

VARIABILITÉ DE LA CROISSANCE EN CIRCONFÉRENCE DES ARBRES DANS LES FORÊTS SEMI-DÉCIDUES DE LAMTO (CÔTE D'IVOIRE)

Jean-Louis DEVINEAU*

La croissance des arbres tropicaux est encore relativement mal connue du fait notamment de la difficulté de déterminer leur âge par l'analyse des cernes d'accroissement qui, lorsqu'ils existent, sont rarement annuels. Des travaux récents ont cependant montré l'intérêt d'une telle analyse chez quelques espèces et dans certains milieux propices (Alvim, 1964 ; Mariaux, 1981 ; Jacoby, 1989). Le suivi de parcelles expérimentales reste donc le plus souvent une nécessité pour évaluer la production et analyser les rythmes de croissance des arbres en forêt tropicale naturelle. Les trop rares études de suivi de parcelles de ce type ont toutes montré que dans ces forêts la croissance des arbres présentait une très grande variabilité.

Dans le présent travail divers aspects de cette variabilité sont étudiés dans plusieurs peuplements de forêt semi-caducifoliée de Côte d'Ivoire, en s'attachant en particulier à mettre en évidence la diversité des taux et des comportements de croissance des arbres.

I. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les forêts de Lamto (5°02' W, 6°13' N) appartiennent au groupe des forêts denses semi-décidues à *Celtis* spp. et *Triplochiton scleroxylon* (Guillaumet et Adjanohoun, 1971) et se rattachent au faciès perturbé par les feux décrit au Ghana (Hall et Swaine, 1981).

Ces forêts sont, dans leur ensemble, assez largement secondarisées, c'est ainsi que 80 % des individus étudiés dans le présent travail appartiennent à des espèces qui se rencontrent dès les stades pionniers de la reconstitution forestière (Tab. I). L'architecture de ces forêts est hétérogène, mais il est cependant possible d'y distinguer trois ensembles structuraux, au sens d'Oldeman (1974) : un ensemble arboré bas ou arbustif de moins de 8 mètres, un ensemble arboré moyen dont les frondaisons se développent entre 8 et 15 mètres et un ensemble structural supérieur qui atteint 30 mètres (Fig. 1). Des émergents de plus de 30 mètres viennent en outre parfois surcimer l'ensemble (Devineau, 1975, 1976).

* Adresse : Laboratoire de Botanique tropicale, Université Paris VI, 12, rue Cuvier 75005 Paris, FRANCE.



Figure 1. — Profil architectural en forêt semi-caducifoliée de Lamto (forêt de plateau, parcelle P3)
 1, *Lecaniodiscus cupanioides*; 2, *Rothmannia* sp.; 3, *Griffonia simplicifolia*; 4, *Chaetacme aristata*; 5, Liane indéterminée; 6, *Anthostemma senegalense*; 7, *Dialium guineense*; 8, *Malacantha alnifolia*; 9, *Celtis prantlii*; 10, *Cola gigantea*; 11, *Spondias mombin*; 12, *Milletia zechiana*; 13, *Leptonychia pubescens*; 14, *Antiaris africana*; 15, *Holarrhena africana*; 16, *Erythroxylum emarginatum*; 17, *Celtis zenkeri*; 18; *Motandra guineensis*; 19, *Ehretia cymosa*; 20, Liane indéterminée; 21, *Dracaena perrottetei*.

Avec une pluviométrie annuelle moyenne de 1 200 mm, le climat de la région est de type tropical de transition à deux saisons sèches (Fig. 2). Durant la première, de décembre à février, les pluies sont rares, l'humidité de l'air faible et l'évapotranspiration potentielle élevée. Durant la seconde, en août, les précipitations sont faibles, mais l'humidité de l'air est élevée et l'évapotranspiration potentielle faible. Il existe ainsi une grande saison pluvieuse de mars à juillet et une petite saison pluvieuse de septembre à novembre.

Des dendromètres rubans à vernier ont été placés à 1,30 m de hauteur sur le tronc de tous les arbres de plus de 20 cm de circonférence (diamètre = 6,4 cm)

TABLEAU I

Liste, groupes écologiques et effectifs des arbres étudiés sur les différents sites

(Entre parenthèses et en italique : arbres morts durant l'expérience) ; p : présence dès les stades pionniers, f : régénération sous forêt ; + : fréquemment observé, (+) : parfois observé, - : jamais observé, ? : inconnu.

