

RECHERCHES SUR L'ECOSYSTEME
DE LA FORET SUBEQUATORIALE DE BASSE COTE-D'IVOIRE
VII. CONCLUSIONS GENERALES

par G. LEMEE

Les études sur l'écosystème de forêt dense sempervirente équatoriale, dont les principaux résultats ont été exposés dans les pages qui précèdent, permettent de dégager quelques caractéristiques de cet écosystème dans les conditions d'équilibre climacique réalisées en basse Côte-d'Ivoire. Ces caractéristiques concernent la structure, l'utilisation de l'énergie solaire pour la production primaire, le cycle hydrologique et les cycles biogéochimiques.

1) La *structure* de la forêt sempervirente tient sa complexité de différentes origines : sa richesse spécifique, quoique moindre par unité de surface que celle des forêts amazoniennes et indonésiennes ; l'étagement vertical sans discontinuité des arbres, lianes et épiphytes ; une hétérogénéité latérale qui se manifeste par l'existence de chablis d'ancienneté variable, par la discontinuité des arbres « émergents » et de la strate herbacée et par une tendance à l'agrégation des petits arbres. Cette organisation tend à assurer une exploitation maximale de l'espace aérien et à réduire la compétition. La périodicité saisonnière ne marque aucun arrêt de l'activité végétale, ce qui joint l'occupation maximum du temps à celle de l'espace.

2) La *biomasse des autotrophes* est, dans ces conditions, très importante, ainsi que l'indice de surface foliaire qui est compris entre 10 et 12. Malgré ce grand développement du niveau trophique des « producteurs », la *productivité primaire nette* reste faible. Cette particularité des forêts équatoriales est expliquée par l'activité respiratoire importante en rapport avec les températures élevées, qui consomme la plus grande partie de l'énergie fixée par la photosynthèse brute.

La productivité primaire nette annuelle d'un écosystème forestier se répartit entre une contribution à l'augmentation de la biomasse ligneuse, qui est l'« accroissement courant » des

sylviculteurs ou l'«*incrément*», et à la production d'organes caducs, essentiellement feuilles et organes reproducteurs, utilisés à l'état vivant ou mort par les hétérotrophes. En réalité, l'augmentation de la biomasse ligneuse est inférieure à la quantité produite : une partie, produite dans l'année même ou au cours des années précédentes, tombe au sol sous forme de litière de branches et rameaux ; une autre meurt sur pied, concernant une partie des grosses branches, des troncs, les racines et enfin l'arbre entier ; il arrive aussi que le passage d'une tornade abatte brutalement une partie des arbres.

Dans le cas d'une forêt climacique en équilibre dynamique avec son environnement, la biomasse se stabilise, à l'échelle d'une surface suffisamment grande, à un certain niveau, ce qui signifie que la production annuelle ligneuse est compensée par la destruction d'une masse équivalente. Ce bilan est désigné par les auteurs soviétiques sous le nom d'«*incrément annuel vrai*», et P. Duvigneaud propose de l'appeler «*bilan d'organomasse végétale*». En fait, l'aire occupée par ces écosystèmes climaciques consiste en une mosaïque répétitive de surfaces élémentaires où les rapports entre production et destruction sont différents. C'est ainsi que dans un des quadrats établis en forêt du Banco et de Yapo, on a observé un *incrément annuel vrai* de trois tonnes par ha seulement (parties aériennes seules). La productivité primaire nette est représentée dans ce cas surtout par la chute de litière d'organes caducs et la fraction de la biomasse végétale utilisée par les consommateurs primaires, soit, pour ces deux forêts, entre neuf et quatorze tonnes par ha et par an. Cette production étant livrée à la consommation des chaînes de détritivores et de décomposeurs, la *productivité nette de l'écosystème* de forêt en équilibre est nulle. Le contraste est grand avec les peuplements artificiels et même avec les forêts secondaires jeunes, où la biomasse ligneuse augmente de façon importante.

