limbes diminuent au cours de chaque pulsion de croissance, elles augmentent chez *Pycnanthus*, comme si la montée de la sève s'amorçait lentement et, une fois en quantité suffisante, elle permettait la préformation des bourgeons

d'axes latéraux. Probablement par approche d'une capacité-limite du système hydrique à ce stade critique, l'éclosion nécessitant beaucoup d'eau, la pulsion de croissance s'arrête. Une nouvelle pulsion d'extension n'est possible qu'au moment que l'adaptation de la capacité du système hydrique par croissance radiale soutenue du cambium vasculaire s'est réalisée. Une alternance d'extensions à prédominance longitudinale et radiale s'effectue ainsi. Pour expliquer la différence entre dimensions grandissantes ou rétrécissantes des éléments formés au cours de chaque pulsion, l'anatomie vasculaire, avec une prédominance dans le bois initial d'une macro ou microporosité, joue probablement un rôle important.

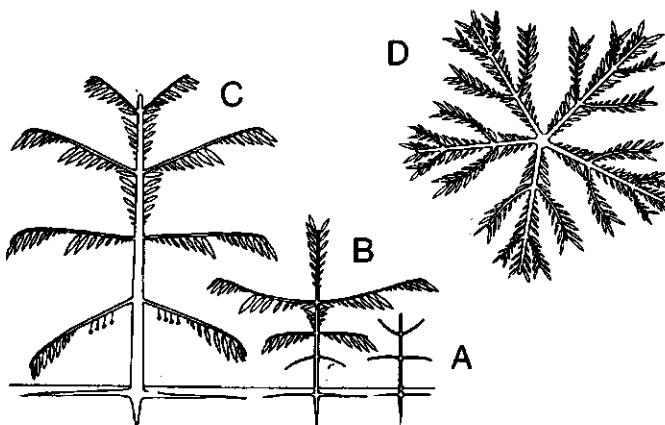


Figure 7.11 Evolution de la forme de l'arbre juvénile au cours de son développement et avant d'atteindre sa hauteur définitive. A, B et C : Stades de l'arbre juvénile conforme au modèle de Massart. D: Plan d'une couronne d'axes latérales. D'après Hallé et Oldeman, 1970.

Comme chez les conifères adoptant le même modèle de croissance, l'arbre semble peu sensible aux variations environnementales dans l'édition de ses structures selon le plan architectural. Sous des conditions optimales d'éclairement, l'extension verticale de l'axe primaire se poursuit invariablement jusqu'à la limite des capacités de conductivité du système hydrique. Résistivité des vaisseaux et forces de pesanteur versus montée capillaire, pression racinaire et succion foliaire semblent prédominer dans la détermination du point culminant de l'extension verticale du tronc (cf. Mohren, 1987). Expérimentalement, Oldeman (1974a) a montré les effets d'une perte précoce de la « dominance apicale ». En sectionnant l'axe primaire juste au-dessus d'une couronne de branches, les bourgeons axillaires à la base de ces axes latéraux remplacent l'apex. Si celles-ci sont également éliminées, un axe orthotrope se développe sur la plus forte branche de la couronne à quelque distance de la base. Cet axe se développe ensuite comme tronc de remplacement, jusqu'au point d'atteindre les mêmes dimensions radiales que l'axe primaire sectionné.

7.4.3 Expansion, régression et déclin de la cime

Une certaine rigidité dans le développement de l'arbre selon son plan architectural doit être soulignée. Dans une ambiance forestière avec un éclairement modéré, mais uniforme, l'arbre se développe strictement conforme à son modèle initial, érigé d'une manière symétrique. Les spécimens étudiés n'ayant pas encore atteint leur taille « adulte » montrent cependant les variations induites par un éclairement unilatéralement plus important, incitant l'extension des branches plagiotropes au-delà d'une longueur assurant leur rigidité par croissance secondaire soutenue du cambium vasculaire, ce qui leur confère un aspect sarmenteux en forme retombante. Ce retardement dans l'accroissement radial des rameaux confère un port « pleureur » à l'arbre. Ceci est particulièrement bien exprimé chez des exemplaires en libre développement dans les recrus secondaires et friches (figure 7.12).

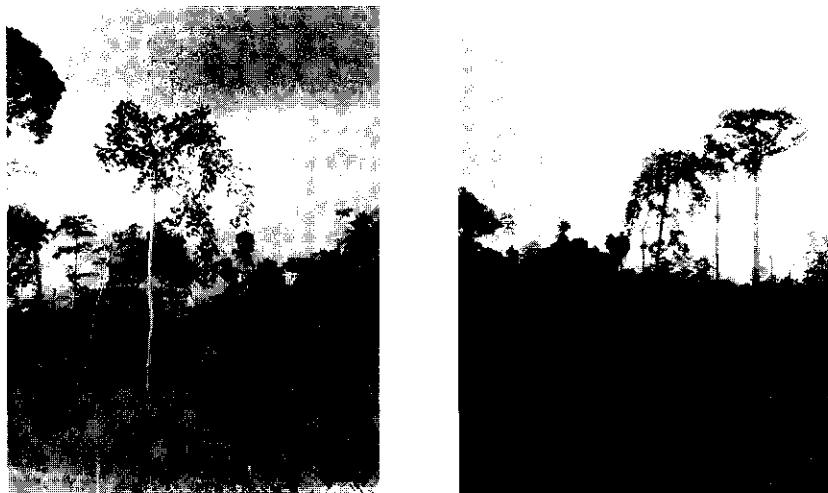


Figure 7.12 Forme arborescente particulière de *Pycnanthus angolensis* en développement libre.

L'élagage des branches atrophiées avec l'extension en hauteur du tronc, laissant des cicatrices perspicaces sur la partie apicale, contribue au développement d'une cime peu profonde avec en général moins d'une dizaine de pseudo-vorticilles de branches. Seulement les dernières couronnes initiées s'avèrent encore complètes, composées de 4 ou 5 branches. Comme dans la rosette de feuilles d'une plante vivace, leurs positions séquentielles s'alternent dans un plan vertical, mais l'indice spiralé de l'étagement n'a pu être déterminé avec exactitude à cause de la fréquence d'axes atrophiés dans ces stades de développement de l'arbre. Avec l'extension en hauteur du tronc, le diamètre de la cime augmente, mais n'excède rarement une vingtaine de mètres pour des spécimens en pleine « expansion ». Encore une fois, la comparaison avec le développement de certains conifères s'impose : une expansion latérale limitée et une extension en hauteur soutenue, jusqu'à dissipation de l'alimentation prédominante de l'apex de l'axe primaire en sève brute.

Arbre de deuxième grandeur, *Pycnanthus* est adapté pour occuper une place interstitielle dans la voûte forestière (voir l'exemplaire représenté sur la figure 5.2), ce qui ne stimule pas son développement latéral, déjà confiné par les possibilités architecturales initiales du modèle de croissance et l'anatomie vasculaire à faible nombre de pores et quasi absence de parenchyme vasculaire. Les branches favorablement exposées et, de fait, munies d'un plus fort potentiel de développement, donnent naissance à des axes orthotropes, reproduisant le modèle d'un arbre miniaturisé (figure 7.13, stades 2 et 3).

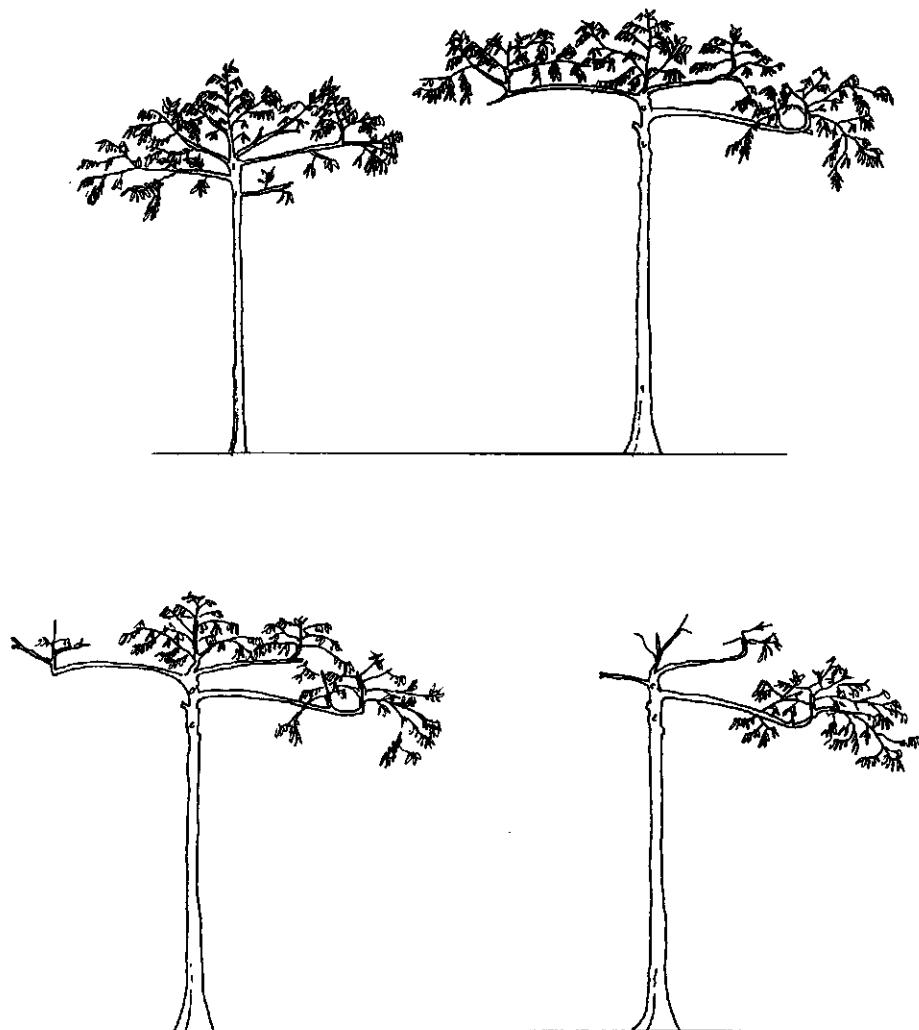


Figure 7.13 Stades de développement de *Pycnanthus angolensis* représentant l'expansion, la régression et le déclin de la cime de l'arbre selon des observations faites sur 44 individus dans la Forêt de Tai et quelques autres localités en Côte d'Ivoire.

Ce phénomène devient plus fréquent avec l'approche du point culminant de l'extension en hauteur de l'axe primaire, comme si la formation d'axes d'un ordre supplémentaire était inhibée par une « dominance apicale » (voir objections contre ce terme dans Hallé *et al.*, 1978) préexistante. Les sections distales d'axes latéraux situées au-delà des endroits où les axes orthotropes s'érigent vont s'atrophier, probablement par accaparement de la quasi totalité de la sève brute par les structures en formation. Ceci est à comparer avec la formation de « cimettes » chez *Piptadeniastrum* et la translocation des ressources à ces structures nouvelles. Le nombre de branches est cependant plus restreint dans l'expression de l'architecture de *Pycnanthus* et se limite à 5 ou, plus exceptionnellement, 6 et, dans ce dernier cas, les rameaux restent grêles et deviennent retombantes, comme si à cet ordre de ramifications les conditions n'étaient plus réunies pour assurer, même à retardement, leur accroissement diamétral. Les feuillages sont éparses et regroupés aux extrémités des rameaux, en rangées distiques.

La régression de la cime s'initie par une atrophie des « cimettes », formées sur les dernières couronnes de branches (figure 7.13 stade 4). Leurs rameaux avec les axes porteurs qui sont les plus éloignées de l'axe primaire paraissent les plus vulnérables, par ce processus de dessèchement graduel en direction basipète, décrit auparavant *in extenso* pour *Piptadeniastrum*. C'est le signe le plus évident d'un début de sénescence. La perte de la « dominance apicale » avec un arrêt de l'émission de nouvelles couronnes de branches la précède et indique l'arrêt d'extension en hauteur. Les dessèchements localisés aux extrémités de la cime indiquent le blocage de la croissance en diamètre qui va se généraliser lors du déclin graduel de l'arbre. Vu le faible nombre de spécimens qu'on observe dans ce stade de déclin avancé, un seul sur 44 d'étudiés, il est probable que les processus de la dégradation ultime se déroulent rapidement. La faible durabilité du bois le rend probablement vulnérable aux attaques d'insectes et autres agents décomposeurs qui peuvent librement agir dès que la turgescence des tissus s'affaiblit et la production de substances phytochimiques aux effets répulsifs s'arrête.

7.4.4 Reconnaissance aérienne du vieillissement

Les possibilités de la reconnaissance sur photographies aériennes des phénomènes de vieillissement chez *Pycnanthus* s'avèrent plus délicates que chez les espèces d'arbres émergents, notamment par sa moindre détection dans la voûte forestière en tant qu'arbre individualisé. Les cimes de nombreux spécimens peuvent rester couvertes, tout au moins partiellement, par des arbres qui les « surciment » latéralement et paraissent ainsi difficiles à détecter et observer. D'autre part, la construction de la cime de *Pycnanthus* en forme « étoilée » avec des feuillages regroupés aux extrémités des couronnes étagées de branches rend une estimation de leur recouvrement en surface plus aléatoire, sinon inopérant. Un grand avantage, par contre, se présente dans l'observation des aspects qui ont trait à l'effusion de la « dominance apicale ». Notamment sur photographies aériennes réalisées dans le spectre de l'infra-rouge, cette détection s'avère très nette (figures 7.14 et 7.15) par une réflexion spectrale plus importante des feuillages jeunes à fort taux de hydratation.

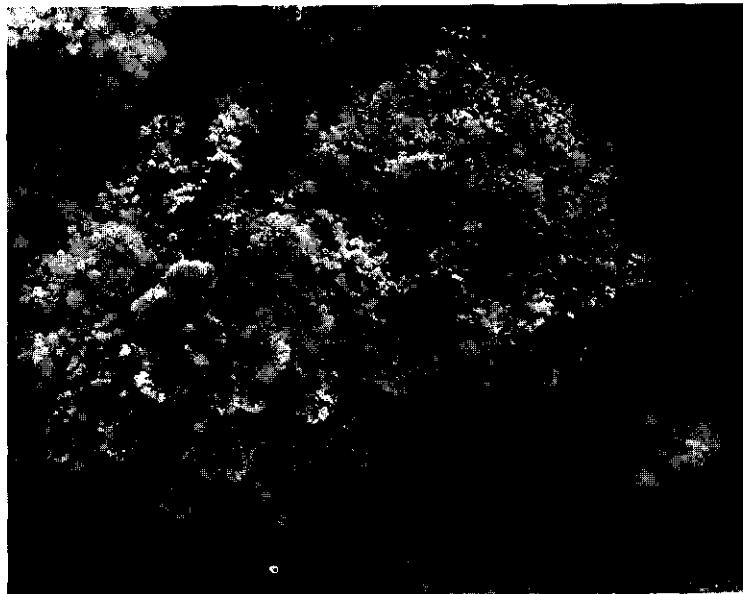


Figure 7.14 Photographie aérienne en émulsion infra-rouge de deux cimes de *Pycnanthus angolensis*, côté à côté, dont l'exemplaire à droite sur l'image montre une extension orthotrope diffuse avec plusieurs points de croissance orthotrope et l'exemplaire à gauche une extension apicale centrale. Altitude de vol approximativement 200 m; échelle environ 1/1300^{ème}.

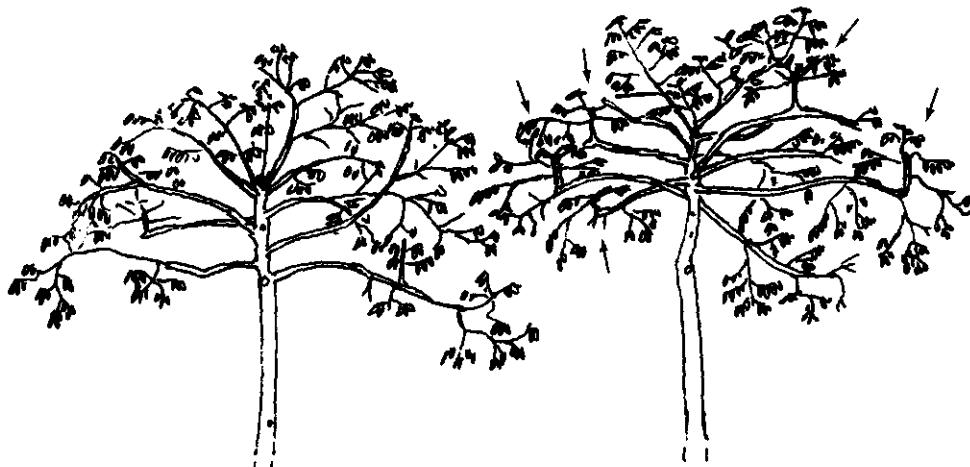


Figure 7.15 L'architecture des deux cimes représentés sur la figure 7.14. Noter les nombreux points de réiteration orthotropes chez l'exemplaire à droite (flèches) qui atteint une hauteur totale de 39 m, Ø 89 cm et une profondeur de cime de 12,5 m, contre h_c de 31,5 m, Ø 79 cm et profondeur de cime de 11 m pour l'exemplaire de gauche, à extension orthotrope centrale. Remarquer la faible différence de diamètre de cime de ces deux arbres à stades de développement différents. D'après les croquis de W.W.S. Ho.

pourrait être maintenue sur un plus grand nombre d'anneaux d'accroissement comme son bois non différencié laisse supposer.

Les allusions maintes fois exprimées à propos du rapprochement de la forme de *Pycnanthus* avec ceux des gymnospermes rend une comparaison intéressante avec les résultats obtenus par Ginter-Whitehouse *et al.* (1983) qui démontrent, en généralisant, un plus faible potentiel hydrique des structures foliaires chez les espèces gymnospermes que chez des espèces angiospermes. Ceci traduit vraisemblablement une plus forte résistivité hydrique des tissus conducteurs chez les premières. Il serait tentant de relier ces observations à celles de Oohata et Shidei (1971), qui, après examen d'un grand nombre d'espèces arborescentes, concluent que les taux de ramification sont significativement différents pour les espèces gymnospermes et angiospermes et, plus spécifiquement encore, pour des espèces sempervirentes et décidues. Notons enfin que le plan ligneux des dernières espèces est typiquement caractérisé par des cernes périodiques à vaisseaux mégapores (*cf.* Reinders, 1961).

Il paraît, en dernier point comparatif, intéressant de signaler une similitude avec la croissance des structures ramifiées qui apparaissent par des dépôts de zinc dans une cuve à électrolyse et dont les formes changent d'une structure fractale vers une structure dendritique sous l'influence d'une augmentation de la tension électrique dans la cuve (d'après Sander, 1992). La similitude des formes avec des structures ramifiées qu'on observe chez les arbres est frappante et l'analogie d'une variation de tension du courant électrique et du potentiel hydrique dans un système conducteur mériterait une considération plus approfondie qui dépasse cependant le cadre de ce travail.

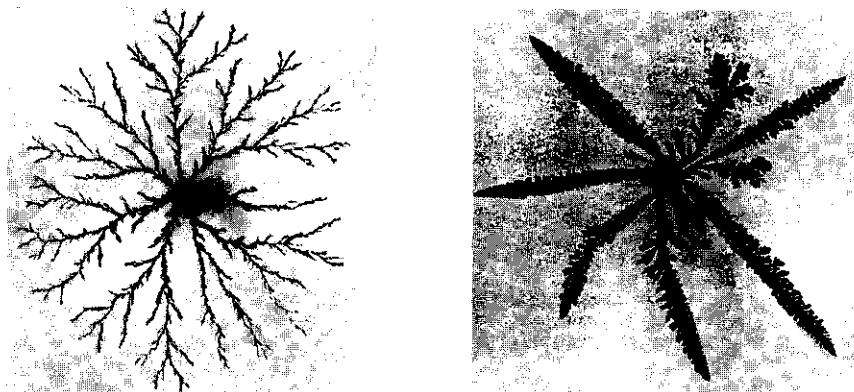


Figure 7.17 Structures ramifiées obtenues par dépôts de particules de zinc sur une électrode dans une cuve à électrolyse. A gauche, structure de dépôt sous faible tension électrique, à droite l'agrégation des dépôts lorsqu'on augmente la tension dans la cuve (d'après figure 6 dans Sander, 1992).

Cependant, les hypothèses qu'on pourrait avancer pour expliquer les différences dans l'édification des structures arborescentes sont probablement nombreuses, peut-être autant que le nombre de variables environnementales et leurs interactions, potentiellement capables de jouer un rôle dans l'évolution adaptative des structures arborescentes. Tout au long des explications sous-tendant l'édification des structures arborescentes présentées dans les paragraphes précédents, nous avons relaté les expressions morphologiques à des processus physiologiques et notamment l'approvisionnement en sève brute. Désignées à s'adapter aux contraintes bipolaires majeures d'une alimentation suffisante en eau et une captation efficace d'énergie solaire, les structures des grands végétaux ne peuvent se développer que selon l'abondance de ces ressources. Au sein de leurs structures, le réseau de conductivité avec ces multiples variantes, reliant les systèmes racinaires aux systèmes photosynthétiques paraît ainsi jouer un rôle décisif, mais très complexe et encore incomplètement élucidé.

8. EXPLOITABILITÉ BIONOMIQUE DE LA FORêt

Gérer une forêt tropicale de manière à pourvoir la société en produits utilitaires sur la base d'une production écologiquement acceptable et bionomiquement durable, tel que nous l'avons préconisé dans l'introduction, consiste à harmoniser les effets de cette récolte avec les processus spontanés qui régissent et caractérisent l'écosystème forestier tropical. L'étude de ces processus afin de déterminer la composition, la structure et les dynamiques de croissance et de renouvellement de l'écosystème forêt constitue ainsi un préalable au développement d'un régime de gestion qui respecte et recherche des procédés qui restent en harmonie avec son évolution spontanée. Tel était le but des études que nous avons exposées dans les chapitres précédents et que nous vérifions maintenant sur leur consistance avec les méthodes de gestion anticipées (cf. Vooren et Oldeman, 1980).

8. 1 Quelques règles bionomiques élémentaires

8. 1. 1 Composition

La composition de la végétation arborescente est variable, mais certes pas aléatoire. Les variations spatiales qu'on observe reposent sur les gradients climatiques, et notamment pluviométriques, et la disponibilité en eau du sol, qui sont dans une certaine mesure interchangeable. Les gradients régionaux sont ainsi différenciés en variations locales qui peuvent d'ailleurs atteindre la même amplitude sous des effets topographiques importants qui se présentent à l'échelle de bassins versants d'ordres deux et trois.

Chaque site topographique en forêt a ses propres caractéristiques qui doivent être prises en compte dans les comparaisons de compositions arborescentes ou de potentiel de productivité. Il est donc illusoire de vouloir élaborer des quotas de prélèvement d'arbres qui ne soient pas spécifiés pour chaque type de formation végétale représenté ou de fixer des taux moyens ou cycles de prélèvements que « la forêt » pourrait supporter. La composition arborescente à l'échelle d'un site topographique relève d'ailleurs d'autres facteurs, en prédominance biotiques, qui ont trait aux modes de régénération des espèces, dissémination des graines, dépendance de mycorhizes, interactions entre espèces.....

Il est donc recommandable de se laisser guider par la variabilité existante dans le choix d'un niveau d'abstraction afin de développer un système de gestion d'unités bionomiques et de prendre en compte les facteurs biotiques ou abiotiques prédominants qui régissent à ce niveau la composition spécifique. Nous discutons ci-après des possibilités d'une approche aérienne dans la détermination des unités de gestion.

8. 1. 2 Architecture

Le nombre « d'émergents » à l'hectare est fonction de l'architecture des cimes érigées. Les espèces caractéristiques des formations semi-décidues présentent en général des cimes moins étendues que les espèces des formations sempervirentes, qui sont de ce fait plus espacées. Le potentiel d'extension en hauteur de ces dernières est également moindre et la matrice végétale édifiée reste par conséquent plus modeste dans ces dernières formations ou petits peuplements d'une même affinité. Une différence notable a ainsi été observée entre les sites topographiques à fort potentiel de croissance sous les flancs de crêtes arrondies et les milieux et bas de versants à potentiel plus restreint.

L'incitation à l'extension en hauteur des arbres par le passage à travers une matrice végétale édifiée doit être préservée. Tout prélevement abusif qui provoque un abaissement substantiel de la matrice végétale, de plus d'un tiers de sa hauteur originelle sur une surface dépassant les dimensions d'un chablis, doit être proscrite au risque de perdre dans le prochain cycle de régénération une partie importante du volume de production par l'anéantissement de son rôle de gaine de conduite dans l'extension verticale de nouvelles composantes. Les espèces arborescentes édifiant un tronc sympodial sont notamment sensibles à ce guidage en hauteur, faute de quoi leur niveau d'expansion maximale se trouvera substantiellement abaissé.

8. 1. 3 Dynamique

La dynamique de croissance des arbres est le plus fidèlement représentée par une mesure d'accroissement de la section du tronc qui exprime l'évolution de la surface encore active dans le transport de la sève brute. L'évolution du taux de « vigueur » de l'arbre peut être relatée à ses capacités, probablement fluctuantes, de transport de la sève. Par ailleurs, la seule mesure du diamètre à hauteur d'homme ne reflète pas la variation de l'accroissement diamétral à différents hauteurs du tronc. Cet accroissement peut être plus important au-delà de ce point de mesure durant le développement avancé de l'arbre.