Nom d'espèce	Groupe écologique		Forêt de plateau			Lisière	Forêt galerie		TOTAL	
	p	f	P1	P3	P4	P5	S4	T2		T6
Durée du suivi (ans)			9	6	4	4	4	9	9	
Surface du relevé (m ²)			300	300	300	300	300	400	400	
Surface terrière (m ² .ha ⁻¹)			-	19	14	27	8	17	18	
Mortalité (%.an ⁻¹)				4,0	1,2	1,1	3,6	1,9	2,8	
<i>Albizia adianthifolia</i>	+	(+)			1					1
<i>Allophylus africanus</i>	+	-					2	1		3
<i>Anthostemma senegalense</i>	?	+		1						1
<i>Antiaris africana</i>	+	+		1 (1)	1	2				4 (1)
<i>Antidesma membranaceum</i>	+	-			2					2
<i>Baphia pubescens</i>	+	+					1			1
<i>Bridelia ferruginea</i>	+	-					(1)			(1)
<i>Cassia sieberiana</i>	+	-			1					1
<i>Cassipourea congoensis</i>	+	+						1		1
<i>Ceiba pentandra</i>	+	-				1	1			2
<i>Celtis prantlii</i>	-	+		1	2					3
<i>Celtis zenkeri</i>	+	(+)	3	1		7				11
<i>Chaetacme aristata</i>	-	+				3				4
<i>Cola gigantea</i>	+	+		1	3			4 (1)		8 (1)
<i>Cynometra megalophylla</i>	-	+					3			3
<i>Dialium guineense</i>	+	+		6	3	3	1	4 (2)		17 (2)
<i>Drypetes parvifolia</i>	?	+					3 (1)			3 (1)
<i>Ehretia cymosa</i>	?	(+)		1				1		2
<i>Eugenia salacioides</i>	?	?					1			1
<i>Ficus capensis</i>	+	-						(1)		(1)
<i>Griffonia simplicifolia</i>	+	+			1 (1)					1 (1)
<i>Holarrhena floribunda</i>	+	(+)		1 (1)	2	1	6	3	2	15 (1)
<i>Ixora brachypoda</i>	+	+						1 (1)		1 (1)
<i>Lannea kerstingii</i>	+	(+)						(1)		(1)
<i>Lannea nigritana</i>	+	(+)				1				1
<i>Lecaniodiscus cupanioides</i>	+	+		3 (2)				1		4 (2)
<i>Lonchocarpus sericeus</i>	+	(+)					1	4		5
<i>Malacantha alnifolia</i>	+	+		4 (1)				(2)		4 (3)
<i>Milletia zechiana</i>	+	-		(1)						(1)
<i>Mimusops kummel</i>	+	+			1			2 (1)	5	8 (1)
<i>Napoleona vogelii</i>	-	+							3	3
<i>Olax subscorpioidea</i>	+	+					1		5	6
<i>Pancovia bijuga</i>	(+)	+						4	(1)	4 (1)
<i>Pseudospondias microcarpa</i>	+	+						4 (2)		4 (2)
<i>Ricinodendron heudelotii</i>	+	-			1					1
<i>Rothmannia longiflora</i>	+	+		1	1					2
<i>Smeathmannia pubescens</i>	+	(+)						1		1
<i>Spondias mombin</i>	+	-		1	1	4 (1)				6 (1)
<i>Triplochiton scleroxylon</i>	+	-	3							3
<i>Vismia guineensis</i>	+	-					(1)			(1)
TOTAL			6	22(6)	21(1)	22(1)	13(2)	21(4)	32(9)	137 (23)

dans divers peuplements forestiers, sur des parcelles de 300 à 400 m². Au total la croissance de 160 arbres appartenant à 40 espèces a ainsi été étudiée durant cinq à neuf ans selon les sites (Tab. I). Deux des sites étudiés (T2, T6) se trouvent en galerie forestière, trois en forêt de plateau (P3, P4, P5), et un autre (S4) correspond