On peut cependant estimer une productivité primaire nette approchée pour le peuplement arborescent et arbustif. En prenant comme équivalent calorifique moyen de la matière sèche 4 Kcal par gramme, soit $16,68 \times 10^3$ J, on peut calculer l'énergie fixée annuellement par les strates arbustives et arborescentes (Tableau XXXVIII). Le rapport de cette productivité photosynthétique nette à l'énergie du rayonnement solaire incident dans le visible («*rayonnement photosynthétiquement actif*» : 400 à 750 nm, estimé à 45 % du rayonnement global), ou *efficacité photosynthétique*, est alors le suivant :

$$\begin{aligned} \text{Banco, station de plateau} &: \frac{28,4 \times 10^6 \text{ J m}^{-2}}{25,5 \times 10^8 \text{ J m}^{-2}} \times 100 = 1,11 \% \\ \text{Yapo} &: \frac{25,9 \times 10^3 \text{ J m}^{-2}}{25,5 \times 10^8 \text{ J m}^{-2}} \times 100 = 1,02 \% \end{aligned}$$

TABLEAU XXXVIII

Evaluation de la productivité primaire nette des arbres.

	Banco, plateau		Yapo, plateau	
	mat. sèche T/ha/an	énergie 10 ⁶ J m ⁻²	mat. sèche T/ha/an	énergie 10 ⁶ J m ⁻²
(1) Accroissement des troncs et branches (incrément vrai)	4,6		4,6	
(2) Accroissement des racines (estimé)	0,7		0,7	
Augmentation de biomasse (1) + (2)	5,3	8,9	5,3	8,9
(3) Production de feuilles et organes reproducteurs * ..	11,7	19,5	10,2	17,0
Productivité totale des arbres (1) + (2) + (3) ..	17,0	28,4	15,5	25,9

* Litière + estimation des pertes par sénescence des feuilles et par consommation (voir p. 216).

Ces valeurs de productivité primaire nette sont très proches de la moyenne mondiale de 20 tonnes/an pour l'ensemble de la forêt tropicale pluvieuse estimée par Whittaker et Woodwell (1971). Les travaux de Muller et Nielsen en forêt de Languedou, forêt dégradée voisine du Banco, ont conduit ceux-ci à une estimation plus faible de la productivité nette, de 12,7 t/ha/an, et de l'efficacité photosynthétique, de 0,8 %. Dans la forêt de Khao Chong en Thaïlande, Kira et Ogawa (1967) ont trouvé une productivité de 29,8 t/ha, nettement supérieure, tandis qu'à Porto-Rico, celle-ci a été évaluée à 14 t/ha, valeur presque identique aux nôtres.

3) La *matière organique* morte formée par la production primaire se répartit, comme dans toute forêt non soumise à exploitation, en plusieurs compartiments :

- (1) bois mort sur pied, comprenant les arbres morts debout et les parties mortes des arbres vivants ;
- (2) bois mort tombé au sol (litière ligneuse) ;
- (3) racines mortes ;
- (4) litière de feuilles et d'organes de reproduction ;
- (5) matière organique du sol.

Seuls les compartiments (2), (4) et (5) ont fait l'objet de mesures. La litière de feuilles, fraîche et dégradée, représente une masse variant de 1 à 4 t/ha (matière sèche à 100°) selon la saison. Le stock de matière organique du sol est de 70 à 170 t/ha selon les stations, dont le tiers à la moitié sont dans les 10 centimètres supérieurs.

Les transferts entre ces compartiments sont importants en volume et rapides :

— la production de bois mort sur pied n'a pu faire l'objet de mesures, mais l'on peut admettre que dans une forêt climacique en équilibre la formation de bois mort est en moyenne égale à la production de bois vivant, ce qui représente annuellement environ 4 t/ha pour les troncs et les branches de diamètre supérieur à 7 cm ;

— la production de matière organique d'origine racinaire peut également, dans ce système en équilibre, être considérée comme égale à celle de matière racinaire vivante, soit 0,6 à 0,7 t/ha par an ;

— la vitesse de décomposition du bois mort sur pied et sur le sol n'a pas été mesurée ;

— la chute annuelle de litière de feuilles, fleurs et fruits est de 7 à 9,2 t/ha selon les stations ;

— la durée de décomposition complète de la litière de feuilles varie entre cinq et neuf mois selon les stations ; le rôle respectif de la faune et de la microflore n'est pas établi quantitativement, non plus que les proportions respectivement consommées par la faune, humifiées et minéralisées ;

— la matière organique du sol est elle-même en équilibre dynamique entre les apports et la minéralisation ; en admettant que le carbone représente 50 % de la matière végétale sèche, ce sont donc 4,5 à 6 tonnes de carbone que la litière et la matière organique du sol diffuseraient par ha et par an dans l'atmosphère sous forme de CO₂.