La dynamique de renouvellement de la forêt, caractérisée par des taux de mortalité de différents catégories d'arbres et la répartition spatiale des chutes de bois, détermine le maillage sylvigénétique élémentaire de l'écosystème forêt. Toute gestion conservatrice devrait être guidée dans sa fréquence et intensité d'actions de prélevement par ces espacements de renouvellement d'arbres (voir aussi Van der Hout, 1999) qui conditionnent la préservation des caractères initiaux de composition, structure et dynamique de croissance de l'écosystème. Il est à ce titre utile de rappeler que les régimes de renouvellement sont sujet à des variations qui peuvent être relatives aux variations climatiques et topographiques du milieu et, par conséquent, on ne peut définir une seule et unique régime pour une forêt diversifiée.

Il est également important de souligner qu'il ne s'agit nullement d'une situation statique et que les variations climatiques ou successions végétales dites d'ordre

secondaire peuvent induire des changements notables dans les régimes de renouvellement et qu'il importe donc de tenir compte avec les évolutions observées, ou par connaissance établie, d'essayer de les anticipées. Un régime de renouvellement continu à rythme endogène qu'on constate dans une forêt étudiée a pu être précédé ou accompagné d'un régime épisodique de bouleversements abiotiques (tremblements de terre, éruptions volcaniques, sécheresses, incendies, tornades, glissements de terrain, etc.) ou anthropiques (feux, défrichements, prélevements excessifs), ayant fortement influencé la composition actuelle de la végétation qui, de fait, ne représente alors qu'un stade d'évolution dans une succession dite secondaire.

La superposition des interventions humaines au déroulement des processus spontanés pour prélever les produits convoités doit être graduelle et soigneusement dosée si l'on veut canaliser ces opérations de manière à ce qu'une moindre modification du système initial soit obtenue et qu'ainsi une meilleure préservation des processus spontanés soit garantie. Les ponctions de prélèvement doivent être dosées dans l'espace et dans le temps de manière à imiter et graduellement remplacer les événements spontanés qui auraient pu provoquer des effets comparables. Il est de la plus grande importance de respecter le cycle naturel prédominant de renouvellement. En s'orientant sur des signes de sénescence des arbres dominants, le dosage de prélèvements est volontairement adapté aux processus de vieillissement des peuplements et l'espacement devient fonction des processus régulateurs naturels.

En se laissant guider par l'évolution spontanée de l'écosystème forestier et ses peuplements spécifiques, il est cependant nécessaire d'accepter les « gammes de produits » et taux de production que le système pourrait fournir sans être atteint dans son équilibre et donc d'adapter les besoins en produits récoltables aux rythmes et quantités rendus disponibles de manière évolutive, donc variable. Une certaine souplesse dans l'adaptation de la demande à l'offre doit donc être forgée et respectée.

8. 2 Prévision des prélèvements

Dans des forêts à composition hautement diversifiée, telles que les formations tropicales denses humides, la détermination des prélèvements d'essences à valeur commerciale est soumise aux connaissances de la composition spécifique et de la répartition spatiale des arbres recherchés, donc à leurs taux de présence par unité de gestion, et aux critères de sélection retenus. Dans des massifs à grande étendue, plusieurs centaines de milliers d'hectares, qui constituent la superficie moyenne qu'une concession devrait atteindre pour pouvoir assurer l'approvisionnement d'une unité de transformation du bois, des unités de gestion sont définies qui subissent une intervention de prélèvement périodique. La périodicité étant fonction des taux de prélèvement déterminés et du cycle de rotation, atteignant dans les systèmes polycycliques classiques une durée variable de 20 à 50 ans, le nombre d'unités de gestion est adapté à la possibilité de traiter annuellement la fraction

correspondante de la superficie totale d'une concession pour la durée de rotation fixée.

Les processus naturels s'opérant continuellement et pas de façon épisodique sur des étendues de plusieurs milliers d'hectares, il va de soi que ce système de rotations cycliques est mal adapté à un futur système de prélèvement prévisionnel d'arbres moribonds. Par ailleurs, la mortalité ayant tendance à se répandre en taches localisées, il est probable que des secteurs à plus forte prévision de mortalité alternent avec des secteurs à plus faible taux d'expectative. Pour assurer un système de prélèvement par coupes prévisionnelles, il est donc important d'avoir connaissance des taux de synchronisation de la mortalité pour des essences recherchées, reflétant partiellement l'historique de leur installation et de survie, et de la répartition des moribonds dans différents secteurs d'un massif forestier afin de prévoir un taux de prélèvement restant en étroite harmonie avec les degrés d'ouverture naturelle. Un taux de mortalité annuelle de 0,5 à 1% pour la catégorie de très grands arbres (≥ 70 cm Ø) doit être escompté et les effets d'un dédoublement par initiation de prélèvements prévisionnels examinés. Un système de prélèvement prévisionnel concentrant l'anticipation de la mortalité pour une période d'une dizaine d'années dans une seule intervention provoque évidemment une ouverture du peuplement trop disproportionnée pour encore être considérée en harmonie avec les processus graduels spontanés.

Afin de réaliser les prospections, deux approches sont théoriquement possibles, soit l'approche classique d'inventaires terrestres avec inspection visuelle des arbres, soit une nouvelle approche par inventaires aériens et reconnaissances par traitement d'images numériques ou d'émulsions panchromatiques et infra-rouge. Nous discuterons des deux possibilités et celle d'une variante mixte.

8. 2. 1 Expériences et propositions pour une approche aérienne

Dans les systèmes d'exploitation forestière couramment pratiqués, la prospection avant abattage d'arbres exploitables se réalise selon des critères d'utilisation industrielle pour les essences commercialisées par des équipes de prospecteurs qui s'avancent en virées dans des blocs délimités par un réseau de layons précédemment ouvertes. Une étape de reconnaissance aérienne est en général incluse dans les préparatifs pour l'établissement des cartes de situation de terrain, effectué par survol à basse altitude avec des avions légers mono- ou bimoteurs. L'utilisation des photographies aériennes existantes à échelles 1/50.000^{ème} ou 1/25.000^{ème} pour l'établissement des cartes topographiques et de situation de terrain à une échelle pratique de travail de 1/10.000^{ème} est courante. Pour des exploitations préférentielles qui s'orientent sur un faible nombre d'essences, une reconnaissance aérienne lors des périodes favorisant la détection de ces essences par floraison, fructification ou renouvellement de feuilles, peut être effectuée par avion léger. Ceci n'est cependant pas systématiquement entrepris.

Il est donc courant de se servir d'une orientation ou reconnaissance aérienne par survol des massifs attribués en concessions temporaires d'exploitation du bois

d'œuvre. Le caractère temporaire des permis de coupe limite sérieusement les taux d'investissements réalisables pour assurer une gestion durable et perfectionner ces approches aériennes. Dans le système que nous préconisons, avec une gestion à très long terme dans un cadre de domaines forestiers permanents, ce dernier aspect pourrait être avantageusement développé afin de réaliser une cartographie aérienne complète des massifs placés sous un régime de prélèvement préférentiel, montrant la répartition des essences valorisées sur des cartes détaillées, à une échelle de 1/5000^{ème} avec leurs stades de développement, tels que nous les avons élaborés dans les exemples des deux espèces présentées, représentatives pour des arbres « émergents » et de deuxième grandeur. A ce propos il est utile de rappeler que les possibilités pour la deuxième catégorie d'arbres soient plus limitées par une moindre visibilité de leurs cimes. Ceci est encore plus restrictif pour des arbres de hauteurs plus modestes, qui sont toutefois rarement commercialisés sur le marché actuel des bois d'œuvre et paraissent donc de faible intérêt dans l'immédiat.

Dans la conception initiale d'un système de récolte d'arbres « mûrs » (cf. Vooren et Oldeman, 1980), défini selon les termes d'une exploitabilité bionomique, nous nous sommes volontairement dirigés vers les possibilités que pourrait offrir une approche aérienne dans la reconnaissance d'arbres vieillissants, voire même au-delà de cette étape de prospection, dans une mise en pratique de coupes forestières d'arbres prédestinés à disparaître et d'une évacuation aérienne des grumes. Ces derniers aspects n'ayant pas été intensivement étudiés en dehors de quelques orientations bibliographiques sur les techniques de débardage par hélicoptère, ou par aéronefs de type « sky crane », dont les coûts ne semblent justifiables selon une évaluation classique que dans des situations où l'on s'affronte à des terrains très accidentés et où, de surcroît, on doit pouvoir respecter des rotations intensives à très courtes distances (< 5 km). De fait, il ne sera pas fait allusion à une rapide généralisation de sa mise en service. Cette technique aérienne comparée aux évacuations par route s'avère à coûts encore prohibitifs pour être vulgarisée dans d'autres situations que celles des régions montagneuses ou archipels insulaires dans un avenir proche.

Les avantages d'un débardage aérien dans une optique de réduction maximale de l'impact des prélèvements sur l'écosystème sont néanmoins incontestables et mériteraient une plus ample considération sur une nouvelle base de calcul de rendements afin de l'employer dans le cadre d'une gestion à forte teneur de protection environnementale (voir Van der Hout, 1999). Le bilan financier de la mise en pratique de telles techniques de récolte mécanique perfectionnées devrait, dans ce cas, être basé sur les plus values dégagées par une meilleur préservation de l'écosystème, de ses valeurs intrinsèques et d'une conservation d'espaces productifs par réduction d'ouvertures pour chemins de tirage et débardage. Cependant, dans la prévision d'une évolution peu rapide des méthodes actuelles de valorisation économique, seul un rendement provisoirement considéré comme « valeur virtuelle », exprimant la meilleure préservation environnementale obtenue et les garanties d'une production en quantités et qualités durables, pourrait justifier l'investissement important dans un tel système d'avant-garde.

Cette technique rendrait possible, en outre, des prélèvements à fort degré de dispersion, et du fait de sa forte mobilité, de traiter des surfaces plus importantes et de s'adapter ainsi plus harmonieusement aux processus naturels, là où des techniques classiques avec un débardage terrestre s'avèrent plus dégradantes, plus laborieuses et imposeraient par conséquent un mode d'opération cyclique et sectorielle, mal adapté aux caractères de l'écosystème naturel.

Une méthode de suivi aérien avec établissement de cartes d'arbres répertoriés peut être rendue opérationnel à l'aide de matériels peu onéreux et couramment vulgarisés tels avions légers bimoteurs, caméras vidéo, GPS et stockage et traitement d'images numériques par ordinateur à une échelle apte à détecter l'évolution des cimes des essences recherchées, telle que nous l'avons montré pour les deux espèces examinées. Avec des opérateurs expérimentés, l'échelle peut probablement être réduite à 1/5.000^{ème}, voire pour des espèces à cimes très étendues 1/10.000^{ème}, s'approchant d'une qualité d'images satellites déjà couramment employées. Ce système renforcerait en outre les possibilités de développer une méthode de « traçabilité » des prélèvements d'arbres avec suivi de qualité des grumes et dérivés façonnées, afin de mieux connaître les provenances des meilleures qualités et de répondre aux contrôles et normes des « écolabels » déjà commercialisés. Les couvertures aériennes réalisées à intervalles de 5 ans avec coordonnées géodésiques transcrives par GPS constitueront des documents de base des plans de gestion, contrôlables et vérifiables.

8. 2. 2 Expériences avec des inspections visuelles terrestres

Les observations effectuées en forêt pour l'établissement des stades de développement des arbres des deux espèces examinées ont procuré un bilan sur les possibilités techniques de tels relevés terrestres. Les méthodes de mesure ont été adaptées à la densité du couvert végétal pour améliorer leurs précision et fiabilité, mais l'évaluation de l'état de l'écran supérieur des feuillages en forêt tropicale dense humide reste néanmoins peu commode. La constitution de documents photographiques précis, représentant à la verticale ou en oblique les cimes des grands arbres dans leur intégralité, est inopérable et l'évaluation visuelle sur le terrain des surfaces foliaires est délicate par l'apparition des phénomènes d'une illusion d'optique.

Une expérience forte intéressante de ce point de vue a été entreprise par Seydack *et al.* (1995) qui relatait d'un dénombrement d'arbres vieillissants avec estimation des surfaces foliaires dans une forêt subtropicale dense. Dans les cas des deux espèces testées individuellement par six prospecteurs, dont les individus avaient déjà été classés pour leur caractéristiques de dégradation de cime et de tronc dans un périmètre expérimental, une erreur de marquage variant de 2 à 2,5 % sur les populations totales des deux espèces, de 593 et 339 individus, fut constatée, ce qui résultait cependant dans une sous-estimation des effectifs d'individus à cime et tronc en voie de dégradation de 18 et 38 % respectivement. Les données ne sont pas spécifiées par prestation individuelle ou par critère prédominant de sélection, tronc ou cime.

Pour une reconnaissance terrestre des arbres vieillissants, il serait utile de disposer d'autres paramètres liés à l'état de développement des individus. Une des possibilités, que nous avons déjà mentionnée, est le perfectionnement d'une mesure de la section du tronc encore active dans le transport de la sève. Une approximation pourrait être obtenue par mesures du taux d'humidité dans un tronc par sondage à différentes profondeurs afin de déterminer le nombre de cernes d'accroissement ou l'épaisseur de la couche ligneuse encore active. La variabilité de cette mesure pourrait cependant s'avérer importante : par rapport à l'espèce examinée bien sûr, par rapport à la hauteur du point de mesure sur le tronc, la face du tronc, la disponibilité en eau du site, les conditions de croissance, *et cetera*. Celles-ci devront en outre être relatées à l'état de développement de l'arbre, donc aux critères morphologiques observables, qui paraîtront ainsi, à nouveau, déterminants. Il s'avère donc difficile de trouver de nouveaux paramètres pratiques pour remplacer les habituels, de sorte que l'approche terrestre restera, soit difficile et laborieuse, soit peu fiable.

D'une manière expérimentale, il serait utile d'intégrer les possibilités actuellement testées avec des approches aériennes pour la détection des arbres moribonds et les méthodes classiques de récolte et d'évacuation terrestre des grumes dans des massifs déjà ouverts à l'exploitation industrielle afin de vérifier les besoins permanents de création et d'entretien des voies de transport et chemins de tirage et débardage. La faisabilité d'un système de récolte à faible intensité, nécessitant une forte mobilité terrestre des équipes d'abattage et débardage avec les surcoûts que cela entraînent, pourrait être comparée avec un système expérimental de débardage aérien sur courtes distances vers des parcs à grumes aménagés au bord des routes principales d'évacuation du bois.

D'un point de vue de pérennisation des ressources forestières tropicales et des capacités de l'écosystème forestier de soutenir durablement une production de bois de qualité, il nous semble cependant utile de souligner, en guise de conclusion, qu'une exploitation qui ne peut répondre aux normes strictes d'une gestion bionomique, c'est-à-dire une gestion qui s'efforce à assurer la pérennité des fonctions écosystémiques de la forêt et des processus spontanés qui les soutiennent, ne devrait pas être entreprise. Dans ce cas, une autre forme de gestion d'un écosystème forestier en tant que future ressource utile à l'homme pourrait être la mise en réserve pour une utilisation ultérieure, mais ceci serait uniquement faisable dans des contrées à faible pression démographique.

Annexe 1 Composition en arbres (≥ 30 cm Ø) des stations A et B

nom de l'espèce	famille	nbr. ind.	nbr. ind.
		A	B
<i>Acacia barteri</i> (Hook.f.ex Oliv.) Engl.	Chrysobalanaceae	1	
<i>Aningeria robusta</i> (A.Chev.) Aubrév. & Pellegr.	Sapotaceae	1	2
<i>Anopyxis klaineana</i> (Pierre) Engl.	Rhizophoraceae	3	
<i>Anthocleista nobilis</i> G.Don	Loganiaceae		2
<i>Anthonotha crassifolia</i> (Baill.) J.Léonard	Caesalpiniaceae	1	
<i>A. fragrans</i> (Bak.f.) Exell & Hillcoat	Caesalpiniaceae	4	
<i>A. macrophylla</i> P.Beauv.	Caesalpiniaceae		10
<i>Antiaris welwitschii</i> Engl.	Moraceae	1	
<i>Araliopsis tabouensis</i> Aubrév. & Pellegr.	Rutaceae	3	2
<i>Aubrevillea platycarpa</i> Pellegr.	Mimosaceae	2	
<i>Beilschmiedia mannii</i> (Meisn.) Benth. & Hook.f.	Lauraceae	3	2
<i>Bridelia grandis</i> Pierre ex Hutch.	Euphorbiaceae	3	
<i>Briya fasciculata</i> De Wild.	Annonaceae	1	3
<i>Bussea occidentalis</i> Hutch.	Caesalpiniaceae		1
<i>Calpocalyx brevibracteatus</i> Pellegr.	Mimosaceae	2	27
<i>Canarium schweinfurthii</i> Engl.	Burseraceae	2	
<i>Canthium arnoldianum</i> (De Wild.& Th.Dur) Hepper	Rubiaceae	2	1
<i>Cassia fikifiki</i> Aubrév. & Pellegr.	Caesalpiniaceae		2
<i>Chidlowia sanguinea</i> Engl.	Caesalpiniaceae		1
<i>Chrysophyllum pruniforme</i> Pierre ex Engl.	Sapotaceae	2	1
<i>C. taiense</i> Aubrév. & Pellegr.	Sapotaceae	48	34
<i>Coelocaryon oxyacarpum</i> Stapf.	Myristicaceae		3
<i>Corynanthe pachyceras</i> K. Schum.	Rubiaceae	45	66
<i>Coula edulis</i> Baill.	Olacaceae	36	15
<i>Dacryodes klaineana</i> (Pierre) H.J.Lam	Burseraceae	9	1
<i>Detarium senegalense</i> J.F.Gmel.	Caesalpiniaceae		1
<i>Dialium aubrevillei</i> Pellegr.	Caesalpiniaceae	48	14
<i>Diospyros mannii</i> Hiern.	Ebenaceae	3	
<i>D. sanza-minika</i> A.Chev.	Ebenaceae	9	2
<i>Discoglyptopelta caloneura</i> (Pax) Prain.	Euphorbiaceae		5
<i>Drypetes klainei</i> Pierre ex. Pax	Euphorbiaceae	5	1
<i>D. aylmeri</i> Hutch. & Dalz.	Euphorbiaceae		1
<i>Elaeis guineensis</i> Jacq.	Palmae		1
<i>Enantia polycarpa</i> (D.C.) Engl. & Diels	Annonaceae		1
<i>Entandrophragma angolense</i> (Weh.) D.C.	Meliaceae	1	3
<i>E. utile</i> (Dawe & Sprague) Sprague	Meliaceae		4
<i>Erythrophleum ivorense</i> A.Chev.	Caesalpiniaceae	4	8
<i>Erythroxylum mannii</i> Oliv.	Erythroxylaceae	3	8
<i>Funtumia africana</i> (Benth.) Stapf.	Apocynaceae	1	
<i>F. elastica</i> (Preuss) Stapf.	Apocynaceae		3
<i>Gilbertiodendron splendidum</i> J. Léonard	Caesalpiniaceae		4
<i>G. limba</i> (Sc.Elliott) J. Léonard	Caesalpiniaceae		10
<i>Guarea cedrata</i> (A.Chev.) Pellegr.	Meliaceae	21	
<i>Guibourtia ehie</i> (A.Chev.) J.Léonard	Caesalpiniaceae	2	
<i>Gymnostemon zaizou</i> Aubrév. & Pellegr.	Simaroubaceae	4	2

nom de l'espèce	famille	nbr. Ind.	nbr. ind.
		A	B
<i>Heritiera utilis</i> Sprague	Sterculiaceae	6	27
<i>Hirtella butayei</i> (De Wild.) Brenan	Chrysobalanaceae	2	2
<i>Keayodendron bridelioides</i> Léandri	Euphorbiaceae		5
<i>Klainedoxa gabonensis</i> Pierre ex Engl.	Irvingiaceae	1	6
<i>Lannea welwitschii</i> (Hiern) Engl.	Anacardiaceae		6
<i>Lophira alata</i> Banks ex Gaertn.f.	Ochnaceae	1	3
<i>Lovoa trichilioides</i> Harms	Meliaceae	2	4
<i>Macaranga barteri</i> Muell.Arg.	Euphorbiaceae	2	
<i>Mammea africana</i> Sabine	Guttiferae (Clusiaceae)		1
<i>Manilkara obovata</i> J.H. Hemsley	Sapotaceae	1	1
<i>Maranthes Aubrevillei</i> (Pellegr.) Prance	Chrysobalanaceae	9	1
<i>M. chrysophylla</i> (Oliv.) Prance	Chrysobalanaceae	4	
<i>M. glabra</i> (Oliv.) Prance	Chrysobalanaceae		1
<i>Memecylon lateriflorum</i> (G.Don) Bremek.	Melastomataceae	3	3
<i>Mitragyna ciliata</i> Aubrév. & Pellegr.	Rubiaceae		6
<i>Nauclea diderrichii</i> (De Wild & Th.Dur) Merrill	Rubiaceae	5	3
<i>N. vanderghentii</i> (De Wild.) Petit	Rubiaceae		3
<i>Nesogordonia papaverifera</i> (A.Chev.) R.Capuron	Sterculiaceae		1
<i>Newtonia Aubrevillei</i> (Pellegr.) Keay	Mimosaceae	1	3
<i>N. duparquetiana</i> (Baill.) Keay	Mimosaceae	2	2
<i>Octoknema borealis</i> Hutch. & Dalz.	Octoknemataceae		1
<i>Oldfieldia africana</i> Benth. & Hook.f.	Euphorbiaceae	8	5
<i>Ongokea gore</i> (Hua) Pierre	Olaceae	1	2
<i>Pachypodium staudtii</i> Engl. & Diels	Annonaceae		4
<i>Panda oleosa</i> Pierre	Pandaceae	4	3
<i>Parinari excelsa</i> subsp. <i>holstii</i> (Engl.) R.Grah.	Chrysobalanaceae	9	2
<i>Parkia bicolor</i> A.Chev.	Mimosaceae	4	1
<i>Pentaclethra macrophylla</i> Benth.	Mimosaceae	3	2
<i>Pentadesma butyracea</i> Sabine	Guttiferae (Clusiaceae)	4	1
<i>Petersianthus macrocarpus</i> (P.Beaup.) Liben.	Lecythidaceae	8	4
<i>Phyllocosmus africanus</i> (Hook.f.) Klotzsch	Ixonanthaceae	5	2
<i>Piptadeniastrum africanum</i> (Hook.f.) Brenan	Mimosaceae	6	6
<i>Protomegabaria stapfiana</i> (Beille) Hutch.	Euphorbiaceae	2	
<i>Pycnanthus angolensis</i> (Welw.) Warb.	Myristicaceae	8	9
<i>Rhodognaphalon brevicuspe</i> (Sprague) Roberty	Bombacaceae	4	6
<i>Sacoglottis gabonensis</i> (Baill.) Urb.	Humiriaceae	2	2
<i>Samanea dinklagei</i> (Harms) Keay	Mimosaceae	1	1
<i>Scotellia chevalieri</i> Chipp.	Flacourtiaceae	6	3
<i>S. coriacea</i> A.Chev. ex Hutch. & Dalz.	Flacourtiaceae	7	3
<i>Scytopetalum tieghemii</i> (A.Chev.) Hutch. & Dalz.	Scytopetalaceae	63	5
<i>Sterculia oblonga</i> Mast.	Sterculiaceae	2	2
<i>S. rhinopetala</i> K.Schum.	Sterculiaceae	1	3
<i>Stereospermum acuminatissimum</i> K.Schum.	Bignoniaceae		10
<i>Strombosia glaucescens</i> Engl.	Olaceae	6	21
<i>Terminalia ivorensis</i> A.Chev.	Combretaceae	1	1
<i>T. superba</i> Engl. & Diels	Combretaceae	1	1
<i>Tetrapleura teraptera</i> (Schum. & Thonn.) Taub.	Mimosaceae		1
<i>Tieghemella heckelii</i> Perre ex. A.Chev.	Sapotaceae		1
<i>Trichoscypha arborea</i> (A.Chev.) A.Chev.	Anacardiaceae	5	9
<i>T. oba</i> Aubrév. & Pellegr.	Anacardiaceae		1
<i>Triplochiton scleroxylon</i> K.Schum.	Sterculiaceae		1

nom de l'espèce	famille	nbr. Ind.	nbr. Ind.
		A	B
<i>Uapaca corbisieri</i> De Wild.	Euphorbiaceae	15	4
<i>U. guineensis</i> Muell. Arg.	Euphorbiaceae	4	3
<i>U. paludosa</i> Aubrév. & Léandri	Euphorbiaceae		2
<i>Uvariodendron occidentale</i> Le Thomas	Annonaceae	1	
<i>Vitex micrantha</i> Gürke	Verbenaceae	2	1
<i>V. rivularis</i> Gürke	Verbenaceae	4	1
<i>Xyilia evansii</i> Hutch.	Mimosaceae		1
<i>Xylopia aethiopica</i> (Dunal.) A. Rich.	Annonaceae		1
<i>X. quintassii</i> Engl. & Diels	Annonaceae		6
<i>X. staudtii</i> Engl. & Diels	Annonaceae		1
<i>X. sp. (cf. <i>taiense</i> Aubr.)</i>	Annonaceae	2	1
<i>Zanthoxylum gilletii</i> (De Wild.) Waterm.	Rutaceae		1

A: 74 espèces

B: 91 espèces

Total nombres 499 453

Bibliographie

Les auteurs avec un nom composé sont répertoriés sous l'article précédent leur nom (De, Di, Van, Van der, Von, etc.), conformément au mode de citation dans le texte.