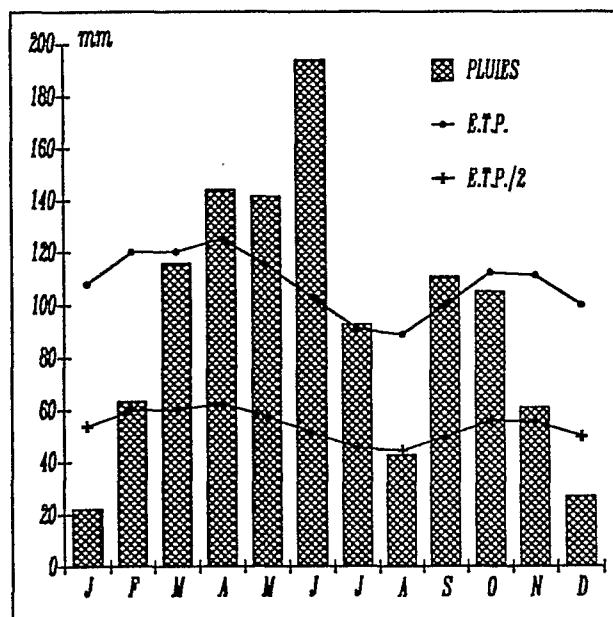


Figure 2. — Répartition mensuelle des précipitation (PP) et de l'évapotranspiration potentielle (ETP) moyennes à Lamto pour la période 1971-1981. Si PP est supérieure à ETP la période est dite humide, si PP est comprise entre ETP et ETP/2, la période est dite semi-humide, si PP est inférieure ou égale à ETP/2, la période est dite sèche (d'après Franquin, 1973).

à un peuplement de reconstitution forestière dans une zone protégée des feux en lisière de forêt galerie ; enfin, sur le site P1 en forêt de plateau, seuls les arbres de la strate supérieure ont été étudiés. La structure démographique et la production de ces peuplements varient d'un site à l'autre. La parcelle de lisière, S4, riche en jeunes individus, est la plus productive, le taux d'accroissement annuel de la surface terrière y est en moyenne de 8 %. Sur les parcelles T6 de galerie forestière et sur les parcelles P4 et P5 de forêt de plateau où la régénération des peuplements est bonne, les taux d'accroissement annuel sont relativement élevés, respectivement 2,6, 2,6 et 2,1 %. En revanche, les peuplements T2 de galerie forestière et P3 de forêt de plateau, où la régénération est moins bonne, ont des taux de croissance plus faibles de 1,3 et 1,4 % par an (Fig. 3 et Devineau, 1989).

Les relevés mensuels des dendromètres ont permis d'une part de calculer des taux de croissance et d'autre part d'analyser l'évolution de la croissance au cours du temps.

L'accroissement net annuel correspond ainsi à :

$$AN_{i-1 \rightarrow i} = ST_i - ST_{i-1}$$

et l'accroissement relatif à :

$$R = AN_{i-1 \rightarrow i} / ST_{i-1}$$

où ST_i et ST_{i-1} représentent respectivement la surface terrière de l'arbre considéré l'année i et l'année $i - 1$.