4) Les *cycles biogéochimiques* de la forêt équatoriale sont caractérisés par l'importance relative des stocks emmagasinés dans la biomasse végétale et la faiblesse quantitative des compartiments litière et sol, liée à la rapidité de décomposition de la matière organique ainsi qu'à la pauvreté des réserves minérales du sol en bioéléments (voir fig. 27). Ils sont caractérisés également par un taux de renouvellement (« turnover rate ») élevé : entre les parties aériennes vivantes et la surface du sol, le flux annuel de N représente 15 à 20 % du contenu des parties aériennes en cet élément, 10 à 20 % pour P, jusqu'à 50 % pour K, 18 à 22 % pour Mg, mais seulement 7 à 10 % pour Ca. Le potassium est le plus mobile, le calcium le moins mobile. De même, lors de la décompo-

sition de la litière de feuilles, K disparaît très rapidement et Ca le plus lentement. En ce qui concerne la minéralisation de l'azote dans la litière et dans le sol, elle est pratiquement égale, pour un cycle annuel, à la quantité apportée au sol (comparer les tableaux XXIX et XXXIV).

L'absorption des bioéléments par la végétation, non mesurable directement, est égale à la somme des éléments retenus dans le bois nouvellement formé et restitués au sol par les litières et le pluviollessivage (tableau XXXIX). C'est l'azote qui est absorbé en plus grande quantité au Banco, à égalité avec le calcium à Yapó ; les cations sont absorbés en proportions différentes selon les stations, mais le total Ca + Mg est identique partout, avec une valeur de 180 kg/ha. Cet ordre diffère de celui des forêts tempérées par le fait que le calcium arrive en tête dans ces dernières.

TABLEAU XXXIX

Quantités de bioéléments retenus, rejetés et absorbés par la végétation ligneuse, en kg/ha/an.

STATIONS	N	P	K	Ca	Mg
<i>Banco, plateau :</i>					
(1)	12	1	6	11	5
(2)	229	8	88	70	85
(3)	241	9	94	81	90
<i>Banco, talweg :</i>					
(1)	8	0,7	4	8	3
(2)	218	21	250	102	77
(3)	226	21,7	254	110	80
<i>Yapó :</i>					
(1)	12	1	5	23	3
(2)	125	8	109	110	38
(3)	137	9	114	133	41

(1) : quantité retenue dans les arbres ; (2) : quantité rejetée par la litière et le pluviollessivage ; (3) : quantité absorbée, (1) + (2).

5) Ces différentes caractéristiques d'état et de flux dans l'écosystème étudié comportent à l'intérieur du cycle annuel des *variations saisonnières* sous la dépendance des facteurs climatiques. Ceux-ci présentent soit une oscillation annuelle simple, comme la durée du jour, la température moyenne et son ampli-

tude, la durée d'insolation, l'énergie du rayonnement solaire global et l'évapotranspiration potentielle (ces trois derniers cependant avec un léger minimum autour du solstice d'hiver), soit une double oscillation, comme les précipitations, la réserve hydrique du sol, l'évapotranspiration réelle. De cette périodicité différente des facteurs énergétiques et des facteurs hydriques résulte une succession de quatre saisons de caractère différent.