- Abe, T. (1978). The role of termites in the breakdown of dead wood in the forest floor of Pasoh study area. *Malayan Nature Journal* 30: 391-404.
- Acot, P. (1988). Histoire de l'écologie. Presses Universitaires de France, Paris.
- Adejuwon, J.O., Balogun, E.E. & S.A. Adejuwon (1990). On the annual and seasonal patterns of rainfall fluctuations in Sub-Saharan West Africa. *International Journal of Climatology* 10: 839-848.
- Aké Assi, L. (1984). Flore de la Côte d'Ivoire: Etude descriptive et biogéographique, avec quelques notes ethnobotaniques. Thèse de Doctorat no. 84, Université Nationale de Côte d'Ivoire, Abidjan.
- Aké Assi, L. & P. Pfeffer (1975). Parc National de Taï. Inventaire de la flore et de la faune. Rapport B.D.P.A., Paris.
- Alba, P. (1956). Le développement de la foresterie en Afrique Occidentale Française. *Journal of the West African Science Association* 2: 158-171.
- Albergel, J., Carbonnel, J.P. & M. Grouzis (1985). Péjoration climatique au Burkina Faso. Incidences sur les ressources en eau et les productions végétales. *Cahiers ORSTOM, série Hydrology XXI*: 3-19.
- Alder, D. (1992). Simple methods for calculating minimum diameter and sustainable yield in mixed tropical forest. In : F.R. Miller & K.L. Adam. Wise management of tropical forests. Proceedings of the Oxford conference on tropical forests 1992. p. 189-200. Oxford Forestry Institute, Oxford.
- Alexandre, D.Y. (1977). Régénération naturelle d'un arbre caractéristique de la forêt équatoriale de la Côte d'Ivoire: *Turraeanthus africana* Pellegr. *Oecologia Plantarum* 12: 241-262.
- Alexandre, D.Y. (1978). Observations sur l'écologie de *Trema guineensis* en Basse Côte d'Ivoire. *Cahiers ORSTOM, série Biologie* 13: 261-266.
- Alexandre, D.Y. (1980). Caractère saisonnier de la fructification dans une forêt hygrophile de Côte d'Ivoire. *Revue d'Ecologie (Terre & Vie)* 34: 335-359.
- Alexandre, D.Y. (1982a). Pénétration de la lumière au niveau du sous-bois d'une forêt dense tropicale. *Annales des Sciences Forestières* 39: 419-438.
- Alexandre, D.Y. (1982b). Etude de l'éclairage du sous-bois d'une forêt dense humide sempervirente (Taï, Côte d'Ivoire). *Oecologia Generalis* 3: 407-447.
- Alexandre, D.Y. (1984). Strata in tropical rain-forest at Taï (Ivory Coast). In : A.C. Chadwick & S.L. Sutton (Eds.). Tropical rain-forest. The Leeds Symposium, pp. 15-24. Spec. Publ. of the Leeds Philosophical and Literary Society, Leeds, U.K.
- Alexandre, D.Y. (1986). Croissance et démographie des semis naturels en forêt de Taï (Côte d'Ivoire). *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, série Zoologie*, 132: 193-200.
- Alexandre, D.Y. (1989). Dynamique de la régénération naturelle en forêt dense de Côte d'Ivoire. Etudes et Thèses ORSTOM, Paris.
- ANAM (1987). Les normales pluviométriques 1951-1980. Rapport de l'Agence Nationale des Aérodromes et de la Météorologie, Abidjan.
- Anderson, J.A.R. (1964). Observations on climatic damage in peat swamp forest in Sarawak. *Commonwealth Forestry Review* 43: 145-158.
- Anderson, J.M. & M.J. Swift (1983). Decomposition in tropical forests. In: S.L. Sutton, T.C. Whitmore & A.C. Chadwick (Eds.). Tropical rain forest: ecology and management, p. 287-309. Blackwell Scientific Publishers, Oxford.
- Anderson, J.M. & T.S. Spencer (1991). Carbon, nutrient and water balances of tropical rain forest ecosystems subject to disturbance. Management implications and research proposals. MAB Digest 7. UNESCO, Paris.
- Andreae, M.O. & J.G. Goldammer (1992). Tropical wildland fires and other biomass burning: environmental impacts and implications for land-use and fire management. In: K. Cleaver, M. Munasinghe, M. Dyson, N. Egli, A. Peuker, F. Wencelius (Eds.). Conservation of West and Central African Rainforests. p. 79-109. World Bank Environment Paper 1, The World Bank, Washington D.C.

- Armond, J.C. & G. Sounia (1980) - Les forêts de Côte d'Ivoire. Essai de synthèse géographique. Annales de l'Université d'Abidjan, série G (Géographie) 9: 5-93.
- ASECNA (1979). Le climat de la Côte d'Ivoire. Publication ASECNA Service Météorologique, Ministère des Travaux Publics, des Transports, de la Construction et de l'Urbanisme, Abidjan.
- Ashton, P.S. (1981). The need for information regarding tree age and growth in tropical forests. In: F.H. Bormann & G. Berlyn (Eds.). Age and growth rate of tropical trees: new directions for research. Yale University Bulletin no. 94: 3-6, New Haven.
- Ashton, P.S., Guillaumet, J.L. & R.M. Lawton (1983). La forêt naturelle : biologie, régénération et croissance des arbres. In: F. Fournier & A. Sasson (Eds.). Ecosystèmes forestiers tropicaux d'Afrique. Recherches sur les Ressources Naturelles XIX, p. 162-197. ORSTOM-Unesco, Paris.
- Aubréville, A. (1931). Les Entandrophragma de la Côte d'Ivoire. Actes et Comptes Rendus de l'Association Colonies et Sciences 7 (73): 121-129, 145-155.
- Aubréville, A. (1938). La forêt coloniale. Les forêts de l'Afrique Occidentale Française. Annales tome IX, Académie des Sciences Coloniales. Société d'Editions Géographiques, Maritimes et Coloniales. Paris.
- Aubréville, A. (1947). Les brousses secondaires en Afrique équatoriale. Côte d'Ivoire, Cameroun, A.E.F. Bois et Forêts des Tropiques 2: 24-49.
- Aubréville, A. (1949a). Climats, forêts et désertification de l'Afrique tropicale. Société d'Editions Géographiques, Maritimes et Coloniales. Paris.
- Aubréville, A. (1949b). Contribution à la paléohistoire des forêts de l'Afrique tropicale. Société d'Editions Géographiques, Maritimes et Coloniales. Paris.
- Aubréville, A. (1950). Le concept d'association dans la forêt dense équatoriale de la basse Côte d'Ivoire. Mémoires de la Société Botanique de France 1950-1951: 145-158.
- Aubréville, A. (1955). La typologie topographique forestière. Bois et Forêts des Tropiques 41: 3-7.
- Aubréville, A. (1957). A la recherche de la forêt en Côte d'Ivoire. Bois et Forêts des Tropiques 56: 17-32; 57: 12-27.
- Aubréville, A. (1959). La flore forestière de la Côte d'Ivoire. Publication CTFT no. 15, Tomes 1, 2 et 3, Nogent-sur-Marne.
- Aubréville, A. (1971). Regeneration patterns in the closed forest of Ivory Coast. In: S.R. Eyre (Ed.). World vegetation types. p. 41-55. Geographical readings. MacMillan Press, London.
- Augspurger, C.K. (1983). Offspring recruitment around tropical trees: changes in cohort distance with time. *Oikos* 40: 189-196.
- Austin, M.P., Ashton, P.S. & S.P. Greig (1972). The application of quantitative methods to vegetation survey. A re-examination of rain-forest data from Brunei. *Journal of Ecology* 60: 305-324.
- Avenard, J.M. (1971). Aspects de la géomorphologie. In: Le milieu naturel de la Côte d'Ivoire. Mémoires ORSTOM 50: 7-72, Paris.
- Ayensu, S. & A. Bentum (1974). Commercial timbers of West Africa. Smithsonian Contributions to Botany 14. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- Baas Becking, L.G.M. (1948). Notes on jungle trees. *Chronicle Naturae* 104: 271-277.
- Baas, P. & R.E. Vetter (1989). Growth rings in tropical woods. *IAWA Bulletin* n.s. 10 (2) : 95-174.
- Baker, F.S. (1950). Principles of silviculture. McGraw-Hill, New York.
- Baker, H.G. (1986). Breeding systems of plants in relation to West African ecology. In: G.W. Lawson (Ed.). Plant ecology in West Africa. Systems and processes. Pp. 35 - 45. John Wiley & Sons, New York.
- Baker, H.G., Bawa, K.S., Frankie, G.W. & P.A. Opler (1983). Reproductive biology of plants in tropical forests. In: F.B. Golley (Ed.). Tropical rain forest ecosystems. Structure and function. p. 183-215. Ecosystems of the World 14A. Elsevier Scient. Publ., Amsterdam.
- Barrau, J., Gourou, P. & G. Sautter (1983). Populations, civilisations et sociétés humaines. In: F. Fournier & A. Sasson (Eds.). Ecosystèmes forestiers tropicaux d'Afrique. p. 351-385. Recherches sur les Ressources Naturelles XIX. ORSTOM-Unesco, Paris.
- Barthélémy, D., Edelin, C. & F. Hallé (1989). Some architectural aspects of tree ageing. *Annales Scientifiques Forestières* 46 (suppl.): 194s-198s.
- Barthélémy, D., Caraglio, Y., Drénou, C. & C. Figureau (1993). Architecture et sénescence des arbres. *Bulletin de vulgarisation forestière Forêt-Entreprise* 83: 15-35.
- Barthélémy, D., Blaise, F., Fourcaud, T. & E. Nicoline (1995). Modélisation et simulation de l'architecture des arbres : bilan et perspectives. *Revue Forestière Française* 67, No. spéciale : 71-96.
- Barthod, C., Bellefontaine, R., Clément, J., Estève, J., de Framond, L., Gadant, J., Guillery, C. & P. Koné (1994). Enjeux forestiers mondiaux: enjeu économique, notes de la rédaction. *Le Flamboyant* 32: 30.

- Batie, S.S. (1992). Sustainable development: concept and strategies. In: G.H. Peters, B.F. Stanton & G.J. Tyler (Eds.). Proceedings of the twenty-first International Conference of Agricultural Economists, Tokyo, Japan, 22-29 August 1991, pp. 391-404. Dartmouth, University of Oxford.
- Bass, S. (1997). Introducing forest certification. EFI Discussion Paper 1. European Forest Institute, Joensuu, Finland.
- Baudet, G.J.R. & J.J. Bertrand (1988). Circulation atmosphérique, composition et propriétés physico-chimiques de l'aérosol de Côte d'Ivoire. In: M. Lamotte & J.L. Tireford (Eds.). Le climat de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire) et sa place dans les climats de l'Ouest africain. Travaux des chercheurs de Lamto 8: 117-146.
- Bazzaz, F.A. (1979). The physiological ecology of plant succession. Annual Review of Ecology and Systematics 10: 351-371.
- Bazzaz, F.A. (1991). Regeneration of tropical forests: physiological responses of pioneer and secondary species. In: A. Gómez-Pompa, T.C. Whitmore & M. Hadley. Rain forest regeneration and management. Man and the Biosphere Series, vol. 6. p. 91-118. Unesco/ Parthenon Publishing Group, Paris/ New Jersey.
- Beard, J.S. (1955). The classification of tropical American vegetation-types. Ecology 36: 89-100.
- Bech, N.J. (1983). La durée du cycle sylvigénétique en Forêt de Taï, Côte d'Ivoire. Thèse 3ème cycle, Université de Wageningen.
- Bégué, L. (1939). Les richesses forestières de la Côte d'Ivoire. Actes et Comptes Rendus de l'Association Colonies-Sciences 15 (170): 97-105.
- Berenschot, M.C. (1991). The litter fall, nutrient retranslocation and worm casts in Taï National Park, Côte d'Ivoire. Rapport de stage, Université de Wageningen.
- Bergero-Campagne, B. (1958). Evolution des méthodes d'enrichissement de la forêt dense de la Côte d'Ivoire. Bois et Forêts des Tropiques 58: 17-32; 59: 19-35.
- Bernhard-Reversat, F. (1983). Décomposition et cycles biochimiques. In : F. Fournier & A. Sasson (Eds.). Ecosystèmes forestiers tropicaux d'Afrique. Recherches sur les Ressources Naturelles XIX. p. 259-275. ORSTOM-Unesco, Paris.
- Bertault, J.G. (1986). Etude de l'effet d'interventions sylvicoles sur la régénération naturelle au sein d'un périmètre expérimental d'aménagement en forêt dense humide de Côte d'Ivoire. Thèse Univ. de Nancy.
- Bertrand, A. (1983). La déforestation en zone de forêt de Côte d'Ivoire. Bois et Forêts des Tropiques 202: 3-18.
- Blancaneaux, P. (1973). Notes de pédologie guyanaise. Les Djougoung-Pété du bassin-versant expérimental de la crique Grégoire (Sinnamary - Guyane Française). Cahiers ORSTOM, série Pédologie XI (1): 29-42.
- Blokhus, W.A. (1994). Géomorphologie. In: E.P. Riezebos, A.P. Vooren et J.L. Guillaumet (Eds.). Le Parc National de Taï. 1. Synthèse des Connaissances. 2. Bibliographie. p. 32-41. Tropenbos Series 8. La Fondation Tropenbos, Wageningen.
- Boddez, P. (1989). Comparaison de deux types de forêt: la structure, la composition et le sol dans le Parc National de Taï, Côte d'Ivoire. Rapport de stage, Internationale Agrarische Hogeschool Larenstein, Velp.
- Boesch, C. (1978). Nouvelles informations sur les chimpanzés de la forêt de Taï, Côte d'Ivoire. La Terre et la Vie 32(2): 195-202.
- Bonnis, G. (1980). Etude des chablis en forêt dense humide sempervirente naturelle de Taï (Côte d'Ivoire). Rapport ORSTOM, Adiopodoumé.
- Bonny, K.E., NGoran, D.F. & F. Lauginie (1992). La sauvegarde du Parc National de Taï: une responsabilité internationale. In: K. Cleaver, M. Munasinghe, M. Dyson, N. Egli, A. Peuker, F. Wencelius (Eds.). Conservation of West and Central African Rainforests. p. 169-176. World Bank Environment Paper 1, The World Bank, Washington D.C.
- Bormann, F.H. & G.E. Likens (1979). Pattern and process in a forested ecosystem. Disturbance, development and the steady state based on the Hubbard Brook ecosystem study. Springer Verlag, New York.
- Bormann, F.H. & G. Berlyn (Eds.). (1981). Age and growth rate of tropical trees : new directions for research. Proceedings of the Workshop on Age and Growth Rate Determination for Tropical Trees. Yale University Bulletin no. 94, New Haven.
- Borota, J. (1991). Tropical forests. Some African and Asian case studies of composition and structure. Developments in agricultural and managed-forest ecology 22. Elsevier, Amsterdam.
- Bosshard, H.H. (1965). Aspects of the aging process in cambium and xylem. Holzforschung 19: 65-69.

- Boulet, M.R., Fournier, F., Huttel, C., Roose, E. & M.J.F. Turenne (1983). Bilan hydrique et les sols. In: F. Fournier & A. Sasson (Eds.). Ecosystèmes forestiers tropicaux d'Afrique. p. 236-258. Recherches sur les Ressources Naturelles XIX. ORSTOM-Unesco, Paris.
- Bousquet, B. (1977). Le Parc National de Taï. Rapport Direction Parcs Nationaux, Ministère des Eaux et Forêts, Abidjan.
- Bousquet, B. (1978). Un parc de forêt dense en Afrique: le Parc National de Taï (Côte d'Ivoire). Bois et Forêts des Tropiques 179: 27-46; 180: 23-37.
- Boyer, J. (1982). Les sols ferrallitiques. Tome X. Facteurs de fertilité et utilisation des sols. Initiations-Dокументations Techniques no. 52. ORSTOM, Paris.
- Bray, J.R. & E. Gorham (1964). Litter production in forests of the world. Advances in Ecological Research 2: 101-157.
- Briscoe, C.B. & F.H. Wadsworth (1970). Stand structure and yield in the Tabonuco Forest of Puerto Rico. In: H.T. Odum & R.F. Pigeon (Eds.). A tropical rain forest, a study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico, p. B79-B89. United States Atomic Energy Commission, Washington, D.C.
- Brokaw, N.V.J. (1982a). The definition of treefall gap and its effects on measures of forest dynamics. Biotropica 14: 158-160.
- Brokaw, N.V.J. (1982b). Treefalls, frequency, timing and consequences. In: E.G. Leigh, A.S. Rand & D.M. Windsor (Eds.). The ecology of a tropical forest. Seasonal rhythms and long-term changes, p. 101-108. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Brokaw, N.V.J. (1985). Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forests. In: S.T.A. Pickett & P.S. White (Eds.). The ecology of natural disturbance and patch dynamics. p. 53-69. Academic Press, New York.
- Brou Yao, T., Servat, E. & J.E. Paturel (1996). Evolution du couvert forestier ivoirien sur la période 1950 - 1990, en relation avec la variabilité du climat et les activités anthropiques. Dans Résumés du Symposium Dynamique à long terme des Ecosystèmes Forestiers Intertropicaux, pp. 219-222. CNRS - ORSTOM Programme ECOFIT, ORSTOM Bondy.
- Bruijnzeel, L.A. (1990). Hydrology of moist tropical forests and effects of conversion: a state of knowledge review. MAB-Unesco, Paris.
- Brüning, E.F. (1964). A study of damage attributed to lightning in two areas of *Shorea albida* forest in Sarawak. Commonwealth Forestry Review 43: 134-144.
- Brüning, E.F. (1970). Stand structure, physiognomy and environmental factors in some lowland forests in Sarawak. Tropical Ecology 11: 26-43.
- Brüning, E.F. (1983a). Les forêts tropicales et la biosphère. In: F. Fournier & A. Sasson (Eds.). Ecosystèmes forestiers tropicaux d'Afrique. p. 32-60. Recherches sur les Ressources Naturelles XIX. ORSTOM-Unesco, Paris.
- Brüning, E.F. (1983b). Vegetation structure and growth. In: F.B. Golley (Ed.). Tropical rain forest ecosystems. Structure and function. p. 49-73. Ecosystems of the World 14A. Elsevier Scient. Publ., Amsterdam.
- Brüning, E.F. & J. Heuveldop (1976). Structure and function in natural and man-made forests in the humid tropics. Proceedings XVI IUFRO World Congress, Division 1: 500-511. Oslo.
- Brüning, E.F., Alder, D. & J.P. Smith (1979). The international MAB Amazon Rainforest Ecosystem Pilot project at San Carlos de Rio Negro: Vegetation classification and structure. In: S. Adisoemarto & E.F. Brüning (Eds.). Transactions of the second International MAB-IUFRO Workshop on tropical rainforest ecosystem research. Chair of World Forestry Special Report no. 2: 67-100. Hamburg-Reinbek.
- Brunck, F., Grison, F. & H.F. Maître (1990). L'okoumé, *Aucoumea klaineana* Pierre. Monographie. CTFT-CIRAD, Nogent-sur-Marne, France.
- Budowski, G. (1965). Distribution of tropical American rain forest species in the light of successional processes. Turrialba 15: 40-42.
- Budowski, G. (1970). The distinction between old secondary and climax species in tropical central American lowland forests. Tropical Ecology 11: 44-48.
- Bultman, J.D. & C.R. Southwell (1976). Natural resistance of tropical American woods to terrestrial wood-destroying organisms. Biotropica 8: 71-95.
- Caballé, G. (1977). Multiplication végétative en forêt dense du Gabon de la liane *Entanda seclerata*. Adansonia, sér. 2, 17(2) : 215-220.
- Cardon, D. (1978). Etat des connaissances climatiques dans le Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire. Rapport Projet Taï, IUET, Abidjan.

- Cardon, D. (1979). Un an de mesures de l'interception de la pluie. Rapport Projet Tai, IUET, Abidjan.
- Carrero, O. (1979). Comportements naturels de trois essences commercialisées dans les stades de reconstitution de la forêt (Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire) : *Ceiba pentandra* (L.) Gaertn., *Piptadeniastrum africanum* Brenan, *Terminalia superba* Engl. et Diels. Rapport ORSTOM, Adiopodoumé.
- Casenave, A., Flory, J., Guiguén, N., Ranc, N., Simon, J.C., Tolliez, J. & M. Tourne (1980). Etude hydrologique des bassins de Tai. Campagnes 1978-1979. Rapport ORSTOM, Adiopodoumé.
- Casenave, A., Flory, J., Ranc, N. & J.M. Simon (1981). Etude hydrologique des bassins de Tai. Campagne 1980. Rapport ORSTOM, Adiopodoumé.
- Casenave, A., Flory, J., Mahieux, A. & J.M. Simon (1984). Etude hydrologique des bassins de Tai. Campagne 1981. Rapport ORSTOM, Adiopodoumé.
- Castro e Santos, A. (1980). Essai de classification des arbres tropicaux selon leur capacité de réitération. *Biotropica* 12 (3) : 187-194.
- Catinot, R. (1965). Sylviculture tropicale en forêt dense africaine. *Bois et Forêts des Tropiques* 100: 5-18; 101: 3-16; 102: 3-16; 103: 3-16; 104: 17-31.
- Catinot, R. (1984). Appui à la Sodefor pour l'implantation d'un programme de protection contre les incendies de forêts. Rapport en sylviculture et aménagement FO: TCP/IVC/2304(T). FAO, Rome.
- Catinot, R. (1997). L'aménagement durable des forêts denses tropicales humides. ATIBT, Editions Scytale, Paris.
- Catinot, R., Lawton, M. & R. Letouzey (1983). Floristique et typologie. In: F. Fournier & A. Sasson (Eds.). *Ecosystèmes forestiers tropicaux d'Afrique*. p. 77-101. Recherches sur les Ressources Naturelles XIX. ORSTOM-Unesco, Paris.
- Caussinus, H. & B. Rollet (1970). Sur l'analyse, au moyen d'un modèle mathématique, des structures par espèces des forêts denses humides sempervirentes de plaine. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris*, série D, 270: 1341-1344.
- Chatelin, Y. (1976). Une épistomologie des sciences du sol. Mémoires ORSTOM no.88. ORSTOM, Paris.
- Chevalier, A. (1908). La forêt vierge de la Côte d'Ivoire. *La Géographie* 17: 201-210.
- Chevalier, A. (1909). Rapport sur une mission scientifique en Afrique Occidentale. *Recherches de 1906-1907 à la Côte d'Ivoire*. Nouvelles Archives des Missions Scientifiques XVIII: 73-82.
- Chevalier, A. (1929). La grande forêt vierge tropicale et son aménagement. *Revue Scientifique Illustrée* 67 (4): 108-115; (5): 138-144.
- Chevalier, A. (1948). Biogéographie et écologie de la forêt dense ombrophile de la Côte d'Ivoire. *Revue internationale de Botanique Appliquée et d'Agriculture Tropicale* 28: 101-115.
- Clark, D.B. (1990). The role of disturbance in the regeneration of neotropical moist forests. In: K.S. Bawa & M. Hadley (Eds.). *Reproductive ecology of tropical forest plants*, p. 291-315. Man and the Biosphere Series, vol.7. UNESCO/ The Parthenon Publ. Group, Paris.
- Cleaver, K., Munasinghe, M., Dyson, M., Egli, N., Peuker, A. & F. Wencelius, Eds. (1992). *Conservation of West and Central African Rainforests*. World Bank Environment Paper 1, The World Bank, Washington D.C.
- Collinet, J. (1984). Hydrodynamique superficielle et érosion comparées de quelques sols ferrallitiques sur défriches traditionnelles (Côte d'Ivoire). In : *Challenges in African Hydrology and Water Resources (Proceedings of the Harare Symposium, July 1984)*. IAHS Publ. no. 144 : 499-516.
- Collinet, J. & C. Valentin (1979). Analyse des différents facteurs intervenant sur l'hydrodynamique superficielle. Nouvelles perspectives, applications agronomiques. *Cahiers ORSTOM*, série Pédologique XVII(4): 283-328.
- Collinet, J., Monteny, B. & B. Pouyaud (1984). Le milieu physique. In: J.L. Guillaumet, G. Couturier & H. Dosso (Eds.). *Recherche et aménagement en milieu forestier tropical humide: le Projet Tai de Côte d'Ivoire*. p. 35-58. Notes techniques du MAB 15. Unesco, Paris.
- Connell, J.H. (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- Connell, J.H., Tracey, J.G. & L.J. Webb (1984). Compensatory recruitment, growth, and mortality as factors maintaining forest tree diversity. *Ecological Monographs* 54: 141-164.
- Cook, R. (1980). The biology of seeds in the soil. In: O.T. Solbrig (Ed.). *Demography and evolution in plant populations*. Botanical Monographs 15: 107-129. Blackwell Scientific Publishers, Oxford.
- Coster, Ch. (1927). Zur Anatomie und Physiologie der Zuwachszenen- und Jahresringbildung in den Tropen. *Proefschrift Landbouwhoogeschool Wageningen*. Boekhandel en drukkerij v.h. Brill, Leiden.
- Cousens, J.E. (1958). A study of 155 acres of tropical rain forest by complete enumeration of all large trees. *Malaysian Forester* 21: 155-164.

- Couty, P. (1980). Nécessité fertile, ou le pêcheur sans arbres. Cahiers ORSTOM, série Sciences Humaines, Numéro spécial : L'Arbre en Afrique tropicale. La Fonction et le Signe, 17 : 223-226.
- Crow, T.R. (1980). A rainforest chronicle: a 30-year record of change in structure and composition at El Verde, Puerto Rico. *Biotropica* 12: 42-55.
- CTFT (1973). Barème de cubage, 4e édition. Publication no. 11 du CTFT, Nogent-sur-Marne.
- Cusset, G. (1980). Sur des paramètres intervenant dans la croissance des arbres. La relation hauteur/diamètre de l'axe primaire aérien. *Candollea* 35: 231-235.
- Dawkins, H.C. (1958). The management of natural tropical high-forest with special reference to Uganda. Imperial Forestry Institute, University of Oxford.
- Dawkins, H.C. (1959). Volume increment in natural tropical high forest and limitations on its improvement. *Empire Forestry Review* 38: 175-180.
- Dawkins, H.C. (1961a). Estimating total volume of Caribbean trees. *Caribbean Forester* 22: 61-63.
- Dawkins, H.C. (1961b). New methods of improving stand composition in tropical forest. *Caribbean Forester* 22: 12-20.
- Dawkins, H.C. (1972). Forestry: factory or habitat? *Commonwealth Forestry Review* 51: 327-335.
- De Brujin, J. (1980). Herbarium Vadense (Wag) 1955-1980. Miscellaneous Papers Wageningen University 19: 89-144.
- De Foresta, H. (1990). Origine et évolution des savanes intramayombiennes (R.P. du Congo). II. Apports de la botanique forestière. Dans : R. Lanfranchi & D. Schwartz (Eds.). Paysages quaternaires de l'Afrique centrale atlantique. Pp. 326-334. Editions de l'ORTSOM, Collection didactiques. ORSTOM, Paris.
- De Graaf, N.R. (1986). A silvicultural system for natural regeneration of tropical rain forest in Suriname. Doctoral thesis, Univ. Wageningen.
- De Graaff, J. & R. Schipper (1991). An economists' view of environmental management. In: H. Savenije & A. Huijsman (Eds.). Making haste slowly. Strengthening local environmental management in agricultural development. Development oriented research in agriculture, vol 2. Institut Royal des Tropiques, Amsterdam.
- De Granville, J.J. (1978). Recherches sur la flore et la végétation guyanaises. Thèse USTL, Montpellier.
- De Klerk, M. (1991). Regeneration strategies of some emergent tree species in Côte d'Ivoire. Thèse 3ème cycle, Dépt. Foresterie no. AV 91/29, Univ. Wageningen.
- De Liocourt, F. (1898). De l'aménagement des sapinières. Bulletin de la Société Forestière de France-Conté et Belfort 4: 396-409; 645-647.
- De Namur, C. (1978a). Observations sur les premiers stades de la reconstitution de la forêt dense humide IV. Étude floristique. Cahiers ORSTOM, série Biologie 13: 203-210.
- De Namur, C. (1978b). Observations sur les premiers stades de la reconstitution de la forêt dense humide V. Quelques caractéristiques du développement d'un peuplement ligneux au cours d'un succession secondaire. Cahiers ORSTOM, série Biologie 13: 211-221.
- De Namur, C. (1980). Etude de lianes en forêt non-perturbée. Rapport de stage, ORSTOM, Adiopodoumé.
- Denslow, J.S. (1980). Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica* 12 (Supplement Tropical Succession): 47-55.
- Denslow, J.S. (1984). Influence of disturbance on species diversity: reply to T.C. Whitmore. *Biotropica* 16: 240.
- Denslow, J.S. (1985). Disturbance-mediated coexistence of species. In: S.T.A. Pickett & P.S. White (Eds.). The ecology of natural disturbance and patch dynamics, p. 307-324. Academic Press, New York.
- Denslow, J.S. (1987). Tropical rain forest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 431-451.
- Déon, G., Chadenson, M. & M. Hauteville (1980). Influence des extraits naturels du bois sur sa résistance à la pourriture. *Bois et Forêts des Tropiques* 191: 75-90.
- De Rouw, A. (1991). Rice, weeds and shifting cultivation in a tropical rain forest. A study of vegetation dynamics. Doctoral thesis, Wageningen University.
- De Rouw, A. (1994). Effects of fire on soil, rice, weeds and forest regrowth in a rain forest zone (Côte d'Ivoire). *Catena* 22: 133-152.
- De Rouw, A., Vellema, H.C. & W.A. Blokhuis (1990). Land unit survey of the Tai region, south-west Ivory Coast. *Tropenbos Technical Series* 7. The Tropenbos Foundation, Ede.
- De Saint-Aubin, G. (1963). La forêt du Gabon. CTFT, Nogent-sur-Marne.
- Dittus, W.P.J. (1985). The influence of cyclones on the dry evergreen forest of Sri Lanka. *Biotropica* 17: 1-14.

- Dixon, J.A. & P.B. Sherman (1990). Economics of protected areas, a new look at benefits and costs. Island Press, Washington, D.C.
- Dounias, E. (1993). Perception and use of wild yams by the Baka hunter-gatherers in South Cameroon. In : C.M. Hladik, A. Hladik, O.F. Linares, H. Pagezy, A. Semple & M. Hadley (Eds.). Tropical forests, people and food. Biocultural Interactions and Applications to Development. Man and the Biosphere Series 13 : 621-632. UNESCO, Paris.
- DRC (1967a). Ressources forestières de la région Sud-Ouest. Rapport au Gouvernement de la République de Côte d'Ivoire. Development and Resources Corporation, New York.
- DRC (1967b). Etude pédologique de la région Sud-Ouest. Rapport au Gouvernement de la République de Côte d'Ivoire. Development and Resources Corporation, New York.
- DRC (1968). Plan de développement pour la région Sud-Ouest. Rapport présenté à l'intention du Ministère du Plan de la République de Côte d'Ivoire. Development and Resources Corporation, New York.
- Du Chaillu, P.B. (1861). Explorations and adventures in Equatorial Africa ; with accounts of the manners and customs of the people, and of the chase of the gorilla, the crocodile, leopard, hippopotamus, and other animals. Harper & Brothers Publishers, New York.
- Dumont, R. (1986). Pour l'Afrique, j'accuse. Le journal d'un agronome au Sahel en voie de destruction. Collection Terre Humaine, Éditions Plon, Paris.
- Durand, P.Y. (1977). Nomenclature des essences. Noms vernaculaires, noms commerciaux, noms scientifiques. Rapport CTFT, Abidjan.
- ECOFIT (1996). Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux. Résumés du symposium organisé par le programme « Ecosystèmes et Paléocystèmes des Forêts Intertropicales », CNRS-ORSTOM, Paris, 20-22 mars, 1996. ORSTOM, Bondy, France.
- Estève, J. (1992). Exploitation rationnelle de bois d'œuvre en forêt dense africaine et conséquences sur la destruction ou la perturbation du couvert forestier. In: K. Cleaver, M. Mumasinghe, M. Dyson, N. Egli, A. Peuker, F. Wencelius (Eds.). Conservation of West and Central African Rainforests. p. 127-133. World Bank Environment Paper 1, The World Bank, Washington D.C.
- Evans, G.C. (1976). A sack of uncut diamonds: the study of ecosystems and the future resources of mankind. Journal of Ecology 64: 293-308.
- FAO (1987). Tropical Forestry Action Plan. FAO, Rome.
- FAO (1988). Côte d'Ivoire. Programme Sectoriel Forestier. Rapport de Préparation. Volumes 1 & 2, 14/88 CP-IVC 22. FAO, Rome.
- FAO (1997). Situation des forêts du monde 1997. FAO, Rome.
- Faber, P.J. (1975). Stabiliteit van bossen ten opzichte van wind: een theoretisch gezichtspunt. Nederlands Bosbouw Tijdschrift 47: 179-187.
- Fisher, J.B. (1976). Adaptive value of rotten tree cores. Biotropica 8 : 264.
- Florence, J. (1981). Chablis et sylvigénèse dans une forêt dense humide sempervirente du Gabon. Thèse 3ème cycle, Univ. Strasbourg.
- Foggie, A. (1960). Natural regeneration in the humid tropical forest. Caribbean Forester 21: 73-81.
- Ford, E.D. (1981). Catastrophy and disruption in forest ecosystems and their implications for plantation forestry. Proceedings XVII IUFRO World Congress, Division 1: 21-36. Kyoto.
- Foster, R.B. (1977). *Tachigalia versicolor* is a suicidal neotropical tree. Nature 268: 624-626.
- Foster, S.A. & C.H. Janson (1985). The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. Ecology 66: 773-780.
- Fraters, D. (1986). A study of a catena in the Tai Forest, Ivory Coast. Thèse 3ème cycle, Univ. de Wageningen.
- Fritsch, E. (1980). Etude pédologique et représentation cartographique à 1/15000ème d'une zone de 1600 ha représentative de la région forestière du Sud-Ouest ivoirien. Rapport ORSTOM, Adiopodoumé.
- Fritsch, E. (1982). Evolution des sols sous recré forestier après mise en culture traditionnelle dans le Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire. Rapport ORSTOM, Adiopodoumé.
- Galat, G. (1979). Effectifs et structures des bandes de primates diurnes du Parc National de Tai, Côte d'Ivoire. Rapport ORSTOM, Adiopodoumé.
- Garwood, N.C., Jafios, D.P. & N. Brokaw (1979). Earthquake-caused landslides: a major disturbance in tropical forests. Science 205 (4410): 997-999.
- Gautier, C. (1986). Essai sur la timidité des cimes. DEA Botanique tropicale appliquée, USTL, Montpellier.

- Gautier-Hion, A. (1990). Interactions among fruit and vertebrate fruit-eaters in an African tropical rain forest. In : K.S. Bawa & M. Hadley (Eds.). Reproductive ecology of tropical forest plants, p. 219-230. Man and the Biosphere Series, vol.7. UNESCO/ The Parthenon Publ. Group, Paris.
- Gérard, P. (1960). Etude écologique de la forêt dense à *Gilbertiodendron dewevrei* dans la région de l'Uele. INEAC, série scientifique no. 87.
- Ghazali, B.H. & M. Simula (1994). Certification schemes for all timber and timber products. Report of the Working Party on Certification of all timber and timber products. ITTO, Cartagena de Indias, Colombia.
- Gillis, M., Perkins, D.H., Roemer, M. & D.R. Snodgrass (1983). Economics of development. Norton & Comp., New York.
- Ginter-Whitehouse, D.L., Hinckley, T.M. & S.G. Pallardy (1983). Spatial and temporal aspects of water relations in three tree species with different vascular anatomy. Forestry Science 29 : 317-329.
- Givnish, T.J. (1978). On the adaptive significance of compound leaves. In: P.B. Tomlinson & M.H. Zimmermann (Eds.). Tropical trees as living systems. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Glansdorff, P. & I. Prigogine (1971). Structure, stabilité et fluctuations. Masson et Cie, Paris.
- Gleick, J. (1987). Chaos : making a new science. Viking Penguin Inc., New York.
- Golley, F.B. (1983). Decomposition. In: F.B. Golley (ed.). Tropical rain forest ecosystems, structure and function, p. 157-166. Ecosystems of the World 14A. Elsevier Scientific Publishers, Amsterdam.
- Gómez-Pompa, A., Vasquez-Yanes, C. & S. Guevara (1972). The tropical rain forest: a non-renewable resource. Science 177: 762-765.
- Graham, R.L. & K. Cromack (1982). Mass, nutrient content and decay rate of dead boles in rain forest of Olympic National Park. Canadian Journal of Forest Research 12: 511-521.
- Guevara, S. & A. Gómez-Pompa (1972). Seeds from surface soils in a tropical region of Veracruz, México. Journal of the Arnold Arboretum 53: 312-335.
- Guigonis, E.R., ed. (1978). Mémento du forestier (2^{me} ed.). Ministère de la Coopération et du Développement, Paris.
- Guillaumet, J.L. (1967). Recherches sur la végétation et la flore de la région du Bas-Cavally (Côte d'Ivoire). Mémoires ORSTOM no.20, Paris.
- Guillaumet, J.L. & E. Adjanohoun (1971). La végétation de la Côte d'Ivoire. In: Le milieu naturel de la Côte d'Ivoire. Mémoires ORSTOM 50: 156-263, Paris.
- Guillaumet, J.L., Couturier, G. & H. Dosso (1984). Recherche et aménagement en milieu forestier tropical humide: le Projet Taf de Côte d'Ivoire. Notes techniques du MAB 15. Unesco, Paris.
- Guppy, N. (1983). The case for an Organization of Timber Exporting Countries (OTEC). In: S.L. Sutton, T.C. Whitmore & A.C. Chadwick (Eds.). Tropical rain forest: ecology and management, p. 459-463. Blackwell Scientific Publishers, Oxford.
- Hadley, M. (1994). Linking conservation, development and research in protected area management in Africa. Unasylva 45 (176): 28-34.
- Hall, J.B. & M.D. Swaine (1976). Classification and ecology of closed-canopy forest in Ghana. Journal of Ecology 64: 913-951.
- Hall, J.B. & M.D. Swaine (1981). Distribution and ecology of vascular plants in a tropical rain forest. Forest vegetation in Ghana. Geobotany 1. Junk Publishers, The Hague.
- Hallé, F. (1986). Deux stratégies pour l'arborescence: gigantisme et répétition. Naturalia Monspeliensis, Spec. Vol.: 159-170.
- Hallé, F. & R.A.A Oldeman (1970). Essay sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Masson et Cie, Paris.
- Hallé, F. et R. Martin (1968). Etude de la croissance rythmique chez l'Hévéa. Rapport ORSTOM-Botanique/ IRCA-Agronomie, Adiopodoumé.
- Hallé, F. & F.S.P. Ng (1981). Crown construction in mature Dipetropcarp trees. Malayan Forester 44: 222-233.
- Hallé, F., Oldeman, R.A.A. & B. Rollet (1983). Organisation. In: F. Fournier & A. Sasson (Eds.). Ecosystèmes forestiers tropicaux d'Afrique. Recherches sur les Ressources Naturelles XIX. p. 102-136. ORSTOM-Unesco, Paris.
- Hallé, F., Oldeman, R.A.A. & P.B. Tomlinson (1984). Tropical trees and forests: an architectural analysis. Springer Verlag, Heidelberg.
- Hallé, N., Le Thomas, A. & M. Gazel (1967). Trois relevés botaniques dans les forêts de Bélinga (N.E. du Gabon). Biologia Gabonica 3 (1) : 3-16.

- Hamilton, A.C. (1992). History of forests and climate. In: J.A. Sayer, C.S. Harcourt & N.M. Collins (Eds.). *The conservation atlas of tropical forests, Africa*. p. 17-25. IUCN, WCMC, MacMillan, Basingstoke.
- Hardin, G. (1968). The tragedy of the commons: the population problem has no technical solution; it requires a fundamental extension in morality. *Science* 162: 1243-1248.
- Hartshorn, G.S. (1978). Tree falls and tropical forest dynamics. In: P.B. Tomlinson & M.H. Zimmermann (Eds.). *Tropical trees as living systems*. p. 617-655. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hartshorn, G.S. (1980). Neotropical forest dynamics. *Biotropica* 12 (Supplement): 23-30.
- Harper, J.L. & J. White (1974). The demography of plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 419-463.
- Hasenkamp, J.G. (1992). *Grundsätze und Praxis des naturgemäßen Waldbaus*. Nederlands Bosbouw Tijdschrift 64: 280-284.
- Haxaire, C. (1993). Red oil, black oil, white oil : foods for the body and the skin. In : C.M. Hladik, A. Hladik, O.F. Linares, H. Pagezy, A. Semple & M. Hadley (Eds.). *Tropical forests, people and food. Biocultural Interactions and Applications to Development*. Man and the Biosphere Series 13 : 607-619. UNESCO, Paris.
- Hegarty, E.E. & G. Caballé (1991). In: F.E. Putz & H.E. Mooney (Eds.). *The biology of vines*, p. 313-336. C.U.P., New York.
- Heilig, P.M., ed. (1981). *Houtvademecum* (5^{me} ed.). HVI-TNO. Kluwer Technische Boeken BV, Deventer.
- Heissenbuttel, J., Fox, C., Gray, G. & G. Larsen (1993). Principles for sustainable management of global forests. A review of the Rio declaration of forest principles and Agenda 21, chapter 11. Earth Summit, United Nations Conference on Environment and Development, June 1992, Rio de Janeiro. The Global Forestry Coordination and Cooperation Project, USA.
- Hijweege, W.L. (1985). *Oorzaken en gevolgen van ontwortelingen*, Forêt de Tai, Ivoorkust. Thèse 3ème cycle, Univ. de Wageningen.
- Higman, S., Bass, S., Judd, N., Mayers, J. & R. Nussbaum (1999). *The sustainable forestry handbook. A practical guide for tropical forest managers on implementing new standards*. IIED/ SGS Forestry. Earthscan Publications, London.
- Hladik, A. (1982). Dynamique d'une forêt équatoriale africaine: mesures en temps réel et comparaison du potentiel de croissance des différentes espèces. *Acta Oecologica/ Oecologia generalis* 3: 373-392.
- Hladik, A. & C.M. Hladik (1977). Signification écologique des teneurs en alcaloïdes des végétaux de la forêt dense: résultats des tests préliminaires effectués au Gabon. *La Terre et la Vie* 31: 515-555.
- Holling, C.S. (1973). Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 1-23.
- Honda, H. (1971). Description of the form of trees by the parameters of the tree-like body : effects of the branching angle and the branch lenght on the shape of the tree-like body. *Journal of theoretical Biology* 31 : 331-338.
- Howard, J.A. & J.P. Lanley (1975). Télédétection et inventaires forestiers. *Unasylva* 27 (108) : 32-37.
- Howe, H.F. (1990). Seed dispersal by birds and mammals : implications for seedling demography. In : K.S. Bawa & M. Hadley (Eds.). *Reproductive ecology of tropical forest plants*, p. 191-218. Man and the Biosphere Series, vol.7. UNESCO/ The Parthenon Publ. Group, Paris.
- Howe, H.F. & J. Smallwood (1982). Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- Howe, H.F., Schupp, E.W. & L.C. Westley (1985). Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Virola surinamensis*). *Ecology* 66 (3) : 781-791.
- Hubbell, S.P. (1979). Tree dispersion, abundance and diversity in a tropical dry forest. *Science* 213: 1299-1309.
- Hubbell, S.P. & R.B. Foster (1986). Canopy gaps and the dynamics of a neotropical forest. In: M. Crawley (Ed.). *Plant ecology*, p. 77-95. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Hughes, T.P. (1984). Population dynamics based on individual size rather than age: a general model with a coral reef example. *The American Naturalist* 123: 778-795.
- Hutchinson, J. & J.M. Dalziel (1954). *The flora of West tropical Africa*. Vol I and II. (2nd ed.). The Whitefriars Press, London.
- Hutjes, R.W.A., Wierda, A. & A.W.L. Veen (1990). Rainfall interception in the Tai forest, Ivory Coast: application of two simulation models to a humid tropical system. *J. of Hydrology* 114: 259-275.
- Hütte, P. (1968). Experiments on windflow and wind damage in Germany. Site susceptibility of Spruce forests to storm damage. *Forestry* 41, Supplement: 20-27.

- Huttel, C. (1975a). Recherches sur l'écosystème de la forêt subéquatoriale de basse Côte d'Ivoire III. Inventaire et structure de la végétation ligneuse. *La Terre et la Vie* 29: 178-191.
- Huttel, C. (1975b). Recherches sur l'écosystème de la forêt subéquatoriale de Basse Côte d'Ivoire. IV. Estimation du bilan hydrique. *La Terre et la Vie* 29: 192-202.
- Huttel, C. (1975c). Root distribution and biomass in three Ivory Coast rain forest plots. In: F.B. Golley & E. Medina (Eds.). *Tropical ecological studies. Trends in terrestrial and aquatic research.* p. 123-130. Springer Verlag, New York.
- Huttel, C. (1977). Etude de quelques caractéristiques structurales de la végétation du bassin versant de l'Audrénisrou. Rapport ORSTOM, Adiopodoumé.
- Huttel, C. & F. Bernhard-Reversat (1975). Recherches sur l'écosystème de la forêt subéquatoriale de basse Côte d'Ivoire V. Biomasse végétale et productivité primaire. Cycle de la matière organique. *La Terre et la Vie* 29: 203-228.
- ITTO/ OIBT (1990). ITTO guidelines for the sustainable management of natural tropical forests. ITTO Technical Series 5, Yokohama.
- Jack, W.H. (1961). The spatial distribution of tree stems in a tropical high forest. *Empire Forestry Review* 40: 234-241.
- Jacobs, M. (1988). *The tropical rain forest, a first encounter.* Springer Verlag, Berlin.
- Jacobs, M.R. (1955). *Growth habits of the Eucalypts.* Government Printer, Canberra.
- Jaffré, T. (1983). Evolution de la biomasse épigée et du stock de carbone d'une culture pérenne : le palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq.). Dans : T. Jaffré, Ch. de Namur, E. Fritsch, B.A. Monteny, J.M. Barbier & C. Omont. Contribution à l'étude de l'influence de la déforestation en zone équatoriale sur l'évolution de la concentration en gaz carbonique de l'atmosphère. Rapport du Projet interéquipe forêt ivoirienne PIREN/ ORSTOM, Adiopodoumé.
- Jaffré, T. (1985). Composition minérale et stocks de bioéléments dans la biomasse épigée de reculs forestiers en Côte d'Ivoire. *Acta Oecologica/ Oecologia Plantarum* 6 (20): 233-246.
- Jaffré, T. & C. De Namur (1983). Evolution de la biomasse végétale épigée au cours de la succession secondaire dans le Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire. *Acta Oecologica/ Oecologia Plantarum* 4 (18): 259-272.
- Jans, L. & L. Poorter (1991). Gap survey in a tropical rain forest in Ivory Coast. Thèse 3ème cycle, Université de Wageningen.
- Jans, L., Poorter, L., Van Rompaey, R.S.A.R. & F. Bongers (1993). Gaps and forest zones in tropical moist forest in Ivory Coast. *Biotropica* 25: 258-269.
- Janssen, B.H., Noij, I.G.A.M., Wesselink, L.G. & J.J.M. van Grinsven (1990). Simulation of the dynamics of nutrients and moisture in tropical ecosystems. *Fertilizer Research* 26: 145-156.
- Janzen, D.H. (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104: 501-528.
- Janzen, D.H. (1976). Why tropical trees have rotten cores. *Biotropica* 8 : 110.
- Johansson, D. (1974). Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. *Acta Phytogeographica Suecica* 59, Uppsala.
- Johnson, P.L. (1971). Remote sensing as a tool for study and management of ecosystems. In : E.P. Odum. *Fundamentals of Ecology*, pp. 468-483. W.B. Saunders Co, Philadelphia.
- Johnson, N. & B. Cabarle (1993). Surviving the cut: natural forest management in the humid tropics. World Resources Institute, Washington, D.C.
- Jones, E.W. (1945). The structure and reproduction of the virgin forest of the north temperate zone. *New Phytologist* 44: 130-148.
- Jones, E.W. (1950). Some aspects of natural regeneration in the Benin rain forest. *Empire Forestry Review* 29: 108-124.
- Jones, E.W. (1956). Ecological studies on the rain forest of southern Nigeria. IV (Continued). The plateau forest of the Okomu Forest Reserve. Part II. The reproduction and history of the forest. *Journal of Ecology* 44: 83-117.
- Jonkers, W.B.J. (1987). Vegetation structure, logging damage and silviculture in a tropical rain forest in Suriname. Doctoral thesis, Wageningen University.
- Jonkers, W.B.J. & P. Schmidt (1984). Ecology and timber production in tropical rainforest in Suriname. *Interscience* 9: 290-297.
- Jordan, C.F. (1971). Productivity of a tropical forest and its relation to a world pattern of energy storage. *Journal of Ecology* 59 : 127-142.