Vis-à-vis de ce rythme climatique complexe, l'ajustement des processus biologiques est diversifié au niveau des espèces et même, dans une population d'une espèce donnée, des individus, alors qu'au niveau de la phytocoenose forestière un rythme saisonnier global s'établit de façon nette. Ainsi la production de bois par les troncs présente un maximum très accusé au début de la grande saison des pluies, où coïncident les conditions favorables pour la croissance : rayonnement solaire encore important, recharge du sol en eau disponible, libération massive des éléments minéraux stockés dans la litière pendant la saison sèche précédente. Un autre processus à rythme saisonnier très marqué est la chute de litière de feuilles, qui est importante de novembre à avril et conduit à une accumulation maximum de celle-ci sur le sol entre décembre et juin. La double alternance du régime pluviométrique exerce une action directe sur le pluviollessivage des bioéléments et sur la vitesse de disparition de la litière, qui présentent deux maxima annuels correspondant aux deux saisons de forte pluviosité.

Ainsi, même en forêt équatoriale sempervirente, les oscillations climatiques du cycle annuel induisent une évolution saisonnière dans le fonctionnement de l'écosystème dont l'état stationnaire n'est réalisé qu'à l'échelle de l'année entière.

6) L'étude simultanée de trois types de stations en forêt de basse Côte-d'Ivoire a mis en évidence des *différences stationnelles* quantitatives dans la production primaire et les transferts d'énergie et de matière qui lui sont liés. Ces différences portent, d'une part, sur les caractères du sol, sableux (le Banco) ou argilo-sableux (Yapo), d'autre part, pour le sol sableux, sur la situation topographique, de plateau ou de fond de talweg. A ces différences stationnelles s'ajoute une différence structurale, la densité plus élevée des arbres de petites dimensions à Yapo, qui se traduit par un plus grand remplissage des strates inférieures du couvert.

Ces particularités introduisent des différences dans les phases du *cycle de l'eau* : bien que la pluviosité soit identique, l'interception vraie (eau retenue par le couvert et évaporée) est plus importante à Yapo, contribuant à l'élévation de l'évapotranspiration totale, mais les réserves d'eau du sol y sont plus grandes et les sorties par drainage plus faibles.

La répartition de la matière organique est également diffé-

rente dans les trois stations. La disparition de la litière est deux fois plus rapide dans le fond du vallon du Banco que sur le plateau de la même forêt, la station de Yapo étant intermédiaire. La plus grande richesse en azote et en éléments minéraux de la litière dans la première station, la charge plus élevée en cations et le pH moins acide de la surface du sol, une densité plus élevée des termitières peuvent intervenir pour une part dans cette différence. Le pool de matière organique du sol et sa répartition dans le profil sont aussi très différents selon les stations ; ce pool est le plus élevé sur le plateau du Banco et le plus faible à Yapo, dans les 50 centimètres supérieurs, mais dans les 10 centimètres supérieurs, c'est dans le fond de talweg du Banco qu'il est le plus faible pour les mêmes raisons vraisemblablement que pour la disparition plus rapide de la litière en cette même station.

Les caractéristiques quantitatives des *cycles biogéochimiques* diffèrent également selon les stations. Les stocks accumulés dans la biomasse ligneuse sont le plus élevés au Banco, à l'exception du calcium qui représente à Yapo une quantité supérieure à la somme des quatre autres macroéléments dosés, N, P, K et Mg (Tableau XXVII). Le pool des éléments disponibles dans le sol est le plus élevé dans le fond de vallon du Banco, à l'exception de l'azote qui est en quantité plus importante dans le sol du plateau de cette même forêt en raison de l'accumulation plus grande de matière organique (fig. 9). La pauvreté relative des stocks de bioéléments du sol de Yapo est due à l'abondance des gravillons latéritiques qui contrebalance la plus grande teneur en cations échangeables (comparer les figures 23 et 24) ainsi qu'à la faible quantité de matière organique.

Le flux annuel de bioéléments entre les arbres et le sol diffère dans les trois stations selon un rapport variant selon les éléments de 1 : 1,5 à 1 : 2,5 entre les valeurs la plus faible et la plus élevée, mais l'ordre est différent suivant les éléments (voir Tableau XXXIX).

L'absorption annuelle d'éléments majeurs par les arbres, qui referme le cycle biologique, étant mesurée par la somme des fractions retenues et rejetées, on trouve pour cette partie du cycle le flux le plus élevé de N au Banco, de K dans le talweg de cette forêt, de Ca à Yapo et de Mg sur le plateau du Banco.