- Jordan, C.F. (1989). An Amazon rain forest. The structure and function of a nutrient stressed ecosystem and the impact of slash-and-burn agriculture. *Man and the Biosphere Series*, vol. 2. Unesco/ Parthenon Publishing Group, Paris/ New Jersey.
- Jordan, C.F. (1991). Nutrient cycling processes and tropical forest management. In: A. Gómez-Pompa, T.C. Whitmore & M. Hadley. Rain forest regeneration and management. *Man and the Biosphere Series*, vol. 6. p. 159-180. Unesco/ Parthenon Publishing Group, Paris/ New Jersey.
- Jordan, C.F. & R. Herrera (1981). Tropical rain forests: are nutrients really critical ? *The American Naturalist* 117: 167-180.
- Käärik, A. (1983). Decomposition of wood. *Nederlands Bosbouw Tijdschrift* 55: 43-50.
- Kahn, F. (1978). Architecture et dynamique spatiale racinaires chez les plantes ligneuses des zones forestières tropicales humides. *Rapport MAB/ ORSTOM*, Adiopodouné.
- Kahn, F. (1983). Architecture comparée de forêts tropicales humides et dynamique de la rhizosphère. Thèse de Doctorat, Univ. Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier.
- Keay, R.W.J. (1957). Wind-dispersed species in a Nigerian forest. *Journal of Ecology* 45: 471-478.
- Kira, T. (1978). Community architecture and organic matter dynamics in tropical lowland rain forests of South-East Asia, with special reference to Pasoh Forest, West Malaysia. In: P.B. Tomlinson & M.H. Zimmermann (Eds.). *Tropical trees as living systems*, p. 561-590. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Knight, D.H. (1975). An analysis of late secondary species succession in species-rich tropical forest. In: F.B. Golley & E. Medina (Eds.). *Tropical ecological systems, trends in terrestrial and aquatic research*. p. 53-59. Springer, Berlin.
- Koli-Bi, Z. (1984). L'expression cartographique. In: J.L. Guillaumet, G. Couturier & H. Dosso (Eds.). *Recherche et aménagement en milieu forestier tropical humide: le Projet Taï de Côte d'Ivoire*. p. 217-223. Notes techniques du MAB 15. Unesco, Paris.
- Kortlandt, A. (1984). Vegetation research and the « bulldozer » herbivores of tropical Africa. In : A.C. Chadwick & S.L. Sutton (Eds.). *Tropical rain-forest. The Leeds Symposium*, pp . 205-226. Spec. Publ. of the Leeds Philosophical and Literary Society, Leeds, U.K.
- Korning, J. & H. Balslev (1994). Growth rates and mortality patterns of tropical lowland tree species and the relation to forest structure in Amazonian Ecuador. *Journal of Tropical Ecology* 10: 151-166.
- Kozlowski, T.T. (1971). *Growth and development of trees. Volume 1. Seed germination, ontogeny and shoot growth*. Academic Press, New York.
- Kozlowski, T.T. & G.H. Winget (1964). Diurnal and seasonal variation in radii of tree stems. *Ecology* 45: 149-155.
- Kozlowski, T.T., Kramer, P.J. & S.G. Pallardy (1990). *The physiological ecology of woody plants*. Academic Press, New York.
- Kramer, F. (1926). Onderzoek naar de natuurlijke verjonging en den uitkap in Preanger gebergtebosch. *Meededeelingen van het proefstation voor het Boschwezen* 14. Bogor.
- Kremer, A. (1996). La diversité génétique des arbres forestiers : un prérequis à la gestion durable des forêts. *INRA Mensuel* 12 : 42-46.
- Kuper, J.H. (1992). Pro Silva en de Arbeitsgemeinschaft Naturgemäße Waldwirtschaft, twee beheersbenaderingen voor de productie van hout. *Nederlands Bosbouw Tijdschrift* 64: 285-291.
- Kuper, J.H. (1994). Sustainable development of Scots pine forests. *Wageningen Agricultural University Papers* 94-2.
- Kuppen, I.G.W.M., Van Rompaey, R.S.A.R. & R.P. Van der Zwan (1992). Jarringonderzoek van zes tropische boomsoorten uit Côte d'Ivoire. *Hinkeloord Report Series*, maart 92. Univ. Wageningen.
- Lang, G.E. & D.H. Knight (1979). Decay rates for boles of tropical trees in Panama. *Biotropica* 11: 316-317.
- Lang, G.E. & D.H. Knight (1983). Tree growth, mortality, recruitment and canopy gap formation during a 10-year period in a tropical moist forest. *Ecology* 64: 1075-1080.
- Lanly, J.P. (1969). Regression de la forêt dense en Côte-d'Ivoire. *Bois et Forêts des Tropiques* 127: 45-59.
- Lanly, J.P. (1994). L'évolution de l'état des forêts au XX^e siècle. *Ecodécision* 13: 28-32.
- Lamb, P.J. (1983). Sub-Saharan rainfall update for 1982: continued drought. *Journal of Climatology* 3: 419-422.
- Lampricht, H. (1989). Silviculture in the tropics. Tropical forest ecosystems and their tree species: possibilities and methods for their long-term utilization. Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ), Eschborn.
- Lavauden, L. (1934). La forêt équatoriale africaine. Son passé, son présent, son avenir. *Actes et Comptes Rendus de l'Association Colonie-Sciences* 10 (114): 209-223; 11 (115): 1-8.

- Lawson, G.W. (1986). Vegetation and environment in West Africa. In: G.W. Lawson (Ed.). *Plant ecology in West Africa. Systems and processes*. p. 1-11. John Wiley & Sons, New York.
- Lawson, G.W., Armstrong-Mensah, K.O. & J.B. Hall (1970). A catena in tropical moist semi-deciduous forest near Kade, Ghana. *Journal of Ecology* 58: 371-398.
- Lawton, R.O. & F.E. Putz (1988). Natural disturbance and gap-phase regeneration in a wind-exposed tropical cloud forest. *Ecology* 69: 764-777.
- Leigh, E.G. (1975). Structure and climate in tropical rain forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 6: 67-86.
- Leigh, E.G. (1982). Why are there so many kinds of tropical trees? In: E.G. Leigh, A.S. Rand & D.M. Windsor (Eds.). *The ecology of a tropical forest. Seasonal rhythms and long-term changes*, p. 63-66. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Leigh, E.G., Rand, A.S. & D.M. Windsor, Eds. (1982). *The ecology of a tropical forest. Seasonal rhythms and long-term changes*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Lemée, G., Bernhard-Reversat, F. & C. Huttel (1975). Recherches sur l'écosystème de la forêt sub-équatoriale de Basse Côte d'Ivoire. *La Terre et la Vie* 29: 169-264.
- Lena, P. (1984). Le développement des activités humaines. In: J.L. Guillaumet, G. Couturier & H. Dosso (Eds.). *Recherche et aménagement en milieu forestier tropical humide: le Projet Tai de Côte d'Ivoire*. p. 59-112. Notes techniques du MAB 15. Unesco, Paris.
- Leopold, A.C. (1961). Senescence in plant development. *Science* 123: 1727-1732.
- Leopold, A.C. (1975). Aging, senescence and turn-over in plants. *Bioscience* 25: 659-662.
- Leopold, L.B. (1971). Trees and streams : the efficiency of branching patterns. *Journal of theoretical Biology* 31 : 339-354.
- Lescure, J.P. & R. Boulet (1985). Relationships between soil and vegetation in a tropical rain forest in French Guiana. *Biotropica* 17 : 155-164.
- Lhomme, J.P. (1981). L'évolution de la pluviosité annuelle en Côte d'Ivoire au cours des soixante dernières années. *La Météorologie Vie Série* 25: 135-140.
- Lieberman, D. & M. Lieberman (1987). Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica (1969-1982). *Journal of Tropical Ecology* 3: 347-358.
- Lieberman, D., Lieberman, M., Peralta, R. & G.S. Hartshom (1985). Mortality patterns and stand turnover rates in a wet tropical forest vegetation. *Journal of Ecology* 73: 505-516.
- Livingstone, D.A. (1983). Paléogéographie et paléoclimatologie. In: F. Fournier & A. Sasson (Eds.). *Ecosystèmes forestiers tropicaux d'Afrique*. p. 61-76. Recherches sur les Ressources Naturelles XIX. ORSTOM-Unesco, Paris.
- Longman, K.A. & J. Jenik (1974). *Tropical forest and its environment*. Longman, London.
- Lorimer, N.D., Haight, R.G. & R.A. Leary (1994). The fractal forest : fractal geometry and applications in forest science. USDA General Technical Report NC-170. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, North Central Forest Experiment Station, St. Paul, Minnesota, USA.
- Lovejoy, T.E., Bierregaard, R.O., Rankin, J.M. & H.O.R. Schubart (1983). Ecological dynamics of forest fragments. In: S.L. Sutton, T.C. Whitmore & A.C. Chadwick (Eds.). *Tropical rain forest: ecology and management*, p. 377-384. Blackwell Scientific Publishers, Oxford.
- Lowenstein, F.W. (1973). Some observations of biological adaptation by aboriginal man to the tropical rain forest. In: B.J. Meggers, E.S. Ayensu & W.D. Duckworth (Eds.). *Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review*. p. 293-310. Smithsonian Institution Press, Washington DC.
- Lupasco, S. (1962). *L'énergie et la matière vivante. Antagonisme constructeur de l'hétérogène*. Editions Julliard, Paris.
- Maître, H.F. (1987). Natural forest management in Côte d'Ivoire. *Unasylva* 39 (157/158): 53-60.
- Maître, H.F. (1992). Recherches sur la dynamique des peuplements arborés en vue de définir une sylviculture de conservation et production durable. In: K. Cleaver, M. Munasinghe, M. Dyson, N. Egli, A. Peuker, F. Wenclius (Eds.). *Conservation of West and Central African Rainforests*. p. 146-158. World Bank Environment Paper 1, The World Bank, Washington D.C.
- Maley, J. (1981). Etudes palynologiques dans le bassin du Tchad et paléoclimatologie de l'Afrique nord tropicale de 30.000 ans à l'époque actuelle. *Travaux et Documents ORSTOM* no. 129, Paris.
- Maley, J. (1982). Dust, clouds, rain types and climatic variations in tropical north Africa. *Quaternary Research* 18: 1-16.
- Maley, J. (1983). Histoire de la végétation et du climat de l'Afrique nord-tropicale au Quaternaire récent. *Bothalia* 14: 377-389.

- Mandelbrot, B.B. (1982). *The fractal geometry of nature*. Freeman & Co., San Francisco.
- Mangenot, G. (1955). Etudes sur les forêts de plaines et plateaux de Côte-d'Ivoire. IFAN, Etudes Ebuméennes 4: 5-61.
- Mangenot, G. (1958). Les recherches sur la végétation dans les régions tropicales humides de l'Afrique occidentale. In: Actes du Colloque de Kandy, p. 115-126. Unesco, Paris.
- Mangenot, G. (1971). Une nouvelle carte de la végétation de la Côte d'Ivoire. Mitt. bot. Staatssamml. München 10: 116-121.
- Manokaran, N. & K.M. Kochummen. (1987). Recruitment, growth and mortality of tree species in a lowland dipterocarp forest in Peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Ecology* 3: 315-330.
- Margalef, R. (1968). *Perspectives in ecological theory*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Mariaux, A. (1967). Les cernes dans les bois tropicaux africains, nature et périodicité. *Bois et Forêts des Tropiques* 113 : 3-14 ; 114 : 23-37.
- Mariaux, A. (1981). Past efforts in measuring age and annual growth in tropical trees. In: F.H. Bormann & G. Berlyn (Eds.). *Age and growth rate of tropical trees: new directions for research*. Yale University Bulletin no. 94: 20-30.
- Martin, C. (1991). The rainforests of West Africa. *Ecology, threats, conservation*. Birkhäuser Verlag, Basel.
- Martineau, A. (1932). Etudes sur l'accroissement des arbres en Côte d'Ivoire. *Actes et Comptes Rendus de l'Association Colonies-Sciences* 9: 183-187.
- Mattheck, C. (1994). *Handbuch der Schadenskunde von Bäumen : der Baumbruch in Mechanik und Rechtsprechung*. Rombach Druck- und Verlagshaus, Freiburg im Breisgau.
- McNeely, J.A., Miller, K.R., Reid, W.V., Mittermeier, R.A. & T.B. Werner (1990). *Conserving the world's biological diversity*. IUCN, WRI, Cons. Int., WWF-US, World Bank, Gland, Washington, D.C.
- McTainsh, G. (1984). The nature and origin of the aeolian mantles of central northern Nigeria. *Geoderma* 33: 13-37.
- Meniaud, J. (1922). *La forêt de la Côte d'Ivoire et son exploitation*. Publications Africaines, Paris.
- Merot, P. (1988). Les zones de sources à surface variable et la question de leur localisation. *Hydrol. continent.* 3(2) : 105-115.
- Meyer, H.A. (1952). Structure, growth, and drain in balanced unevenaged forests. *Journal of Forestry* 50: 85-92.
- Meyers, N. (1980). Conversion of tropical moist forests. A report for the National Research Council. National Academy of Sciences, Washington, D.C.
- Meyers, N. (1988). Tropical forests: much more than stocks of wood. *Journal of Tropical Ecology* 4:
- Miller, T.E. (1982). Community diversity and interactions between the size and frequency of disturbance. *The American Naturalist* 120: 533-536.
- Ministère des Eaux et Forêts (1988). Plan Directeur Forestier 1988 - 2015. République de Côte d'Ivoire.
- Moen, A.N. (1970). Turbulence and the visualization of wind flow. *Ecology* 55: 1420-1424.
- Mohr, E.C.J. & F.A. Van Baren (1954). *Tropical soils*. Interscience, London.
- Mohren, G.M.J. (1987). Simulation of forest growth, applied to Douglas fir stands in the Netherlands. Doctoral thesis, Wageningen University.
- Monteny, B.A. (1983). Observations climatiques à la station écologique de Tai dans le Sud-Ouest ivoirien, 1978-1982. Importance de la superficie de la défriche sur les paramètres climatiques mesurés. Rapport ORSTOM, Adiopodoumé.
- Monteny, B.A. (1987). Contribution à l'étude des interactions végétation-atmosphère en milieu tropicale humide: importance du rôle du système forestier dans le recyclage des eaux de pluies. Thèse de Doctorat, Université Paris-Sud, Centre d'Orsay.
- Monteny, B.A. et A. Casenave (1989). The forest contribution to the hydrological budget in Tropical West Africa. *Annales Geophysicae* 7(4): 427-436.
- Monteny, B.A., Barbier, J.M. & C. Omont (1983). Mesure des flux de CO₂ au niveau d'un couvert d'*Hevea brasiliensis*. Dans : T. Jaffré, Ch. de Namur, E. Fritsch, B.A. Monteny, J.M. Barbier & C. Omont. Contribution à l'étude de l'influence de la déforestation en zone équatoriale sur l'évolution de la concentration en gaz carbonique de l'atmosphère. Rapport du Projet interéquipe forêt ivoirienne PIREN/ ORSTOM, Adiopodoumé.
- Moorby, J. & P.F. Wareing (1963). Ageing in woody plants. *Annals of Botany N.S.* 27: 291-308.
- Moreau, R. (1979). Sur l'origine des éléments d'aspect charbonneux observés dans les sols de la région de Tai. Rapport ORSTOM, Adiopodoumé.

- Moreau, R. (1982). Evolution des sols sous différents modes de mise en culture en Côte d'Ivoire forestière et préforestière. Comm. Intern. Symp. Land Clearing and Development in relation to environmental protection in the humid and sub-humid regions, 23-26 Nov. 1982. IITA, Ibadan.
- Morey, P.R. (1973). How trees grow. Studies in Biology no. 39. The Institute of Biology. E. Arnold Publ., London.
- Morton, J.K. (1986). Montane vegetation. In: G.W. Lawson (Ed.). Plant ecology in West Africa. Systems and processes. p. 247-271. John Wiley & Sons, New York.
- Müller, D. & J. Nielsen (1965). Production brute, pertes par respiration et production nette dans la forêt ombrophile tropicale. Det forstlige Forsøgsvaesen i Danmark 29: 73-160.
- Mutoji, A.K. (1977). Notes de sylvigénèse pour la Guyane. Transect et photographies aériennes. DEA Botanique Tropicale, Univ. Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier.
- Muul, I. (1993). Tropical forests, integrated conservation strategies and the concept of critical mass. MAB Digest 15, MAB-UNESCO, Paris.
- Muul, I. (1994). Critical mass in integrated conservation strategies: is the concept of sustainable development enough to save the tropical rain forest? Ecodecision 13: 44-47.
- Namkoong, G., Boyle, T., Gregorius, H.R., Joly, H., Savolainen, O., Ratnam, W.; & A. Young (1996). Testing criteria and indicators for assessing the sustainability of forest management : genetic criteria and indicators. CIFOR Working Paper no.10. CIFOR, Bogor, Indonesia.
- Ng, F.S.P. (1977). Shyness in trees. Nature Malaysiana 2 (2) : 34-37.
- Ng, F.S.P. (1983). Ecological principals of tropical lowland rain forest conservation. In: S.L. Sutton, T.C. Whitmore & A.C. Chadwick (Eds.). Tropical rain forest: ecology and management, p. 359-375. Blackwell Scientific Publishers, Oxford.
- Ng, F.S.P. (1986). Tropical sapwood trees. Naturalia monspeliensis (numéro hors série Colloque l'Arbre II) : 61-67.
- Nicholson, D.I. (1965). A study of virgin forest near Sandakan, North Borneo. In: Proceedings of the symposium on ecological research into humid tropics vegetation. Unesco, Kuching.
- Nierstrasz, E. (1975). Clairières et chablis en forêt naturelle. Rapport ORSTOM, Adiopodoumé.
- Nieuwolt, S. (1977). Tropical climatology: an introduction to the climates of the low latitudes. Wiley, New York.
- Noij, I.G.A.M., Janssen, B.H., Wesselink, L.G. & J.J.M. van Grinsven (1993). Modeling nutrient and moisture cycling in tropical rain forests. Tropenbos Series 4, The Tropenbos Foundation, Wageningen.
- Norgaard, R.B. (1992). Sustainability: the paradigmatic challenge to agricultural economists. In: G.H. Peters, B.F. Stanton & G.J. Tyler (Eds.). Proceedings of the twenty-first International Conference of Agricultural Economists, Tokyo, Japan, 22-29 August 1991, pp. 93-101. Dartmouth, University of Oxford.
- Nye, P.H. & D.J. Greenland (1960). The soil under shifting cultivation. Commonwealth Bureau of Soils, Comm. 51, Harpenden.
- Odum, E.P. (1971). Fundamentals of ecology. Saunders, Philadelphia.
- Offermans, D.M.J. (1985). Field and aerial observations on *Piptadeniastrum africanum* (Hook.f.) Brenan, with special reference to ageing. Thèse 3ème cycle. Université de Wageningen.
- Offermans, D.M.J. (1986). Kroonshuweid in grootschalige luchtopnamen van *Piptadeniastrum africanum* (Mimosaceae). Scriptie 1986-2. Vakgroep Landmeetkunde, Landbouwhogeschool Wageningen.
- Offermans, D.M.J. (1986). Crown shyness: a parameter for ageing in *Piptadeniastrum africanum*. Netherlands Journal of Agricultural Science 34: 493-497.
- Offermans, D.M.J. (1987). Der Einsatz von Ultraleichtflugzeugen in tropischen Regenwald. In: Luftaufnahmen aus geringer Flughöhe, pp. 63-70. Arbeitstagung Internationale Gesellschaft für Photogrammetrie und Fernerkundung. Deutsches Bergbau-Museum.
- Okali, D.U.U. (1971). Rates of dry-matter production in some tropical forest tree seedlings. Annals of Botany 35: 87-97.
- Okali, D.U.U. (1972). Growth-rates of some West African forest tree seedlings in shade. Annals of Botany 36: 953-959.
- Oldeman, R.A.A. (1972). L'architecture de la végétation ripicole forestière des fleuves et criques guyanais. Adansonia, N.S., 12 (2) : 253-265.
- Oldeman, R.A.A. (1974a). L'architecture de la forêt guyanaise. Mémoires ORSTOM no. 73., Paris.
- Oldeman, R.A.A. (1974b). Ecotopes des arbres et gradients écologiques verticaux en forêt guyanaise. La Terre et la Vie 28: 487-520.

- Oldeman, R.A.A. (1978). Architecture and energy exchange of dicotyledonous trees in the forest. In: P.B. Tomlinson & M.H. Zimmermann (Eds.). Tropical trees as living systems, p. 535-560. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Oldeman, R.A.A. (1983a). Tropical rain forest, architecture, silvogenesis and diversity. In: S.L. Sutton, T.C. Whitmore & A.C. Chadwick (Eds.). Tropical rain forest: ecology and management, p. 139-150. Blackwell Scientific Publishers, Oxford.
- Oldeman, R.A.A. (1983b). Dood hout in tropische regenbossen. Nederlands Bosbouw Tijdschrift 55: 112-118.
- Oldeman, R.A.A. (1989). Biological implications of leguminous tree architecture. In : C.H. Stirton & J.L. Zarucchi (Eds.). Advances in Legume Biology. Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gardens 29 : 17-34.
- Oldeman, R.A.A. (1990). Forests: Elements of Silvology. Springer Verlag, Heidelberg.
- Oldeman, R.A.A. (1991). The paradox of forest management. Proceedings Xth World Forestry Congress, 4: 153-188, Paris.
- Oldeman, R.A.A. (1992). Architectural models, fractals and agroforestry design. Agriculture, Ecosystems and Environment 41: 179-188.
- Oldeman, R.A.A. & A.P. Vooréen (1980). Sylviculture durable et coupes sélectives en Basse Côte d'Ivoire. Proposition d'un thème de recherche. Dépt. Sylviculture et Ecologie forestière, Univ. de Wageningen.
- Oldeman, R.A.A. & J. Van Dijk (1991). Diagnosis of the temperament of tropical rain forest trees. In : K.S. Bawa & M. Hadley (Eds.). Rain forest regeneration and management, p. 21-65. MAB Series 6, UNESCO, Paris.
- ONF (1977). Lexique forestier. Office National des Forêts, France.
- Oohata, S. & T. Shidei (1971). Studies on the branching structure of trees. 1. Bifurcation ratio of trees in Horton's law. Japanese Journal of Ecology 21 (1-2) : 7-14.
- Orians, G.H. (1982). The influence of tree-falls in tropical forests in tree species richness. Tropical Ecology 23: 255-279.
- Palmer, J. (1989). Management of natural forest for sustainable timber production: a commentary. In: M.E.D. Poore, P. Burgess, J. Palmer, S. Rietbergen & T. Symott (1989). No timber without trees. Sustainability in the tropical forest, p. 154-189. Earthscan Publications, London.
- Papon, A. (1973). Géologie et minéralisations du Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire. Synthèse des travaux de l'opération SASCA 1962-1968. Rapport SODEMI, Abidjan.
- Paulian, R. (1947). Observations écologiques en forêt de basse Côte d'Ivoire. Editions Paul Lechevalier, Paris.
- Pelissier, P. et al. (1980). L'arbre en Afrique tropicale. La fonction et le signe. Cahiers ORSTOM, Série Sciences Humaines, vol. XVII, no. 3-4. ORSTOM, Paris.
- Pelissier, R. & B. Riéra (1993). Dix ans de dynamique d'une forêt dense humide de Guyane française. Revue d'Ecologie (Terre & Vie) 48: 21-33.
- Pettré, P. (1977). Le « V Baoulé » (Côte d'Ivoire Centrale). Héritage géomorphologique et paléoclimatique dans le tracé du contact forêt-savane. Travaux et Documents de l'ORSTOM, no.80. ORSTOM, Paris.
- Perry, D.R. (1984). The canopy of the tropical rain forest. Scientific American 251: 114-122.
- Peyron, J-L. (1996). Un outil de la gestion durable : l'aménagement forestier. INRA Mensuel 12 (1996) : 72-76.
- Phillips, O.L. & A.H. Gentry (1994). Increasing turnover through time in tropical forests. Science 263: 954-958.
- Pickett, S.T.A. & P.S. White, Eds. (1985). The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, New York.
- Pielot, R. (1968). Une technique d'étude de la forêt dense en vue de son aménagement: la distribution hyperbolique des grosseurs. Bull. Soc. Roy. For. Belg. 2: 122-130.
- Pieters, A. (1963). Studie van de natuurlijke verjonging in het evenaarswoud van de streek van Yangambi (toegepast op *Afrotemosia elata* Harms). Proefschrift Rijkslandbouwhogeschool Gent, België.
- Pimm, S.L. & A.M. Sugden (1994). Tropical diversity and global change. Science 263: 933-934.
- Pinton, F. (1994). Amazonie: de la collecte prédatrice à la gestion concertée. Ecodécision no.13 (juin/juillet 1994): 53-57.
- Plumptre, A.J. (1996). Changes following 60 years of selective timber harvesting in the Budongo Forest Reserve, Uganda. Forest Ecology and Management 89 : 101-113.
- Pool, R. (1989). Is there something strange about the weather? Science 243: 1290-1293.

- Poore, M.E.D. (1968). Studies in Malayan rain forest, I. The forest on Triassic sediments in Jengka Forest Reserve. *Journal of Ecology* 56: 143-196.
- Poore, M.E.D. (1989). The sustainable management of tropical forest : the issues. In : Poore, M.E.D., Burgess, P., Palmer, J., Rietbergen, S. & T. Symmott (Eds.). *No timber without trees. Sustainability in the tropical forest*, pp. 1-27. Earthscan Publications, London.
- Poore, M.E.D. & J. Sayer (1987). The management of tropical moist forest lands. Ecological guidelines. IUCN, Gland.
- Poore, M.E.D., Burgess, P., Palmer, J., Rietbergen, S. & T. Symmott (1989). *No timber without trees. Sustainability in the tropical forest*. Earthscan Publications, London.
- Poorter, L., Bongers, F., van Rompaey, R.S.A.R. & M. de Klerk (1996). Regeneration of canopy tree species at five sites in West African moist forest. *Forest Ecology and Management* 84 : 61-69.
- Popma, J., Bongers, F., Martinez-Ramos, M. & E. Veneklaas (1988). Pioneer species distribution in treefall gaps in Neotropical rain forest; a gap definition and its consequences. *Journal of Tropical Ecology* 4: 77-88.
- Portères, R. (1950). Problèmes sur la végétation de la Basse Côte d'Ivoire. *Bulletin Société Botanique de France* 97: 153-156.
- Potter, G.L., Elsasser, H.W., McCracken, M.C. & F.M. Luther (1975). Possible climatic impact of tropical deforestation. *Nature* 258: 697-698.
- Potter, G.L., Elsasser, H.W., McCracken, M.C. & J.S. Ellis (1981). Albedo change by man: test of climatic effects. *Nature* 295: 47-50.
- Poussin, P. (1994). *Histoire des idées économiques: de Platon à Adam Smith*. Collection Systèmes. Librairie Générale de Droit et de Jurisprudence, Paris.
- Prescott-Allen, R. (1990). *Caring for the world. A strategy for sustainability* (second draft). IUCN, UNEP, WWF, Gland.
- Pretzsch, J. (1986). Traditionelle Bodenbewirtschaftung, weltmarktorientierte Plantagen-Produktion und Tropenwaldzerstörung in der Republik Elfenbeinküste. Eine Untersuchung über die Folgewirkungen einseitig exportorientierter Landnutzung auf lokale Gesellschaftsstrukturen, Produktionverhältnisse und Ökosysteme. Schriftenreihe des Instituts für Landespflege der Universität Freiburg, Heft 8, Freiburg.
- Prigogine, I. & G. Nicolis (1971). Biological order, structure and instabilities. *Quarterly Reviews of Biophysics* 4: 107-148.
- Primack, R.B. (1990). Regeneration - commentary. In: K.S. Bawa & M. Hadley (Eds.). *Reproductive ecology of tropical forest plants*, p. 285-289. Man and the Biosphere Series, vol.7. UNESCO/ The Parthenon Publ. Group, Paris.
- Proctor, J. (1992). Soils and mineral nutrients: what do we know, and what do we need to know, for wise rain forest management? In: F.R. Miller & K.L. Adam. *Wise management of tropical forests. Proceedings of the Oxford conference on tropical forests 1992*. p. 27-35. Oxford Forestry Institute, Oxford.
- Puig, H. & M.F. Prévost (1982). Périodicité de l'accroissement chez quelques arbres de Guyane. *Mém. du Muséum d'Histoire Naturelle, Nouvelle Série, Série A Zoologie* 132 : 159-171.
- Putz, F. (1980). Lianes vs. trees. *Biotropica* 12: 224-225.
- Putz, F. (1983). Treefall pits and mounds, buried seeds and the importance of soil disturbance to pioneer trees on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* 64: 1069-1074.
- Putz, F. & K. Milton (1982). Tree mortality rates on Barro Colorado Island. In: E.G. Leigh, A.S. Rand & D.M. Windsor (Eds.). *The ecology of a tropical forest. Seasonal rhythms and long-term changes*, p. 95-100. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Putz, F., Coley, P.D., Lu, K., Montalvo, A. & A. Aiello (1983). Uprooting and snapping of trees: structural determinants and ecological consequences. *Canadian Journal of Forest Resources* 13: 1011-1020.
- Quencez, P. (1988). Evolution de la pluviosité dans le Sud ivoirien. *Cultures et Forêts* 2: 9-13. Association des Producteurs Agricoles et Exploitants Forestiers, Abidjan.
- Rayner, A.D.M. & N.K. Todd (1979). Population and community structure and dynamics of fungi in decaying wood. *Advances in Botanical Research* 7: 333-420.
- Redhead, J.F. & D.A.H. Taylor (1970). The age of *Entandrophragma cylindricum* (Sprague). *Journal of West African Science Association* 15: 19.
- Reinders, E. (1961). *Handleiding bij de plantenatomie*, vijfde druk. Landbouwhogeschool, Wageningen.
- Repetto, R. (1988). *The forest for the trees? Government policies and the misuse of forest resources*. World Resources Institute, Washington, D.C.

- Repetto, R., Magath, M., Wells, M., Beer, C. & F. Rossini (1989). Wasting assets: natural resources in the national income accounts. World Resources Institute, Washington, D.C.
- Richards, P. & G.B. Williamson (1975). Treesfalls and patterns of understorey species in a wet lowland tropical forest. *Ecology* 56: 1226-1229.
- Richards, P.W. (1939). Ecological studies on the rain forest of southern Nigeria. I. The structure and floristic composition of the primary forest. *Journal of Ecology* 27: 1-53.
- Richards, P.W. (1952). The tropical rain forest. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Richards, P.W. (1963). Ecological notes on West African vegetation II. Lowland forest of the Southern Bakundu Forest Reserve. *Journal of Ecology* 51: 123-149.
- Richards, P.W. (1973). Africa, the "Odd man out". In: B.J. Meggers, E.S. Ayensu & W.D. Duckworth (Eds.). Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review.p. 21-26. Smithsonian Institution Press, Washington DC.
- Richards, P.W., Tansley, A.G. & A.S. Watt (1940). The recording of structure, life form and flora of tropical forest communities as a basis for their classification. *Journal of Ecology* 28: 224-239.
- Riéa, B. (1983). Chablis et cicatrisation en forêt guyanaise. Thèse 3ème cycle, Univ. Paul Sabatier, Toulouse.
- Riéa, B. (1985). Importance des buttes de déracinement dans la régénération forestière en Guyane française. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)* 40: 321-329.
- Riéa, B. & D.Y. Alexandre (1985). Les chablis: le calcul de la dynamique forestière en Guyane française. Rapport ORSTOM, Cayenne.
- Riéa, B. & D.Y. Alexandre (1988). Surface des chablis et temps de renouvellement en forêt dense tropicale. *Acta Oecologica/ Oecologica Generalis* 9(2): 211-220.
- Riezbos, E.P., Vooren, A.P. & J.L. Guillaumet (1994). Le Parc National de Tai. 1. Synthèse des Connaissances. 2. Bibliographie. Tropenbos Series 7. La Fondation Tropenbos, Wageningen.
- Robbins, W.J. (1957). Physiological aspects of aging in plants. *American Journal of Botany* 44: 289-294.
- Rollet, B. (1968). Etude quantitative de profils structuraux de forêts denses vénézuéliennes. Comparaison avec d'autres profils de forêts denses tropicales de plaine. *Adansonia*, sér. 2, 8(4): 521-549.
- Rollet, B. (1974). L'architecture des forêts denses humides sempervirentes de plaine. CTFT, Nogent-sur-Mame.
- Rollet, B. (1979). Application de diverses méthodes d'analyse de données à des inventaires forestiers détaillés levés en forêt tropicale. *Oecologia Plantarum* 14 (3): 319-344.
- Rollet, B. (1983). La régénération naturelle dans les trouées. Un processus général de la dynamique des forêts tropicales humides. *Bois et Forêts des Tropiques* 201: 3-34, 202: 19-34.
- Rossignol, M., Rossignol, L., Oldeman, R.A.A. & S. Benzie-Tizroutine (1998). Struggle of life. The natural history of stress and adaptation. Treebook 1. Natural History Book Service, London.
- Rougerie, G. (1960). Le façonnement actuel des modèles en Côte d'Ivoire forestière. Mémoires IFAN 58, Dakar.
- Ruinen, J. (1953). Epiphytosis. A second view on epiphytism. *Ann. Bogoriensis* 1: 101-157.
- Ruitenbeek, H.J. (1992). Economic analysis of tropical forest conservation initiatives: examples from West Africa. In: K. Cleaver, M. Munasinghe, M. Dyson, N. Egli, A. Peuker, F. Wencelius (Eds.). Conservation of West and Central African Rainforests. p. 241-269. World Bank Environment Paper 1, The World Bank, Washington D.C.
- Runkle, J.R. (1985). Disturbance regimes in temperate forests. In: S.T.A. Pickett & P.S. White (Eds.). The ecology of natural disturbance and patch dynamics, p. 17-33. Academic Press, New York.
- Sander, L. (1992). La croissance fractale. Dans : L'ordre du chaos, pp. 167-176. Bibliothèque pour la Science, Diffusion Belin, Paris.
- Salati, E., Lovejoy, T.E. & P.B. Vose (1983). Precipitation and water recycling in tropical rain forests with special reference to the Amazon basin. *The Environmentalist* 3: 67-72.
- Salati, E. & P.B. Vose (1984). Amazon basin: a system in equilibrium. *Science* 225 (4658): 129-138.
- Sangaré, Y. & P. Bodot (1980). Données préliminaires sur la faune des termites en forêt tropicale humide (Région de Tai, Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire). Inventaire, classification éthologique et biologique des genres et espèces répertoriées. *Annales de l'Université d'Abidjan, série E (Ecologie)* XIII: 131-143.
- Sarukhán, J. (1978). Studies on the demography of tropical trees. In: P.B. Tomlinson & M.H. Zimmermann (Eds.). Tropical trees as living systems, p. 163-184. Cambridge Univ. Press, Cambridge.

- Sarukhan, J. (1980). Demographic problems in tropical systems. In: O.T. Solbrig (Ed.). Demography and evolution in plant populations. Botanical Monographs 15: 161-188. Blackwell Scientific Publishers, Oxford.
- Sawadogo, A. (1987). Un plan Marshall pour l'Afrique? Collection Points de Vue, Editions l'Harmattan, Paris.
- Sawadogo, A. (1991). L'arbre et la forêt dans l'aménagement du territoire: aménagement intégré des espaces ruraux. Proc. Xth World Forestry Congres 7: 9-12, Paris.
- Sayer, J.A. (1991). Rainforest buffer zones: guidelines for protected area management. IUCN, Gland.
- Sayer, J.A., Harcourt, C.S. & N.M. Collins (1992). The conservation atlas of tropical forests. Africa. IUCN, WCMC, MacMillan Publishers Ltd, London.
- Scaetta, H. (1941). Rôle de la forêt humide en Côte d'Ivoire dans la captation des poussières atmosphériques et la reconstitution des colloïdes argileux du sol. Comptes rendus de l'Académie des Sciences Paris 212: 273-276.
- Schmidt, R.C. (1991). Tropical rain forest management: a status report. In: K.S. Bawa & M. Hadley (Eds.). Rain forest regeneration and management, p. 181-207. MAB Series 6, UNESCO, Paris.
- Schnell, R. (1950). La forêt dense. Introduction à l'étude botanique de la région forestière d'Afrique Occidentale. Manuels Ouest-Africaines vol. 1. Lechevalier, Paris.
- Schnell, R. (1952). Végétation et flore de la région montagneuse des monts Nimba. IFAN, 22, Dakar.
- Schnell, R. (1970-71). Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. Volumes 1 et 2. Gauthier-Villars, Paris.
- Schowalter, T.D. (1985). Adaptations of insects to disturbance. In: S.T.A. Pickett & P.S. White (Eds.). The ecology of natural disturbance and patch dynamics, p. 235-252. Academic Press, New York.
- Schreckenberg, K., Hadley, M. & M.I. Dyer (1990). Management and restoration of human-impacted resources. Approaches to ecosystem rehabilitation. MAB Digest 5. Unesco, Paris.
- Schultz, J.P. (1960). Ecological studies on the rain forest in Northern Suriname. Verhandelingen Koninklijke Nederlandse Academie voor Wetenschappen, afd. Natuurkunde, reeks 2, 53. Noord Hollandse Uitgevers Mij., Amsterdam.
- Schütz, J.Ph. (1990). Sylviculture 1. Principes d'éducation des forêts. Presses polytechniques et universitaires romandes, Zürich.
- Schwartz, A. (1973). Peuplement autochtone et immigration dans le Sud-Ouest ivoirien. Rapport ARSO-ORSTOM-BNEDT, Abidjan.
- Schwartz, A. (1980). La palmeraie subsentaniée d'*Elaeis guineensis* en pays Guéré-Nidrou (Ouest de la Côte d'Ivoire). Une explication sociologique. Cahiers ORSTOM, série Sciences Humaines, Numéro spécial : L'arbre en Afrique tropicale. La fonction et le Signe, 17 : 283-284.
- Schwartz, A. (1993). Sous-peuplement et développement dans le Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire. Cinq siècles d'histoire économique et sociale. Collection Etudes et Thèses ORSTOM, Paris.
- Schwartz, D. & Lanfranchi, L. (1990). Les remaniements du sol sur sables Bateke dans la région de Brazzaville (Congo). Une mise au point. Dans : R. Lanfranchi & D. Schwartz (Eds.). Paysages quaternaires de l'Afrique centrale atlantique, pp. 167-182. ORSTOM Editions, Paris.
- Seydack, A.H.W., Vermeulen, W.J., Heyns, H.E., Durrheim, G.P., Vermeulen, C., Willem, D., Ferguson, M.A., Huisamen, J. & J. Roth (1995). An unconventional approach to timber yield regulation for multi-aged, multispecies forests. II. Application to a South African forest. Forest Ecology and Management 77 : 155-168.
- Shugart, H.H. (1984). A theory of forest dynamics. The ecological implications of forest succession models. Springer Verlag, Berlin.
- Shuttleworth, W.J. & C.A. Nobre (1992). Wise forest management and its linkage to climate change. In: F.R. Miller & K.L. Adam. Wise management of tropical forests. Proceedings of the Oxford conference on tropical forests 1992. p. 77-90. Oxford Forestry Institute, Oxford.
- Sircoulon, J. (1985). La sécheresse en Afrique de l'Ouest. Comparaison des années 1982-1984 avec les années 1972-1973. Cahiers ORSTOM, Série Hydrologique XXI (4): 75-86.
- Slaats, J. (1995). *Chromolaena odorata* fallow in food cropping systems. An agronomic assessment in South-West Ivory Coast. Doctoral thesis. Wageningen University.
- Sloto, P.H.M. & A.P. Vooren (1994). Historique et évolution des connaissances. In: E.P. Riezebos, A.P. Vooren & J.L. Guillaumet (Eds.). Le Parc National de Tai, Côte d'Ivoire: Synthèse des connaissances, pp. 12-27. Tropenbos Series 8. La Fondation Tropenbos, Wageningen.
- Smith, D.I. (1993). Forest management and the theology of nature. American Forests 99 (11/12): 13-16.

- Smits, W.T.M.(1994). Dipterocarpaceae : mycorrhizae and regeneration. Tropenbos Series 9. The Tropenbos Foundation, Wageningen, Netherlands.
- Snoeck, J. (1975). Variations de la pluviosité en zone forestière ivoirienne. Café, Cacao, Thé 19(3): 165-176.
- Sowunmi, M.A. (1986). Change of vegetation with time. In: G.W. Lawson (Ed.). Plant ecology in West Africa. Systems and processes. p. 273-307. John Wiley & Sons, New York.
- Sprugel, D.G. (1976). Dynamic structure of wave-regenerated *Abies balsamea* forests in the north-eastern United States. Journal of Ecology 64: 889-910.
- Spurr, S.H. & B.V. Barnes (1973). Forest ecology (sec.ed.). The Ronald Press Company, New York.
- Steinlin, H. (1992). Expériences relatives à l'intégration des paysans dans l'exploitation forestière au Mexique (Projet Quintana-Roo). In: A.P. Vooren, W. Schork, W.A. Blokhuis & A.J.C. Spijkerman (Eds.). Compte rendu Séminaire sur l'Aménagement intégré des Forêts denses humides et des Zones agricoles périphériques. p. 249-256. Tropenbos Series 1. La Fondation Tropenbos, Wageningen.
- Stevens, P.S. (1974). Patterns in nature. Little Brown, Boston.
- Stoffers, A. (1989). Groeimetingen in het Parc National de Taï. Praktijkverslag Hogeschool Larenstein.
- Stoorvogel, J.J. (1993). Gross inputs and outputs of nutrients in undisturbed forest, Taï Area, Côte d'Ivoire. Tropenbos Series 5. Tropenbos Foundation, Wageningen.
- Strong, D.R. (1977). Epiphyte loads, tree falls and perennial forest disruption: a mechanism for maintaining higher tree species richness in the tropics without animals. Journal of Biogeography 4: 215-218.
- Swaine, T., Hills, W.E. & P.R. Larson (1981). Wood chemistry. In: F.H. Bormann & G. Berlyn (Eds.). Age and growth rate of tropical trees: new directions for research. Yale University Bulletin no. 94: 55-74.
- Swaine, M.D. & J.B. Hall (1986). Forest structure and dynamics. In: G.W. Lawson (Ed.). Plant ecology in West Africa. Systems and processes. p. 47-93. John Wiley & Sons, New York.
- Swaine, M.D. & T.C. Whitmore (1988). On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. Vegetatio 75: 81-86.
- Swaine, M.D., Hall, J.B. & L.J. Alexander (1987a). Tree population dynamics at Kade, Ghana (1968-1982). Journal of Tropical Ecology 3: 331-345.
- Swaine, M.D., Lieberman, D. & F.E. Putz (1987b). The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. Journal of Tropical Ecology 3: 359-366.
- Tagini, B. (1971). La géologie. In: L'atlas de la Côte d'Ivoire. Ministère d'Economie, des Finances et du Plan, Rép. Côte d'Ivoire.
- Tailfer, Y. (1989). La forêt dense d'Afrique centrale. Identification pratique des principaux arbres, Tome I et II. ACCT, CTA, Paris, Wageningen.
- Taylor, C.J. (1960). Syncology and sylviculture in Ghana. Nelson & Sons, London.
- Terborgh, J. (1973). On the notion of favorability in plant ecology. The American Naturalist 107: 481-501.
- Terborgh, J. (1990). Seed and fruit dispersal - commentary. In: K.S. Bawa & M. Hadley (Eds.). Reproductive ecology of tropical forest plants, p. 181-190. Man and the Biosphere Series, vol.7. UNESCO/ The Parthenon Publ. Group, Paris.
- Thaitusa, B. & O. Granger (1979). Climate and the decomposition rate of tropical forest litter. Unasylva 31(126): 28-35.
- Thompson, K. (1977). Why organisms feed on the cores of tropical trees. Biotropica 9: 144.
- Torquebiau, E. (1979). The reiteration of the architectural model. A demographic approach to the tree. DEA Ecologie générale et appliquée, USTL, Montpellier.
- Torquebiau, E. (1981). Analyse architecturale de la forêt de los Tuxtlas (Veracruz), Mexique. Thèse 3ème cycle, Univ. Sciences et technique du LangUEDOC, Montpellier.
- Toumier, J.L. (1953). Les gîtes de scories de fer dans la Basse Côte d'Ivoire. Comptes Rendus du V-ème Réunion du CIAO: 147-148. IFAN-IDERT, Abidjan.
- Trenberth, K.E., Branstrator, G.W. & P.A. Arkin (1988). Origins of the 1988 North American drought. Science 242: 1640-1645.
- Turner, I.M. & R.T. Corlett (1996). The conservation value of small, isolated fragments of low-land tropical rain forest. Trends in Ecology and Evolution 11(8) : 330-333.
- Uhl, C. (1982). Tree dynamics in a species rich terra firme forest in Amazonia, Venezuela. Acta Cienc. Venezolana 33: 72-77.
- Unesco (1973). International classification and mapping of vegetation. Ecology and conservation 6, Unesco, Paris.

- Van der Hout, P. (1999). Reduced impact logging in the tropical rain forest of Guyana. Tropenbos Guyana Series 6, Georgetown.
- Van der Pijl, L. (1969). Principles of dispersal in higher plants. Springer Verlag, Berlin.
- Van Herwaarden, G.J. (1991). Some physical soil properties of a catena in the Tai region (South West Côte d'Ivoire). MAB Unesco/ Dept. Soil Science and Geology, Wageningen University.
- Van Herwaarden, G.J. (1992). Etudes pédologiques de trois sites dans la forêt de Tai. In: A.P. Vooren, W. Schork, W.A. Blokhuis & A.J.C. Spijkerman (Eds.). Compte rendu Séminaire sur l'Aménagement intégré des Forêts denses humides et des Zones agricoles périphériques. p. 59-71. Tropenbos Series 1. La Fondation Tropenbos, Wageningen.
- Van Kekem, A.J. (1984). Légende pour la carte des sols du Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire. Application de la méthode utilisée dans le programme pédologique du MAB. Rapport Projet Tai, Unesco, Paris.
- Van Kekem, A.J. (1986). Tai Biosphere Reserve, Ivory Coast. In: R.F. Breimer, A.J. Van Kekem & H. Van Reuler (Eds.). Guidelines for soil survey and land evaluation in ecological research. p. 105-108. MAB Technical Note 17, Unesco, Paris.
- Van Miegroet, M. (1976). Van bomen en bossen, 2 vol. Wetenschap. Uitgeverij E. Story Scientia, Gand.
- Van Reuler, H. (1996). Nutrient management over extended cropping periods in the shifting cultivation system of south-west Côte d'Ivoire. Doctoral thesis. Wageningen University.
- Van Reuler, H. & B.H. Janssen (1989). Nutritional constraints in secondary vegetation and upland rice in south-west Ivory Coast. In: J. Proctor (Ed.). Mineral nutrients in tropical forest and savanna ecosystems. p. 371-382. Special publication 9, British Ecological Society. Blackwell Scientific Publishers, Oxford.
- Van Reuler, H. & B.H. Janssen (1992). Le rôle des éléments nutritifs dans l'intensification des cultures vivrières dans la région de Tai. In: A.P. Vooren, W.Schork, W.A. Blokhuis & A.J.C. Spijkerman (Eds.). Compte rendu Séminaire sur l'Aménagement intégré des Forêts denses humides et des Zones agricoles périphériques. p. 72-81. Tropenbos Series 1. La Fondation Tropenbos, Wageningen.
- Van Rompaey, R.S.A.R. (1993). Forest gradients in West Africa. A spatial gradient analysis. Doctoral thesis, Wageningen University.
- Van Rompaey, R.S.A.R. (1994). Climat. In: E.P. Riezebos, A.P. Vooren et J.L. Guillaumet (Eds.). Le Parc National de Tai. 1. Synthèse des Connaissances. 2. Bibliographie. p. 42-50. Tropenbos Series 8. La Fondation Tropenbos, Wageningen.
- Van Steenis, C.G.G.J. (1958). Rejuvenation as a factor for judging the status of vegetation types: the biological nomad theory. Actes Colloque de Kandy. p. 212-215. Unesco, Paris.
- Van Valen, L. (1975). Life, death and energy of a tree. Biotropica 7: 259-269.
- Veblen, T.T. (1985). Stand dynamics in Chilean *Notofagus* Forests. In: S.T.A. Pickett & P.S. White (Eds.). The ecology of natural disturbance and patch dynamics. p. 35-51. Academic Press, New York.
- Versteegh, P.J.D. (1974). Assessment of volume characteristics of tropical rain forests on large scale aerial photographs. ITC Journal 1974-3: 330-341.
- Vester, H.F.M. (1997). The trees and the forest. The role of tree architecture in canopy development ; a case study in secondary forests (Aracuara, Colombia). Doctoral thesis, University Amsterdam.
- Vincens, A., Alexandre, A., Bertaux, J., Dechamps, R., Elenga, H., Maley, J., Mariotti, A., Meunier, J.D., Ngutsop, F., Reynaud-Farrera, I., Schwartz, D. & S. Servant-Vildary (1996). Evolution de la forêt tropicale en Afrique équatoriale atlantique durant les 4000 dernières années et héritage sur les paysages végétaux actuels. Résumés du Symposium Dynamique à long terme des Ecosystèmes forestiers inter-tropicaux, pp. 287-289. CNRS - ORSTOM Programme ECOFIT, ORSTOM Bondy.
- Vitousek, P.M. & R.L. Sanford, Jr (1986). Nutrient cycling in moist tropical forest. Annual Review of Ecology and Systematics 17: 137-167.
- Vooren, A.P. (1979). La voûte forestière et sa régénération. Analyse structurelle et numérique d'une toposéquence en Forêt de Tai, Côte-d'Ivoire. Thèse 3ème cycle, Univ. de Wageningen.
- Vooren, A.P. (1985). Patterns in tree and branch-fall in a West African rain forest. Report D 85-05 Dept. of Silviculture, Wageningen University.
- Vooren, A.P. (1986a). Nature and origin of tree and branch-fall in the Tai Forest, Ivory Coast. Netherlands Journal of Agricultural Science 34: 112-116.
- Vooren, A.P. (1986b). Perspectives écologiques pour l'agroforesterie dans la région de Tai. In: M. Maldague, A. Hladik & P. Posso (Eds.). Agroforesterie en zones forestières humides d'Afrique, p. 201-207. Unesco, Paris.

- Vooren, A.P. (1987). Development versus conservation: avoiding a conflict in the Tai region (Ivory Coast). In: C.F. Van Beusekom, C.P. Van Goor & P. Schmidt (Eds.). Wise utilization of tropical rain forest lands. p. 130-137. Tropenbos Scientific Series 1, Tropenbos-MAB Unesco, Ede.
- Vooren, A.P. (1992a). Appropriate buffer zone management strategies for Tai National Park (Côte d'Ivoire). In: H. Puig & H.F. Maître (Eds.). Actes de l'Atelier sur l'Aménagement et la Conservation de l'Ecosystème forestier tropical humide, mars 1990, Cayenne. p. 26-39. FAO, IUFRO, MAB-UNESCO, MAB-France, Nogent-sur-Marne.
- Vooren, A.P. (1992b). Côte d'Ivoire. In: J.A. Sayer, C.S. Harcourt & N.M. Collins (Eds.). The conservation atlas of tropical forests, Africa. p. 133-142. IUCN, WCMC, MacMillan, Basingstoke.
- Vooren, A.P. (1992c). Harvest criteria for tropical forest trees. In: K. Cleaver, M. Munasinghe, M. Dyson, N. Egli, A. Peuker, F. Wencelius (Eds.). Conservation of West and Central African Rainforests. p. 134-140. World Bank Environment Paper 1, The World Bank, Washington D.C.
- Vooren, A.P. (1992d). Dynamique et productivité de l'écosystème forestier dans le Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire. In: A.P. Vooren, W. Schork, W.A. Blokhuis & A.J.C. Spijkerman (Eds.). Compte rendu Séminaire sur l'Aménagement intégré des Forêts denses humides et des Zones agricoles périphériques. p. 88-95. Tropenbos Series 1. La Fondation Tropenbos, Wageningen.
- Vooren, A.P. (1994). Essai d'intégration. In: E.P. Riezebos, A.P. Vooren et J.L. Guillaumet (Eds.). Le Parc National de Tai. 1. Synthèse des Connaissances. 2. Bibliographie. p. 153-155. Tropenbos Series 8. La Fondation Tropenbos, Wageningen.
- Vooren, A.P. (1996). Evolution de la mortalité forestière après exploitation sélective en Forêt des Abeilles (Gabon). Suivi par placettes d'observation permanentes. Rapport Station Biologique de Paimpont/ Université de Rennes-1, France.
- Vooren, A.P. & R.A.A. Oldeman (1980). Sylviculture durable et coupes sélectives en Basse Côte d'Ivoire. Proposition de recherches, octobre 1980. Laboratoire de Sylviculture, Université Agronomique de Wageningen.
- Vooren, A.P. & D.M.J. Offermans (1985). An ultralight aircraft for low-cost, large-scale stereoscopic aerial photographs. *Biotropica* 17: 84-88.
- Vooren, A.P., Schork, W., Blokhuis, W.A. & A.J.C. Spijkerman (Eds.) (1992). Compte rendu Séminaire sur l'Aménagement intégré des Forêts denses humides et des Zones agricoles périphériques, 25-28 février 1991, Abidjan, Côte d'Ivoire. Tropenbos Series 1. Université Agronomique de Wageningen, GTZ, La Fondation Tropenbos, Wageningen.
- Vooren, A.P., Meijerink, G.W. & B.S. van Gemerden (1995). La participation populaire dans la gestion des parcs et réserves naturelles en Afrique tropicale forestière. Tropenbos documents 10. Fondation Tropenbos, Wageningen.
- Voorhoeve, A.G. (1979). Liberian high forest trees. (sec.ed.). Pudoc, Wageningen.
- Wadsworth, F.H. (1983). Production of usable wood from tropical forests. In: F.B. Golley (Ed.). Tropical rain forest ecosystems. Structure and function. p. 279-288. Ecosystems of the World 14A. Elsevier Scient. Publ., Amsterdam.
- Walter, H. (1970). Vegetationszonen und Klima. Ulmer Verlag, Stuttgart.
- Watt, A.S. (1947). Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology* 35: 1-22.
- Webb, L.J., Tracey, J.G. & W.T. Williams (1972). Regeneration and pattern in the sub-tropical rain forest. *Journal of Ecology* 60: 675-695.
- Westoby, J. (1978). Forestry, foresters and society. *New Zealand Journal of Forestry* 23 (1): 64-84.
- Westoby, J. (1987). The purpose of forests. Basil Blackwell, Oxford.
- White, F. (1978). The taxonomy, ecology and chorology of African Ebenaceae. I. The Guineo-Congolian species. *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique* 48: 245-358.
- White, J. (1979). The plant as a metapopulation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 109-145.
- White, J. (1980). Demographic factors in populations of plants. In: O.T. Solbrig (Ed.). Demography and evolution in plant populations. *Botanical Monographs* 15: 21-48. Blackwell Scientific Publishers, Oxford.
- White, J. & J.L. Harper (1970). Correlated changes in plant size and number in plant populations. *Journal of Ecology* 58: 467-485.
- White, L. Jr. (1967). The historical roots of our ecological crisis. *Science* 155 (3767): 1203-1207.
- White, P.S. (1979). Pattern, process and natural disturbance in vegetation. *Botanical Review* 45: 229-299.