7) La comparaison des résultats exposés ci-dessus avec ceux qui ont été obtenus sur d'autres *forêts tropicales sempervirentes de plaine dans le Monde* place la forêt sempervirente ivoirienne, lorsqu'elle n'a pas été dégradée par d'anciens défrichements, au même niveau que celles-ci tant pour la biomasse et la productivité primaires que pour les caractéristiques des cycles de la matière organique, de l'eau et des éléments minéraux. Une certaine diversification quantitative apparaît cependant, où la part

respective des différences floristiques, climatiques, topographiques, édaphiques et historiques est difficile à apprécier.

Mais les études sur les écosystèmes de la forêt tropicale pluvieuse ne sont qu'à leur début et une meilleure connaissance de leurs caractéristiques sera nécessaire, en raison de leur vaste extension, estimée à 20 millions de km², de leurs potentialités économiques et des problèmes posés par leur conservation ou leur mise en valeur rationnelle.

RESUME

La forêt tropicale pluvieuse, qui couvre encore de vastes surfaces, constitue le type le végétation terrestre le plus complexe et le moins bien connu. Les études dont les principaux résultats sont exposés ici ont été conduites dans deux massifs bien représentatifs de la forêt équatoriale sempervirente de Côte-d'Ivoire : le parc national du Banco sur sol sableux, la réserve de Yapo sur sol argilo-sableux et gravillonnaire.

L'orientation des recherches a été fondée sur la notion d'*écosystème*, entité fonctionnelle caractérisée par sa structure et ses relations d'échanges d'énergie et de matière entre les constituants de la biocoenose et leur milieu non vivant. La complexité de l'écosystème de la forêt tropicale pluvieuse a conduit les auteurs à limiter les études au niveau trophique des producteurs et à ses relations avec l'environnement climatique et édaphique.

Le régime climatique comporte une double alternance annuelle d'importance inégale de saisons à forte pluviosité et à faible pluviosité et une seule oscillation du flux de rayonnement solaire et de la température moyenne. Ce rythme climatique complexe introduit une évolution saisonnière de l'activité biologique.

Une autre caractéristique fondamentale des forêts étudiées est leur état d'équilibre avec leur environnement en l'absence d'exploitation. Cet équilibre comporte en fait une évolution cyclique en chaque point du peuplement, dont la mort sur pied ou par chute des grands arbres constitue le traumatisme initial.

L'organisation structurale et la richesse spécifique tendent à assurer une exploitation maximale du milieu dans l'espace et dans le temps. La biomasse végétale très importante et le développement de la surface foliaire relative en sont les conséquences.

La productivité primaire nette reste cependant faible : sa contribution à l'accroissement de la biomasse ligneuse et à la production de litière a fait l'objet de mesures. Quant à la productivité nette de l'ensemble de l'écosystème, qui est en équilibre climacique avec le milieu, celle-ci est nulle, le bois et la litière produits étant consommés par les chaînes d'hétérotrophes.

Les cycles de la matière organique, de l'eau et des bioéléments majeurs ont été analysés. L'importance des flux entre compartiments par rapport aux stocks accumulés dans ceux-ci est un caractère capital du fonctionnement de ce type d'écosystème. La disparition rapide de la litière en donne une image particulièrement apparente, quoique les chaînes de détritivores et de décomposeurs soient très complexes dans cette phase.

Ces différentes caractéristiques d'état et de flux dans l'écosystème étudié comportent des variations saisonnières cycliques sous la dépendance des facteurs climatiques : il en est ainsi des termes du bilan hydrique, notamment les réserves d'eau du sol et l'évapotranspiration, de l'accroissement en épaisseur des troncs, de la chute de litière et de sa vitesse de décomposition, des transferts dans les cycles des éléments minéraux.

L'étude parallèle de trois stations a mis en évidence des différences quantitatives dans la production primaire, les composants du bilan hydrique, le stock et la vitesse de décomposition de la matière organique, les caractéristiques des cycles biogéochimiques.