- White, P.S. & S.T.A. Pickett (1985). Natural disturbance and patch dynamics: an introduction. In: S.T.A. Pickett & P.S. White (Eds.). *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*, p. 3-13. Academic Press, New York.
- Whitmore, T.C. (1974). Change with time and the role of cyclones in tropical rain forest on Kolombangara, Solomon Islands. Commonwealth Forestry Institute, Paper no. 46, Oxford.
- Whitmore, T.C. (1975). Tropical rain forests of the Far East. Clarendon Press, Oxford.
- Whitmore, T.C. (1978). Gaps in the forest canopy. In: P.B. Tomlinson & M.H. Zimmermann (Eds.). *Tropical trees as living systems*, p. 639-655. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Whitmore, T.C. (1982). On pattern and process in forests. In: I.E. Newman (Ed.). *The plant community as a working mechanism*, p. 45-59. Special publications British Ecological Society no.1. Blackwell Scientific Publishers, Oxford.
- Whitmore, T.C. (1984). Gap size and species richness in tropical rain forests. *Biotropica* 16: 239.
- Whitmore, T.C. (1991). Tropical rain forest dynamics and its implications for management. In: A. Gómez-Pompa, T.C. Whitmore & M. Hadley. *Rain forest regeneration and management. Man and the Biosphere Series*, vol. 6, p. 67-89. Unesco/ Parthenon Publishing Group, Paris/ New Jersey.
- Whittaker, R.H. (1965). Dominance and diversity in land plant communities. *Science* 147: 250-260.
- Whittaker, R.H. (1967). Gradient analysis of vegetation. *Biological Reviews* 42 : 207-264.
- Wierda, A., Veen, A.W.L. & R.W.A. Hutjes (1989). Infiltration at the Tai rain forest (Ivory Coast): measurements and modeling. *Hydrological processes* 3: 371-382.
- Williamson, G.B. (1975). Pattern and serial composition in an old growth beech-maple forest. *Ecology* 56: 727-731.
- Winpenny, J.T. (1992). The economic valuation of tropical forests: its scope and limits. In: F.R. Miller & K.L. Adam. *Wise management of tropical forests. Proceedings of the Oxford conference on tropical forests 1992*. p. 125-138. Oxford Forestry Institute, Oxford.
- Woolhouse, H.W. (1974). Longevity and senescence in plants. *Science Progress Oxford* 61: 123-147.
- World Bank (1990). Forestry Sector Project, Republic of Côte d'Ivoire. Staff appraisal report no. 7421-RCI, Washington DC.
- World Bank (1997). Sustainable participatory energy management project. Report no. 16357-SE/ Urban, Water and Energy 2. April 22, 1997. Staff Appraisal report - Republic of Senegal. The World Bank, Washington DC.
- Wyatt-Smith, J. (1966). Ecological studies on Malayan forests. I. Composition of and dynamic studies in Lowland Evergreen Rain-Forest in two 5-acre Plots in Bukit Lagong and Sungai Menyala Forest Reserve and in two half-acre Plots in Sungai Menyala Forest Reserve, 1947-59. Forest Department Malaya, Forest Research Institute Research Pamphlet 52.
- Yasman, I. (1995). Dipterocarpaceae : tree-mycorrhizae-seedling connections. Doctoral thesis, Wageningen University, Netherlands.
- Yoneda, T. (1975). Studies on the rate of decay of wood litter on the forest floor II. Dry weight loss and CO₂ evolution of decaying wood. *Japanese Journal of Ecology* 25: 132-139.
- Yoneda, T. (1982). Studies on the rate of decay of wood litter on the forest floor (IV). Turnover of live and dead woody organs in forest ecosystems. An assessment based on the changes in the frequency distribution of their diameter. *Japanese Journal of Ecology* 32: 333-364.
- Yoneda, T., Tamin, R. & K. Ogino (1984). Accumulation and decomposition of litter on the forest floor. In: K. Ogino (Ed.). *Forest ecology and flora of Gunung Gadut, West Sumatra (1980-1984)*, p. 38-48. Sumatra Nature Study (Botany), Kyoto.
- Zednik, F. (1939). Über den Aufbau des Urwaldes der gemässigten Zone. *Zeitschrift für Weltforstwirtschaft* 6: 215-229.
- Zimmermann, M.H. (1983). Xylem structure and the ascent of sap. Springer Verlag, Berlin.
- Zimmermann, M.H. & C.L. Brown (1971). Trees structure and function. Springer Verlag, Berlin.
- Zivnuska, J.A. (1966). The integration of forest development plans and national development plans. How to make the forestry case at the national level. *Proceedings of the VIth World Forestry Congress*, p. 557-566, Madrid.

SAMENVATTING

- INTRODUCTIE VAN DE BIONOMIE IN HET BEHEER VAN TROPISCHE REGENBOSSEN -

1. Tropische regenbossen zijn levensgemeenschappen van planten en dieren gekenmerkt door een zeer hoge graad van diversiteit aan soorten en levensvormen die derhalve voor de mens een belangrijke natuurlijke hulpbron vormen. Behalve een grote verscheidenheid aan nuttige produkten, is pas de afgelopen decennia een volledig bewustzijn ontstaan over de elementaire rol die deze bossen vervullen binnen de klimaatregulatie op aarde en de instandhouding van de genetische diversiteit. Op grote schaal uitgevoerde houtkap en omvorming tot landbouwgronden hebben tot een belangrijk areaalverlies geleid. In de loop van dit proces is van een primair gebruik op basis van kortstondig winstbejag en vermeende onuitputtelijkheid overgeschakeld op een rudimentair gebruik voor de dekking van de eerste levensbehoeften van een explosief groeiende bevolking met een snel toenemende graad van verstedelijking.
2. De economische overwegingen die aanleiding hebben gegeven tot deze ontwikkelingspatronen vormen echter niet meer de aangewezen basis waarop een duurzaam beheer van tropische regenbossen kan worden gevestigd. Het besef is gerezen dat een duurzame ontwikkeling alleen gestalte kan krijgen door inachtnname van een optredende mate van uitputting van bestaande natuurlijke hulpbronnen en een streven naar gebruikmaking van nieuwe energiebronnen en die biologische grondstoffen die op basis van een duurzaam voorraadbeheer een mogelijkheid tot hernieuwbare oogst verschaffen. Daartoe zal binnen een te ontwikkelen ecosysteembeheer van tropische bossen in eerste instantie aandacht besteed moeten worden aan de eisen van de bionomie, die binnen dit onderzoek wordt ingeleid als de leer die de grenzen aangeeft waarbinnen een vorm van gebruik mogelijk is zonder de bestaansvooraarden van het biologisch systeem in gevaar te brengen.

Voorts dient aandacht besteed te worden aan een duidelijke afstemming van de functies en de waarden van een bos, zodat een evenwichtig gebruik als biologisch produktiemiddel voor de locale, nationale en internationale gemeenschap gestalte kan krijgen, zonder de, vooralsnog, niet te gelde gemaakte waarden van ecologische buffer en natuurmonument te veronachtzamen. De opbrengsten verkregen uit de duurzame oogst van hoogwaardige houtsoorten kunnen daarvoor een basis vormen, mits deze uitgevoerd wordt met respect voor instandhouding van de opgebouwde soortensamenstelling en bosmatrix en het verjongingspotentieel van de te benutten boomsoorten. Daarvoor wordt een oogstdrempel voorgesteld die in overeenkomst is met de afstervingskenmerken van bomen uit het kronendak, zodat de verjongingsmogelijkheden van die soorten via een volledig volbrachte

zaadproductie zijn gewaarborgd en de frequentie en ruimtelijke verdeling van de optredende openingen bij natuurlijke afsterving van kronendakexemplaren worden gerespecteerd. Dit afstervingspatroon wordt namelijk niet meer zozeer als een verstoring opgevat in de vegetatieontwikkeling dan wel als een drijvende kracht in de bosverjongingscyclus en een belangrijke bepalende factor in de boomsoortensamenstelling.

3. Bij een dusdanige vorm van gebruik kunnen tropische regenbossen worden beschouwd als een vernieuwbare hulpbron, in tegenstelling tot vigerende economische opvattingen die het als een onvernieuwbare of slechts gedeeltelijk vernieuwbare hulpbron aanmerken. Dit economisch gezichtspunt wordt echter niet gestaafd door de huidige gegevens over de plaatsvindende natuurlijke verjonging van tropische regenbossen via het brede scala van soorten die onder de specifieke omstandigheden van de bij de val van dode bomen optredende kleinschalige openingen het bos regenereren. Indien juist wordt ingespeeld op het regeneratiepotentieel van die kronendaksoorten die in staat zijn zich te verjongen in de bij sterfte optredende openingen, waartoe ondermeer de waardehoutsoorten van de Mahonies gerekend worden, kan door een afstemming van de boomoogst op de optredende afstervingspatronen hun aandeel in de kronendaksamenstelling worden gewaarborgd. Zolang dit echter nog niet proefondervindelijk of in de praktijk is toegepast en aangeleerd, moet het als een werkhypothese worden gehanteerd.

4. Onderzoek naar de grenswaarden van duurzaam gebruik van tropische regenbossen is uitgevoerd in Ivoorkust. Een nog onaangestast restant van het Westafrikaanse regenbosareaal binnen het Nationale Park van Taï biedt hier mogelijkheden om de natuurlijke processen van bosontwikkeling en -dynamiek te bestuderen. Daarbij is voornamelijk gericht op een bestudering van de optredende variaties in bossamenstelling, opgebouwde bosmatrix en -architectuur langs de hellingen in het overwegend glooiende landschapspatroon. Voorts is de bosdynamiek met de daarbij optredende openingen in het kronendak onderzocht via bestudering van de in de tijd plaatsvindende afstervingsprocessen van bomen uit het kronendak en de mogelijkheden om afstervende exemplaren vanuit de lucht te herkennen op grootschalige luchtfoto's. Gegevens over bossamenstelling en bosdynamiek zijn afkomstig van een tweetal proefperken, één van 7 hectaren, daterend uit 1977, langs een flauwe helling in het midden van een onderafstroomgebied van de Cavally en een tweede van 10 hectaren, uitgezet in 1981, op een beduidend steilere helling aan de rand van dit bekken.

De regenval heeft een bimodaal karakter met een korte en lange droge tijd die in extreem droge jaren een totaalduur van 5 à 6 maanden benadert. Dit betekent dat het ecosysteem zich hier in stand houdt op de rand van de regenvalverdelingen die de natte tropische bosformaties kenmerken. De duur van de voor de vegetatie optredende droogte is bepaald aan de hand van glijdende 30 dagstotalen in de regenval, waarbij een periode met minder dan 60 mm regenval als droog wordt

aangemerkt, d.w.z. waarbij voor de vegetatie een tekort aan bodemvocht optreedt. De gemiddelde evapotranspiratie van de vegetatie is in het gebied op 100 mm vastgesteld voor een periode van 30 dagen. De optredende variaties in veldcapaciteit van de bodems, die men in een zogenaamde toposequentie langs een helling aantreft, spelen hierdoor een grote rol in de bepaling van het voorkomen van verschillende bostypen. De rol van het vochtvasthoudend vermogen van de bodems en de verschillende drainagepatronen, overwegend verticaal drainerende bodems op de top van de helling met een relatief lage veldcapaciteit door het hoge percentage grind, lateraal en oppervlakkig afwaterende bodems met een hogere veldcapaciteit op het midden van de helling en een periodiek stagnerende afwatering met hydromorfe bodems in de valleien, zijn bepalend voor het voorkomende bostype. Verschillen in beschikbare hoeveelheden nutriënten spelen hierbij slechts een secundaire rol, aangezien boomvormige vegetatie in staat is om voedingsstoffen vanuit grote diepte omhoog te brengen of direct in het strooisel te vergaren en over een aanzienlijke opslagcapaciteit in het hout beschikt.

5. Boomsoorten die een relatief hoge droogteresistentie vertonen komen voornamelijk in het landschap voor op de toppen van de hellingen, zodat zich daar een bostype ontwikkelt dat nauwe affiniteit vertoont met de halfloofverliezende bosformaties uit drogere streken. Bodemvocht en regenval kunnen zich echter compenseren, zodat de altijdgroene bosformaties uit de kuststreken en het directe achterland zich hier kunnen handhaven op het onderste gedeelte van de hellingen. Binnen het bestudeerde afstroomgebied van een zijrivier van de Cavally bestaat er een duidelijke tendens dat halfloofverliezende soorten in grotere aantallen voorkomen aan de rand van het bekken en soorten kenmerkend voor de altijdgroene bosformatie talrijker zijn in de kom. Het is echter onjuist om deze optredende soortenverspreiding alleen voor te stellen als zonale banden die gelijke trend houden met de hoogtelijnen. Plaatselijk kunnen soorten namelijk in clusters aangetroffen worden, waarbij voor de soorten, die slechts geringe afmetingen bereiken (< 25 m hoog) en in de onderste compartimenten van het kronendak voorkomen, deze pleksgewijze verspreiding grote groepen omvat en gerelateerd kan worden aan een beperkte zaadverspreiding of vegetatieve verjongingswijzen. Bij de kronendaksoorten van grotere afmetingen komen clusters van enkele exemplaren voor, die ontstaan door een gelijktijdige vestiging in de door dood hout gecreëerde valgaten.

De bosarchitectuur is bestudeerd aan de hand van drie bosprofielen die zijn opgenomen in de kenmerkende landschapsposities top, midden van de helling en vallei. Het bostype rond de toppen bereikt een hoogte van ongeveer 55 meter en is opgebouwd uit twee duidelijk te onderscheiden kronendakcompartimenten, waarbij de emergenten relatief nauwe, omgekeerd kegelvormige kronen opbouwen. Bossen op het midden van de helling vormen een duidelijk lagere bosmatrix van circa 45 m hoogte, maar zijn gekenmerkt door bomen met enorme parasolvormige kronen die tot 50 m breedte kunnen overspannen. De verticale sluiting van dit bostype is

aanzienlijk beter, maar de lagere bosmatrix beperkt de opgebouwde biomassa die ruw geschat kan worden in T/ha door de bereikte boshoogte met een factor 10 te vermenigvuldigen. Bossen in de niet permanent overstroomde valleibodem bereiken slechts een boshoogte van circa 35 meter en worden gekenmerkt door diepe boomkronen die ontstaan door onderschepping van de laterale lichtinval vanuit de open waterloop en moerassige laagten.

Op basis van deze profieltekeningen en aanvullende observaties is een bosmodel van een toposequentie opgesteld wat aangeeft waar de beste ontplooiingsmogelijkheden voorkomen voor de grootste bomen. Diepe open gronden met een goede vochtvoorziening, zoals voorkomend direct onder de top van de helling, op het midden van de helling en aan de onderkant op de grens van de overgang naar de vallei, vormen daarvoor de meest geschikte standplaatsen. Ze worden gekenmerkt door een overgang van het convexe hellingprofiel in een concave vorm, waarbij de lokale opduiking in de laterale ondergrondse waterverplaatsing een goede vochtvoorziening garandeert.

De relatie tussen bosarchitectuur, boomsoortendiversiteit en opgebouwde biomassa wordt duidelijk in aanschouwing van de optredende veranderingen in deze bos-karakteristieken langs een helling. Een beter ontwikkelde bosmatrix schept ruimte voor een groter aantal boomsoorten die zich bovendien in een dichter standverband bevinden en daardoor een grotere biomassa kunnen opbouwen. Dit dichtere standverband wordt daarenboven gerealiseerd door een verandering in de boomarchitectuur met een kleinere kroonontwikkeling van de emergenten, die voornamelijk rond de toppen van de hellingen vertegenwoordigd worden door soorten die zich volgens het groeimodel van Rauh ontwikkelen. Op de hellingen zijn grote bomen voornamelijk vertegenwoordigd door soorten die een wijde kroon ontplooien volgens het groeimodel van Troll. De verschillen in groeiuitingen bij de soorten die zich aldus laten onderscheiden kunnen gezien worden als aanpassingen aan optredende veranderingen in klimaatfactoren, temperatuur en lichtperiodiciteiten, variaties in vocht en nutrientaanbod en hiermee gepaard gaande verschuivingen in groei interacties.

De groeikracht van bomen wordt doorgaans gerelateerd aan de diameteraanwas, maar de naukeurigheid van deze maatstaf is vanuit een fysiologische gezichtspunt gering en zou vervangen kunnen worden door een meting van het deel van de oppervlakte van een stamschijf dat nog actief is bij het watertransport. Daarbij zou dan tevens onderscheid gemaakt moeten worden tussen boomsoorten die een in kern- en spinthout gedifferentieerde houtcylinder opbouwen en zogenaamde spinthoutbomen waarbij dit onderscheid afwezig is.

6. De kroniek van de optredende sterfte van bomen uit het kronendak, opgesteld aan de hand van opnamen in zesmaandelijkse perioden gedurende drie jaar, geeft een relatief laag jaarlijks sterftecpercentage weer van 0,6 %. Bij een herhaalde

opname na 4½ jaar in het perceel daterend uit 1977 werd een jaarlijkse sterfte van 0,9 % geconstateerd. De gehanteerde diameterondergrens in de opnamen heeft een duidelijke invloed op de gevonden sterftecyclen en bij het optrekken van deze grens komt een relatief groter aandeel van de gemeten boompopulatie bij de emergenten of "overstaanders" terecht die van lange levensduren getuigen. Genoemde mortaliteitspercentages kunnen dus alleen een goede graadmeter voor de bosdynamiek vormen indien ze gekoppeld zijn aan informaties over de aanwezige aantallen bomen uit de verschillende kronendakcompartimenten. Lange meetperioden zijn voorts vereist om een betrouwbaar beeld te verkrijgen van de bosdynamiek.

Aan de hand van een studie naar de verschillende wijzen waarop bomen afsterven en neerkomen is duidelijk geworden dat ontwortelingen voornamelijk optreden door bodemerosieverschijnselen, die echter weinig vat schijnen te hebben op de grootste bomen. Deze vertonen een langzaam afstervingspatroon met progressief voorschrijdend takverlies en een langzaam verval van de resterende stam, waarbij rot aan de basis de meest voorkomende uiteindelijke aftakelingsvorm is. Stambreuk is duidelijk gerelateerd aan een snelle fase van overwegende hoogtegroei door het dichte kronendakcompartiment, waardoor stormgevoeligheid optreedt. Takbreuk is frequent bij aftakelende overstaanders en bij relatief kleine bomen uit de onderste kronendakcompartimenten die getroffen worden door vallend hout. Twee van de drie voorkomende sterfgevallen kunnen echter gerelateerd worden aan verouderingsprocessen.

Binnen de ruimtelijke verdeling van optredende sterfte kan een onderscheid worden gemaakt in patronen die gerelateerd zijn aan de hellingverschijnselen via veranderingen in bossamenstelling, drainagepatronen en erosieintensiteiten, en een in clustervorm optredende mortaliteit bij kleine groepen bomen. De geconstateerde 33% ontwortelingen geconcentreerd langs de waterloop en op de zandige gronden aan de onderkant van de helling zijn voornamelijk verantwoordelijk voor zonale sterfepatronen. Mortaliteit in clusters komt tot uiting door het neerkomen, of in de val meesleuren, van meerdere exemplaren en door groepsgewijze sterfte via blootstelling aan veranderende microklimaatomstandigheden bij het verdwijnen van een eerste exemplaar.

Seizoensgebonden verschillen in boom- en takval kunnen gerelateerd worden aan verschillen in regenvaard, waarbij een toename optreedt bij de overgang van droge naar natte periode. Dag en nacht ritmes in temperatuur en vochtigheidsgraad en de veranderingen bij de in het bos heersende verticale gradiënten geven aanleiding tot het optreden van tijdsgebonden pieken in vallend dood hout. Krimp en zwel van levende takken en stammen door turgorverlies overdag en rehydratatie 's nachts kunnen voorts aanleiding geven tot interne spanningen tussen levende en dode delen van een houtlichaam.

7. Na inzicht verkregen te hebben in de ecosysteem relaties van de bomen uit het kronendak en de optredende mortaliteitspatronen, wordt een nader onderzoek besproken van de optredende verouderings- en afstervingskenmerken bij twee daarin frequent voorkomende karakteristieke boomsoorten. Hiervoor zijn kroonontwikkelingsreeksen opgesteld voor de soorten *Piptadeniastrum africanum*, een van de meest karakteristieke emergent soorten uit het Afrikaanse regenbos, die met zeer wijdgespreide kronen grote delen van het bos overkoepeld, en *Pycnanthus angolensis*, die met kortuitstaande takkransen in kleine openingen van het kronendak tot 35 m hoog opgroeit.

Voor de verkrijging van luchtfoto's van deze twee soorten is in samenwerking met de vakgroep Landmeetkunde van de Landbouwuniversiteit een luchtfototechniek ontwikkeld met gebruikmaking van een ultralicht vliegtuig uitgerust met een Hasselblad camera en een electronische intervalregelaar. Deze apparatuur en de daarmee te realiseren mogelijkheden voor luchtfotografie boven tropisch regenbos zijn eerder besproken door Vooren en Offermans (1985). Beperkte navigatiemiddelen en de drift gevoeligheid van het ultralichte vliegtuig hebben verhinderd dat een totale luchtfotobedekking van de onderzochte proefperken is gerealiseerd. De opnamen van boomkronen op een schaal van ongeveer 1 : 1000 van de twee onderzochte soorten zijn uitgevoerd in het bos rond de 2 hectaren opening van het meteoveld, dat tevens als start en landingsbaan fungeerde.

Van *Piptadeniastrum* zijn in totaal 65 exemplaren bestudeerd waarvan de kroonontwikkeling bij 9 individuen in infrarood en panchromatische luchtopnamen zijn vastgelegd. De boom groeit op volgens het model van Troll, waarin de stam wordt opgebouwd door samengroei van de basale segmenten van zich verder zijwaarts ontplooïnde takken. De boomvorm blijft in de jeugdfase slank met een steile takstand door het beperkte lichtaanbod in bosverband en ontwikkelt pas een eerste wijdere kroon na het bereiken van een hoogte van 10 à 15 m waar een verhoogd lichtaanbod een eerste zijwaartse expansie induceert. Voortgezette hoogtegroei gestimuleerd door lichtconcurrentie in een goed ontwikkelde bosmatrix geeft aanleiding tot een tweede expansieniveau bij het bereiken van het kronendak. De zich dan wijder ontwikkelende kroon overschaduwde de eerder opgebouwde loofmassa's die atrofieën.

De ontwikkelde deelkronen en -kroontjes in de volgroeide boom gaan zich aftekenen door het onstaan van collaterale ruimten tussen deze loofmassa's. Dit fenomeen werd eerder aangeduid door Jacobs (1955) en Ng (1977) als kroonschuheid en ontstaat waarschijnlijk bij een boom die een grenswaarde benadert binnen zijn wateropname en -transportcapaciteiten en de daardoor merkbare negatieve invloed die de onstane bladademruimten, een met waterdamp verzadigd luchtvolume die bladeren en loofconcentraties omgeeft, uitoefenen op de transpiratiemogelijkheden en ontwikkelingskanzen van nieuw loof in deze ruimten. Het totale loofoppervlak schreidt daardoor terug en op plaatsen binnen de

kroon waar een nieuwe lichtinval optreedt kunnen zich op een lager niveau op de hoofdtakken, die aldus ingekorte waterbanen vertegenwoordigen, deelkroontjes ontwikkelen. Deze afname en terugschreiding van het loof vanuit de uiterste posities in de waterbanen naar inferieure posities binnen de kroon is een duidelijk kenmerk van een optredende geleidelijke atrofieëring en uitdroging van de boom.