La comparaison avec les résultats obtenus dans d'autres forêts tropicales sempervirentes de basse altitude en équilibre et non exploitées, en Afrique, dans l'Asie du Sud-Est et en Amérique, montre une grande similitude de la forêt ivoirienne avec celles-ci.

SUMMARY

Results are presented on production studies carried out in subequatorial forest ecosystems in the Ivory Coast. The work was carried out between 1966 and 1974, within the framework of the International Biological Programme. Separate papers deal with : the geographic setting of the work ; inventory and structure of woody vegetation ; water balance ; plant biomass, primary production and cycling of organic material ; biogeochemical cycle. A final chapter presents an overview of the main conclusions of the studies undertaken, and their relation to other work on tropical forests in different parts of the world.

Studies were centred on two areas of evergreen tropical forest near to Abidjan in the Ivory Coast, in the Banco National Park (3000 ha total area, two study sites, sandy soils) and in the Yapo reserve (45 km north of Banco, one study site, sandy-loam soil, rather stoney in nature). Both sites have been subject to human disturbance in the past, though there is no current exploitation. Mean annual precipitation (over a 40 year period) at Banco is 2095 mm, and at Yapo 1739 mm. Precipitation is mainly concentrated in two rainy seasons, from March to September and — of lesser importance — from September to November.

Inventories of the two study areas have been made, and the structure and composition of the vegetation analyzed. Leaf area index is between 10 and 12. The above ground biomass of trees was estimated to be 465 t/ha at Banco and 425 t/ha at Yapo. More detailed studies at Banco indicated that the total mean biomass of producers was in the order of 562 t/ha, made up as follows : trunks and main branches of trees, 360 t/ha ; twigs and small branches, 105 t/ha ; stems and branches of bushes, 15 t/ha ; stems and branches of lianas, 25 t/ha ; leaves, 8 t/ha ; roots, 49 t/ha.

Estimates of primary productivity were based on measures of tree increment and litter fall. Increase in basal area is in the order of 0.16-0.37 m²/ha/yr (0.4-0.9 %). Estimates of increase in above ground biomass range from 3.0-4.6 t/ha/yr (0.8-1.2 %). Total litter production is between 9.0 and 11.9 t/ha/yr. Of this, 6.2-8.2 t/ha/yr is in the form of leaves, leaf fall reaching a maximum in the main dry season. Annual leaf production was estimated to be 8.1-10.6 t/ha. The total net primary production of trees is in the order of 17 t/ha/yr at Banco and 15.5 t/ha/yr at Yapo. Photosynthetic efficiency is about 1.11 % at Banco and 1.02 % at Yapo.

The quantity of soil litter varies between about 1 t/ha in the main rainy season, and 3-4 t/ha during the main dry season. Estimates of organic material in the soil at different sites range between 70 and 170 t/ha, of which a third to a half is found in the top 10 cm of soil. The period for total litter decomposition is in the order of 5-9 months. The role of the fauna and microflora in the process of decomposition has not been determined quantitatively, though estimates of the populations of earthworms, termites and soil micro-arthropods have been made.

The biogeochemical cycle and distribution of nutrient elements are similar to that recorded in other tropical forest systems. Thus, most of the stock of nutrients is stored in the plant biomass. Nutrient levels in the litter and soil are low. Turnover rates are high. For example, estimates of the annual flux of elements between the above ground living biomass and the soil surface, as a function of the nutrient stock in the above-ground tree biomass, are 15-20 % for N, 10-20 % for P, up to 50 % for K, 18-22 % for Mg, 7-10 % for Ca. Potassium is thus the most mobile element, calcium the least mobile. Indirect measures of absorption rates of different elements have been made.

Seasonal variation in climatic factors has an important influence on the functioning of the forest ecosystems in terms of water balance (soil water reserves, evapo-transpiration), wood increment, litter fall and decomposition rates, nutrient transfers, etc. Comparison of the results obtained in the three main study sites (two in Banco, one in Yapo) illustrates the importance of soil type and topography on such indices of ecosystem condition as primary production and cycling of biogeochemical elements.