Dit proces kan op luchtfoto's worden waargenomen bij exemplaren die in verschillende ontwikkelingstadia verkeren door een afname van het loofoppervlak binnen de kroon en een toename in open ruimten. De complexe begrenzing van loof en open ruimten, die op fractale geometrische patronen lijken, maakt een bepaling van de ingenomen oppervlakten op luchtfoto's moeilijk. In plaats van een kwantificering van oppervlakten is derhalve gewerkt met een beschouwing van luchtfoto's als reeds gekwantificeerde documenten door de opgetreden zwartingsgraad van negatiefen door depositie van zilverzouten op het door licht gepolariseerde filmmateriaal. Door opnieuw belichting door een diapositief heen kan de hoeveelheid doorgelaten licht gemeten worden met een lichtmeter en dit levert een maat op van kroonaftakeling. Vanuit de lucht gefotografeerde bomen kunnen aldus gerangschikt worden naar verouderingsstadium.

Voor *Pycnanthus*, die een etagevormige kroonopbouw heeft, is een ander verouderingskenmerk aangetoond. De boomontwikkeling van deze soort verloopt volgens het groeimodel van Massart en de uit een eindknop ontwikkelde stam en takkransen vertonen een ritmische groei. De verklaring voor dit optredende groeiritme moet waarschijnlijk gezocht worden in een periodiek optredend watertekort van de eindknoppen. De hoge resistentie van watertransport in de waterbanen en het naijlen van de secundaire diktegroeï bij de strekkingsgroeï zou aanleiding kunnen geven tot een periodieke waterstress.

Bij vrije stand of een hoog lichtaanbod in bosverband ontwikkelt de boom lange takken die echter door uitgestelde secundaire diktegroeï gaan afhangen en de boom zodoende een treurvorm geven. Onder beperkte en uniforme lichtomstandigheden in bosverband groeit de boom echter met kransen van korte takken op en vormt een rechte stam die maximaal 40 m hoog kan worden. Bij voldoende lichtaanbod worden, op de meest gunstig geëxposeerde takken, opgerichte modelvormige kransen ontwikkeld die een herhaling van het groeimodel laten zien. De takuiteinden waarop zich deze structuren oprichten sterven af en het basale deel neemt in dikte toe. Dit verschijnsel treedt frequenter op bij bomen die in hoogtegroeï stagneren door het bereiken van de maximale ontwikkelingscapaciteit in watertransport mogelijkheden. De door de eindknop gemonopoliseerde hoogtegroeï geeft dan ruimte aan een meer diffuse groei van de secundaire kransen. Die gaan echter, volgens een overeenkomstige fysiologische deregulering als voor *Piptadenium* is beschreven, afsterven, waarbij de perifere structuren met de langste waterbanen wederom het eerst atrofieren. Deze verschijnselen zijn op luchtfoto's waarneembaar via de overgang van een door de eindknop

gemonopoliseerde hoogtegroei met één duidelijk waarneembare primaire kransstand van de takken naar een diffuse groei van de vele secundaire kranzen binnen de kroon. Deze soort is echter door gedeeltelijke overschaduwing door hogere buurbomen niet altijd vrij observerbaar en de mogelijkheden van herkenning op luchtopnamen van alle aanwezige exemplaren worden daardoor bemoeilijkt.

Bij een vergelijking van de bij deze twee soorten optredende groeipatronen kan de vertakkingswijze gerelateerd worden aan de watertransportcapaciteiten van het secundaire xyleem. *Piptadeniastrum* heeft een houtanatomische opbouw met zwak ringporig hout, grote vaatdiameters en paratracheaal parenchym die via een lage resistentie bij het watertransport langere waterbanen kan ontwikkelen en een zeer vertakte kroonopbouw kan realiseren. Takorders tot 8 en hoger kunnen aldus aangetroffen worden. *Pycnanthus* heeft verspreidporig hout met een geringer aantal vaten en geen vaatstandig parenchym. Het watertransport ondervindt derhalve een hogere resistentie, hetgeen de vertakkingsmogelijkheden beperkt. De rechtopgaande hoofdstam met korte takken in kransstand dringt een vergelijking op met naaldbomen die een overeenkomstige nestvormige kroonstructuur ontwikkelen na het wegeven van de hoogtegroei uit de hoofdas.

8. In de eindconclusie worden de mogelijkheden van de introductie van de bionomische benadering voor ecosysteembeheer van tropische regenbossen voor de houtproductie nader beschouwd. Daarvoor zijn de naar voren getreden hoofdregels voor bosgebruik vanuit het onderzoek naar de bossamenstelling, architectuur en dynamiek nogmaals weergegeven en worden de mogelijkheden besproken van herkenning van afstervende bomen vanuit de lucht en vanaf de grond. Bij de laatste methode treedt echter de beperking op dat openingen in het bladerdek van overstaanders overschat worden door de optische effecten van de lichtbreking bij het door nauwe openingen invallende licht. Het effect van kroonschuweid binnen een boomkroon wordt zodoende bij grondwaarnemingen altijd in sterkere mate waargenomen dan het zich uiteindelijk op luchtfoto's laat meten. Fotografie vanaf de grond van kronen van grote bomen is niet te realiseren door de storende aanwezigheid van bomen uit het onderhout en het verkrijgen van een totaalbeeld wordt onmogelijk gemaakt door de centrale plaats van de stam. Luchtobservaties bieden daartoe veel betere mogelijkheden, zoals bij de twee onderzochte soorten is aangetoond, en maken bovendien de detectie van zeer verspreid voorkomende afstervende exemplaren mogelijk.

De koppeling van deze luchtwaaarnemingen aan luchtrechtport van stamhout zou optredende exploitatieschade aan bossen aanzienlijk kunnen terugdringen, maar de hoge kostenaspecten verhinderen vooralsnog het operationeel worden van deze techniek in andere situaties dan die van gebergtebossen en archipels. Zolang houtoogst nog niet gerealiseerd kan worden met inachtneming van alle bionomische aspecten, biedt uitstel en conservatie een alternatieve vorm van voorraadbeheer.

SUMMARY

- INTRODUCTION OF BIONOMICS IN TROPICAL RAIN FOREST MANAGEMENT -

1. Tropical rain forests are communities of plants and animals characterised by a very high degree of diversity in species and life forms which thereby represent an important natural resource for mankind. Beside the great diversity of useful products, it was only during the last decades that a clear understanding arose about the elementary role these forests fulfil in the global climate regulation and the upkeep of the genetic pool. Large scale timber exploitation and conversion into agricultural lands have led to an important loss of area. In the course of this process, a change occurred from a primary use on basis of short term profits and usurpation of supposed unlimited stocks to a rudimentary use for the insurance of the basic needs of an explosively growing human population with a sharply increasing degree of urbanisation.
2. The economic reasoning that paved the way for these developmental patterns can no longer be thought to constitute the best indicated route to follow for the settlement of sustainable management practices in tropical rain forests. The awareness has arisen that sustainable development can only be nurtured by taking into account the degree of usurpation of the existing natural resources and by aiming at the use of alternative energy sources and those biological resources that can be managed in a sustainable way on basis of their potential to serve as renewable stocks. For the development of ecosystem management practices in tropical rain forests, attention needs therefore be given to the rules of bionomics, introduced in this study as the science that defines thresholds in the kinds of use of a biological system, that are made possible without endangering the conditions for its existence.

Further attention should be given to a clear determination of the functions and values of a tropical forest, so as to give shape to a balanced use as a biological production means for local, national and international communities, without neglecting its not yet monetized values as ecological buffer and wildlife sanctuary. The revenues obtained from a sustained yield of good priced commercial timbers may constitute the basis for this, if harvest practices are conducted with respect for the conservation of the built-up species diversity and forest matrix and with the aim to keep-up the regeneration potential of the commercialised species. For these aspects a harvest threshold is proposed that is adjusted to the die-back aspects exhibited by ageing trees in the forest canopy. The regeneration potential of the species are hence secured by a completed life cycle as seed producer and the frequency and spatial distribution of canopy openings are respected which occur by natural tree falls. The mortality patterns are not so much considered as distur-

bances in the course of vegetation establishment but as triggering events of the forest rejuvenation cycle and the main determining factor in tree species composition.

3. By refraining to such forms of highly restricted use, tropical rain forests may be considered as renewable resources, in spite of acting recommendations in classic economics advocating that these forests are merely to be considered as not renewable or only partly renewable resources. This economical point of view is not supported by the current available data on the regeneration capacities of tropical rain forests by their broad array of tropical tree species capable to colonise and close small canopy openings which occur by wind-throw or other tree fall events. If harvest practices can be matched to mimic natural mortality patterns, then the regeneration capacities of those rain forest tree species that can colonise canopy gaps after tree fall, amongst which the good priced commercial timbers of African Mahoganies, can be used to ascertain their frequencies in the tree species composition of the forest canopy. As long as this has not been proven experimentally or in practice, it should however be considered a working hypothesis.

4. Studies of the thresholds in sustainable use of tropical rain forest have been conducted in the Ivory Coast. An undisturbed relict of the West-African rain forest belt, preserved in the Taï National Park, provides possibilities to study natural processes of forest dynamics and growth. The main focus was on occurring variations in forest composition, matrix and architecture along slopes in the undulating landscape. Further studies were made of forest dynamics and the occurring patterns of canopy openings by tree mortality and the conspicuous ageing features of canopy tree species with their potential of detection on large-scale aerial photographs. Data on forest composition and dynamics were collected in two forest plots, one of 7 hectares established in 1977, covering a gentle slope in the middle of a watershed of a first order tributary of the Cavally River, and another of 10 hectares, established in 1981, on a steeper slope near the border of the same basin.

Rainfall shows a bimodal annual distribution with a short and a main dry season which may attain a total duration of 5 to 6 months in exceptionally dry years. This defies the normally required rainfall conditions for evergreen rain forest formations. The significant duration of the dry period for the forest vegetation has been established by the use of moving 30-day rainfall amounts. A period with less than 60 mm rainfall has been indicated as dry, in the sense that soil water storage falls short of vegetation uptake. The mean 30-day evapotranspiration of the forest vegetation has been determined to amount to 100 mm in this area. The variations in field capacity of the soils, that occur in a topographical sequence or soil catena, are therefore a determining factor in the distribution of different forest types. The water storage capacity of the soils and the local drainage patterns, predominantly vertically drained on top of the hill with a relative low storage capacity by high

amounts of gravel, laterally drained in the middle of the slope and higher field capacity with saturation overland flow down slope, and seasonally flooded and waterlogged soils in the valley bottom, are determining elements in the distribution patterns of forest types. Differences in the available amounts of soil nutrients are only of minor importance, since tree vegetation has a high storage capacity in its woody parts and is capable to take up nutrients deep down in the soil from weathering bedrock and more directly from the litter and woody debris layer on the forest floor.

5. Tree species showing a relatively high drought resistance occur in this undulating landscape predominantly on top of the hills and built-up a forest type of close affinity with semi-deciduous forest formations from drier northern regions. Soil moisture may compensate for rainfall and allows down slope the occurrence of a perhumid forest type with species typical for the coastal regions and the hinterland. A clear tendency exists in this watershed of a first order tributary of the Cavally River toward an occurrence of higher numbers of semi-deciduous tree species on the summits in the water divide and species typical for perhumid formations to be more numerous in the fond of the bowl-shaped basin. It is however not appealing to claim a species distribution which is strictly zoned and follows contour lines in a drainage basin. Locally, species may appear in clusters which attain relatively large sizes for the tree species of the lowest canopy compartment (< 25 m in height) and this distribution pattern can be related to short distance seed dispersal or vegetative regeneration processes. Canopy species attaining large sizes occur in smaller clusters of a few grouped individuals, which pattern can be related to gap colonisation processes.

Forest architecture has been studied by means of three forest profiles that have been established in the typical landscape positions near the top of the hill, in the middle slope section and near the valley bottom. The forest type that occurs around the top of the hill reaches a height of 55 m and is built-up by two distinctly separated canopy compartments with top canopy trees exhibiting relatively narrow reversed cone-shaped crowns. Forest in the middle of the slope constitutes a lower vegetation matrix of about 45 m high, but contains trees with enormous umbrella shaped crowns that may span 50 m. The vertical closure of this forest type is better accomplished, but a lower vegetation matrix implies less biomass, that can be roughly estimated in metric tons per hectare by multiplication of the attained mean forest height with a factor 10. Forest types in not permanently flooded parts of the valley bottom attain only 35 m and show deep crowns by interception of the lateral light component in provenance from the open water coarse and swamp areas.

On the basis of the forest profiles and some additional observations, a schematic forest model has been constructed in a topographical sequence that indicates the best positions to allow growth and development of the largest forest trees. Deep, well structured soils with an optimum water supply, that occur just below the

summit boulder, in the middle slope section and down slope at the border of the valley bottom, procure the best sites for stand development. In the slope profile, these sites occur in the bend from a convex terrain form toward a concave slope profile which provokes an upsurge in the subsurface groundwater flow and thereby assures a good water supply.

The relation between forest architecture, species diversity and accumulated biomass is revealed through observation of the changes that occur in these forest characteristics on a slope. A vertically better extended forest matrix creates space for a higher number of tree species which, moreover, attain a higher stand density and thereby accumulate an important biomass. A high stand density can be obtained through a change in shape of the upper tree crowns, which show a relatively small crown extension for emergent species, that are predominantly represented around the summit boulder by species that exhibit the growth model of Rauh. In the middle slope section, emergent trees develop wide spreading crowns according to the growth model of Troll. These differences in growth expression of the tree species that can be distinguished by their crown architecture can be interpreted as functional adaptations to changing climatic factors, temperature and light regimes, changes in soil water and nutrient availability and herewith occurring changes in growth interactions.

The growth performance of trees is currently assessed by diameter increment, but the accuracy of this growth parameter is rather weak from a plant physiological point of view and might be substituted by measuring the surface of the stem section that is still actively involved in vascular transport. By use of such a growth parameter, a difference should be made between tree species that show a differentiation of their woody cylinder in heartwood and sapwood sections and the so-called sapwood trees that lack such a differentiation.

6. A chronicle of the occurring tree mortality in the forest canopy, established by six month surveys during a period of three years, reveals a relatively low mortality rate of 0.6 %. Through a repeated inventory after 4½ years of a forest plot established in 1977, an annual mortality of 0.9 % was calculated. The used inferior diameter limit in tree vegetation surveys has a pronounced effect on the obtained mortality rates and a raise of this diameter limit makes that a relatively high proportion of the survey population is made up by emergent trees that show a long life expectancy. Hence, mortality rates can only be considered appropriate parameters for forest dynamics, if information is provided on the numbers of trees from the different canopy compartments involved in the survey. Long survey periods are further required to obtain reliable figures on forest dynamics.

By means of a study on the different modes by which trees die-off and fall down, it became clear that uprooting is principally caused by soil erosion processes, which does not seem to affect full grown emergent trees. These show slowly progressing

die-back patterns with subsequent loss of major branches and slow disintegration of the remaining stem. Wood rot at the stem base is the most frequently occurring triggering event for tree fall. Breakage of the main stem is liable to occur in specimens that are in a phase of accelerated height growth through the dense canopy compartment and thereby become sensitive to storm damage. Branch fall is frequently occurring in senescent emergent trees and in small trees out of the lowest canopy compartment that are hit by fallen parts of taller trees. Two out of three mortality cases can however be related to die-back processes.

The spatial distribution of occurring tree mortality shows distinct patterns that can either be related to slope effects with changes in forest composition, drainage patterns and erosion intensity, or to clustered mortality of trees in small patches. The occurring 33% of uprooting, concentrated along the water coarse and on the sandy soils at the bottom of the slope, are mainly responsible for the observed zoned mortality patterns. Clustered mortality appears through the simultaneous fall, or downing, of multiple specimens and through subsequent mortality in small groups of trees that were exposed to a change in micro-climatic conditions after the initial fall of one big tree.

Seasonal patterns in tree and branch fall, with peaks after the change from dry to wet season, can be related to an increase in rainfall intensity. Day and night rhythms in temperature changes and atmospheric moisture contents and their diurnal march in vertical gradient patterns through the forest vegetation can be held responsible for the occurrence of hourly peaks in the fall of dead wood. Shrinking and swelling of woody parts in a tree by changes in their degree of hydration through diurnal variation in transpiration processes can further be held responsible for occurring tensions in dead and living stem and branch wood.

7. After explaining ecosystem relationships between forest canopy trees and the, at this level, occurring mortality patterns, a more detailed study is reported on the ageing and die-back processes that occur in two characteristic canopy tree species out of the studied forest. Crown developmental sequences were therefore established for the species *Piptadeniastrum africanum*, one of the most typical emergent tree species in the African rain forest, that encompasses large tracts of forest with its widely spreading crowns, and *Pycnanthus angolensis*, that grows up to 35 m in height in small canopy openings and exhibits short branches in regularly spaced pseudo whorls.

For the acquisition of large-scale aerial photographs of these two tree species, an aerial photo technique was developed in collaboration with the department of Remote Sensing of Wageningen University and experienced by use of an ultra-light aircraft equipped with a Hasselblad camera and an electronic control unit. This equipment and its possibilities to obtain aerial photographs at large scales has been reported by Vooren and Offermans (1985). Limited navigation means and

strong drift sensitivity of the ultra-light aircraft have restricted its use to accomplish an aerial photo cover of the studied forest plots. The photo series of individual tree crowns on a scale of about 1 : 1,000 of the two examined tree species were made above the forest located near the 2 hectares clearing of the meteo field that also served as air strip.

Of the species *Piptadeniastrum*, 65 specimens were studied, out of which total number the crown development stages were fixed photographically on panchromatic and infra-red film in 9 specimens. The tree grows up according to the growth model of Troll, in which a stem is built-up by superposition and incorporation of the basal segments of laterally expanding branches. However, the tree shape remains fastigiate in its early developmental stages with steep ascending branches by the low light levels in the forest environment. A first laterally expanding crown is built after attaining higher light levels which occur at around 10 to 15 m height in the forest. Continued height growth stimulated by light competition in a well developed forest matrix will lead to a second level of crown expansion in approach of the canopy top. The henceforth widely expanding crown overshadows the lower foliage mass which disappears by atrophy.

The developed sub-crowns and crownlets in a full-grown specimen show up by appearance of collateral distances between these foliage concentrations. This phenomena was earlier described by Jacobs (1955) and Ng (1977) as crown shyness and probably arises in trees that approach a threshold in the water uptake and transport capacities and thereby become sensitive to the negative influence of foliage respiration volumes, i.e. air volumes saturated with moisture that surround individual leafs and foliage clusters, which reduce transpiration rates and hamper leaf development in these hence created exclusion volumes. The total leaf area shrinks back and light penetrates the crown which allows the formation of crownlets at a lower level on the main branches, benefiting from a gain in water transport distances. This reduction and backstage positioning of foliage mass from its former extreme positions in the tree crown, with a shortening of waterways, is a clear sign of progressing atrophy and siccative processes.

This ageing process can be observed on aerial photographs of specimens that arrived at different ageing stages by a differential reduction of the leaf surface in the tree crown and a concomitant increase in open space. The complex distribution outlines of leaves and non-leaf areas, according to fractal geometrical patterns, complicate the surface area determination on aerial photographs. An alternative to quantification of surface areas is provided by an interpretation of photographs as already quantified documents by the deposition of silver salts on the exposed photosensitive surface of the used film material. By means of measurement with a photoelectric cell of the quantity of light that falls through exposed slides, a quantification of crown degradation can be obtained. Photographed specimens can thus be classified according to their ageing stage.

For *Pycnanthus*, that shows a storied crown construction, another ageing feature has been investigated. The tree develops according to the growth model of Massart and the main axis that develops from the terminal bud with the regular formation of pseudo whorls of branches show rhythmic growth. A possible explanation for this induced growth rhythm might be related to a periodically occurring water stress in the terminal buds. The relatively high resistance to water transport in the conducting tissues and the time lag between height growth and secondary radial growth might be responsible for this periodical water stress.

A tree that developed in open growth conditions or in an increased light regime in the forest exhibits long slender branches that become drooping by postponed radial growth. In more uniform and restricted light conditions in a forest stand, the tree grows up with short branches in storied pseudo whorls and develops a straight stem attaining at maximum a height of 40 m. Under favourable light conditions, small vertically dressing pseudo whorls of branches are developed on the best exposed branches which iterate the tree's growth model. The distal parts of the branches that carry those iterations die off and their basal parts show an increased radial thickening. This phenomena appears more frequently in trees that show a reduced height growth by approaching final limits of water transport capacity in the conducting tissues. The height growth that was formerly concentrated in the main axis, becomes henceforth more diffuse and is taken over by the secondarily iterated vertical structures. As in *Piptadeniastrum*, these crownlets will also suffer from the physiological deregulation that occurs in the senescence phase, and those occurring at the extremities of the waterways will succumb in first instance by a progressing atrophy. These processes can be observed on large-scale aerial photographs by the change from central height growth produced by the growing tip of the main axis with a clearly observable primary whorl of branches toward diffuse height growth of the multiple smaller secondary whorls inside a tree crown. This species is however less easy to detect in the forest canopy by taller obscuring neighbours that frequently cast shadow and hinder the detection of all specimens on aerial photographs.

In comparing the growth patterns of these two tree species, the branching modes can be related to the water transport capacities of the secondary xylem. *Piptadeniastrum* has in this aspect loosely ring-porous wood, large vessel diameters and paratracheal parenchyma, and can develop long waterways with a highly branched crown structure by the low water transport resistance. Branch orders of 8 and higher have been observed. *Pycnanthus* has diffuse-porous wood with a lesser number of vessels and lacks vascular parenchyma. The water transport should therefore experience a higher resistance, which reduces the branching mode. The straight stem with whorls of short branches make it to resemble conifer species, which develop a similar nest like crown structure after arrest of the primary height growth in the main stem.

8. In the end conclusion is stated what the possibilities are for the introduction of a bionomical approach in ecosystem management of tropical rain forests for timber production. Therefore, the principal rules that have appeared in the reported studies on forest composition, architecture and dynamics are emphasised and the possibilities are discussed of the reconnaissance of senescent trees in aerial surveys and by field observations. The last method has the inconvenience that openings in the leaf area of emergent trees are overestimated by the optical 'halo' effect of light penetrating through small openings and apertures. The crown shyness effect between sub-crowns is hence over-emphasised in observations made against the skylight and shows up as of lesser importance on aerial photographs. Ground photography of tree crowns of canopy species is difficult to realise by the inconvenient presence of under storey trees. Pictures of entire crown surfaces can not be obtained by obstruction of the centrally positioned main stem. Aerial observations offer better possibilities, as discussed for the two investigated species, and, moreover, will allow detection of widely spaced senescent specimens.

The combination of aerial detection of senescent trees and aerial transport of timber could significantly reduce exploitation damage to rain forests, but the high cost will seriously hamper its operational use in other situations than in mountain forests and archipelagos. As long as timber harvesting operations in tropical rain forests can not be executed in respect of all bionomical thresholds, postponement and conservation will provide alternatives to sustained yield management.

Curriculum vitae

Fred Vooren werd te Hoofddorp, gemeente Haarlemmermeer, op 19 april 1954 geboren als één van de drie zonen van Heleen Vooren-Bastian en Jacques Vooren, gezagvoerder bij de KLM. Hij volgde de eerste twee jaren van de HBS-B opleiding aan het Nieuwe Lyceum te Hilversum, en vervolgde die opleiding, na verhuizing van het gezin, aan de Rijksscholengemeenschap te Harderwijk, waar het diploma werd behaald in 1972.

In hetzelfde jaar werd met de studie aan de Landbouwhogeschool Wageningen aangevangen, waar de studierichting Houtteelt der gematigde zone is gevuld met in de kandidaatsfase een aanvullend vakkenpakket voor de tropische oriëntatie. De praktijktijd werd dan ook deels doorgebracht op het Landgoed Schovenhorst te Putten en deels bij het Laboratoire de Botanique van het ORSTOM in Ivoorkust. Dit verblijf werd voortgezet binnen het kader van de doctoraalstudie en resulteerde in een verzuaid hoofdvak Bosteelt en Bosocologie. In de doctoraalfase werd vervolgens voor de bijkijken Entomologie en Plantkunde onderzoek uitgevoerd naar de coloradokever bij de Service de la Protection des Végétaux in Normandië, en naar de bastanatomische kenmerken van twee endemische soorten uit de boomflora van Madagascar. Het diploma werd in januari 1980 uitgereikt.

Na een assistentschap in de houtanatomie bij de vakgroep Plantkunde, volgde in hetzelfde jaar een aanstelling bij de vakgroep Bosteelt en Bosocologie als onderzoekassistent voor een periode van 5 jaar. Van 1981 tot en met 1984 is in Ivoorkust het hier beschreven onderzoek verricht, met een stage van één week in Zuid-Engeland voor het ultralichte vliegbrevet. Na terugkeer naar Wageningen is o.a. als secretaris van de Werkgroep Ivoorkust een multidisciplinair onderzoeksproject voorbereid. Binnen het kader van dit onderzoek volgde in 1986 een aanstelling van 6 jaar bij het Bureau Buitenland van de Landbouwuniversiteit als programma-coördinator in Ivoorkust en beheerde van het Centre Néerlandais te Adiopodoumé.

In 1992 is voor GTZ als raadgever binnen het Ivoriaanse Ministerie van Landbouw een start gemaakt met een project ter behoud van het Nationale Park van Taï. Van eind 1992 tot begin 1995 is voor de stichting Tropenbos een synthese van het in Zuid-West Ivoorkust verrichte onderzoek opgesteld en een studie uitgevoerd naar de participatie van de bevolking binnen projecten tot behoud van regenbossen in Afrika. Vanaf 1995 tot op heden zijn als free-lance onderzoeker en adviseur meerjarige opdrachten uitgevoerd bij de Universiteit van Rennes naar optredende schade bij exploitatie van okoumé in Gabon, bij de FAO te Rome voor de formulering van een regionaal Westafric平安 mangrovebeleid en bij de Nederlandse Ambassade in Senegal voor een ruraal bosbouw samenwerkingsproject.