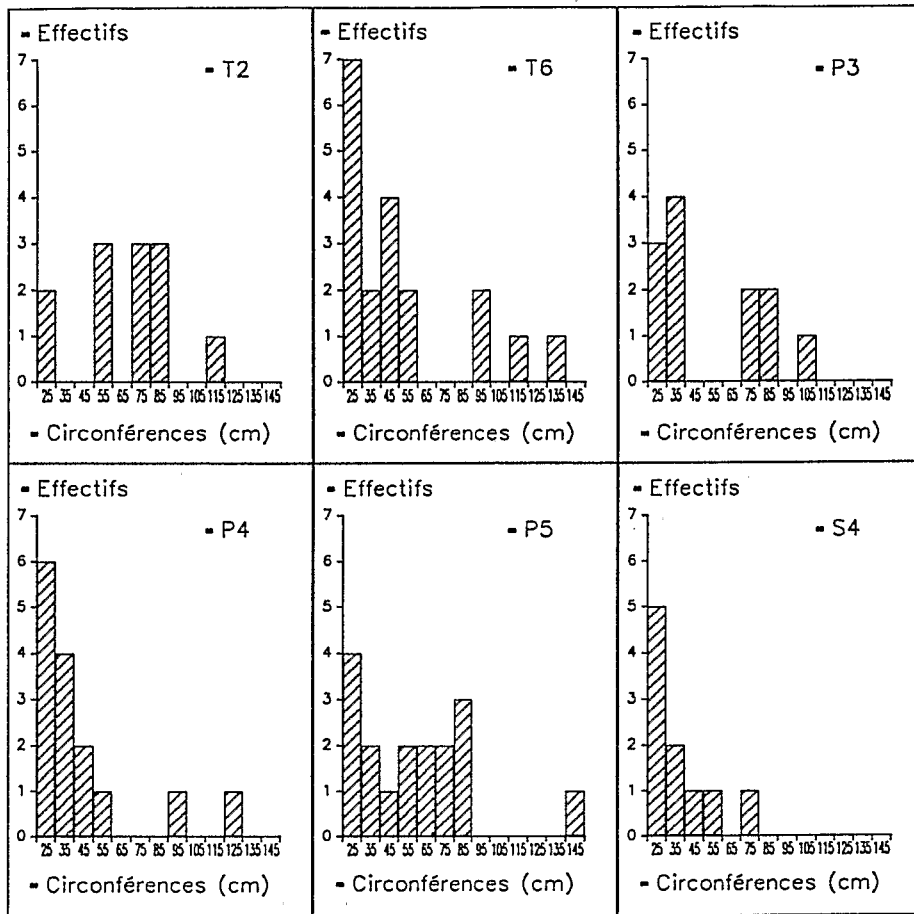


Figure 3. — Distribution des circonférences des arbres cerclés (arbres de plus de 20 cm de circonférence à 1,30 m) sur chacun des sites étudiés

La courbe de croissance obtenue grâce à la lecture mensuelle des rubans dendromètres peut être analysée sous la forme de deux composantes. La « tendance », traduit l'évolution de la croissance au fil des années, la composante « périodique », traduit l'existence de rythmes, saisonniers par exemple.

La tendance a été calculée par la méthode des moyennes mobiles avec un pas de 12 mois, la composante périodique fut obtenue par différence entre les données observées mensuellement et les valeurs de la tendance. La périodicité de croissance a été déterminée par autocorrélation (Devineau, 1984).

II. — RÉSULTATS

A. ACCROISSEMENTS ANNUELS

1. Valeurs extrêmes observées

Les plus forts taux annuels de croissance observés sont de 29 % chez un *Ceiba pentandra* de 56 cm de circonférence et de 27 % chez un *Cola gigantea* de 29 cm, ainsi que chez un *Malacantha ahnifolia* de 37 cm. Les taux annuels moyens sont cependant inférieurs à 6 % chez plus de 80 % des individus et inférieurs à 1 % dans 30 % des cas. Certains individus, pourtant restés vivants, n'ont même montré aucune croissance durant plusieurs années consécutives : ce fut le cas pendant 6 ans chez un *Lecaniodiscus cupanioides*, arbre moyen de 56,7 cm de circonférence, chez un jeune *Cola gigantea*, espèce de la strate supérieure de la forêt, de 37,5 cm de circonférence ou encore chez un *Chaetacme aristata*, arbuste du sous-bois de 26 cm de circonférence.

2. Distribution des accroissements au sein des peuplements

Au sein des peuplements un nombre important d'individus ont une croissance faible (Fig. 4). L'essentiel de l'accroissement de la surface terrière des peuplements forestiers est par conséquent réalisé par un nombre restreint d'individus : en moyenne 20 à 30 % d'entre eux assurent 80 % de la production ligneuse. Les distributions des accroissements absolus moyens, classés par ordre décroissant, s'ajustent ainsi chez tous les peuplements étudiés à des fonctions log-normales (Fig. 5).

3. Relation des accroissements avec la taille des individus

Les liens qui apparaissent de façon globale entre la circonférence des arbres, ou leur surface terrière, et leur taux de croissance sont faibles bien que significatifs au risque 0,05 ($r = 0,473$ dans le cas d'un modèle linéaire pour les accroissements nets, $r = -0,224$ dans le cas d'un modèle puissance pour les accroissements relatifs avec 126 degrés de liberté). Ces faibles valeurs des coefficients de corrélation sont dues à la grande variabilité des taux de croissance pour des individus de même taille, comme le montrent les graphiques de distribution des accroissements en fonction de la circonférence (Fig. 6).

Les tendances exprimées par les courbes des accroissements moyens par classe de circonférence sont conformes aux lois d'évolution de la production au cours du temps (Fig. 7). C'est ainsi que celle des accroissements relatifs décroît lorsque la taille des individus augmente, ce qui correspond à la diminution de l'efficacité de la production de matière vivante d'un organisme au cours de sa vie.

La tendance des accroissements nets est au contraire croissante, elle correspond à la partie ascendante de la courbe « en cloche » asymétrique caractéristique de l'évolution de la production de biomasse au cours du temps (cf. par exemple Oldeman 1972, ou encore Rollet 1974, Fig. 18). L'aspect tronqué de la courbe est à mettre en relation avec le caractère secondaire des forêts étudiées et

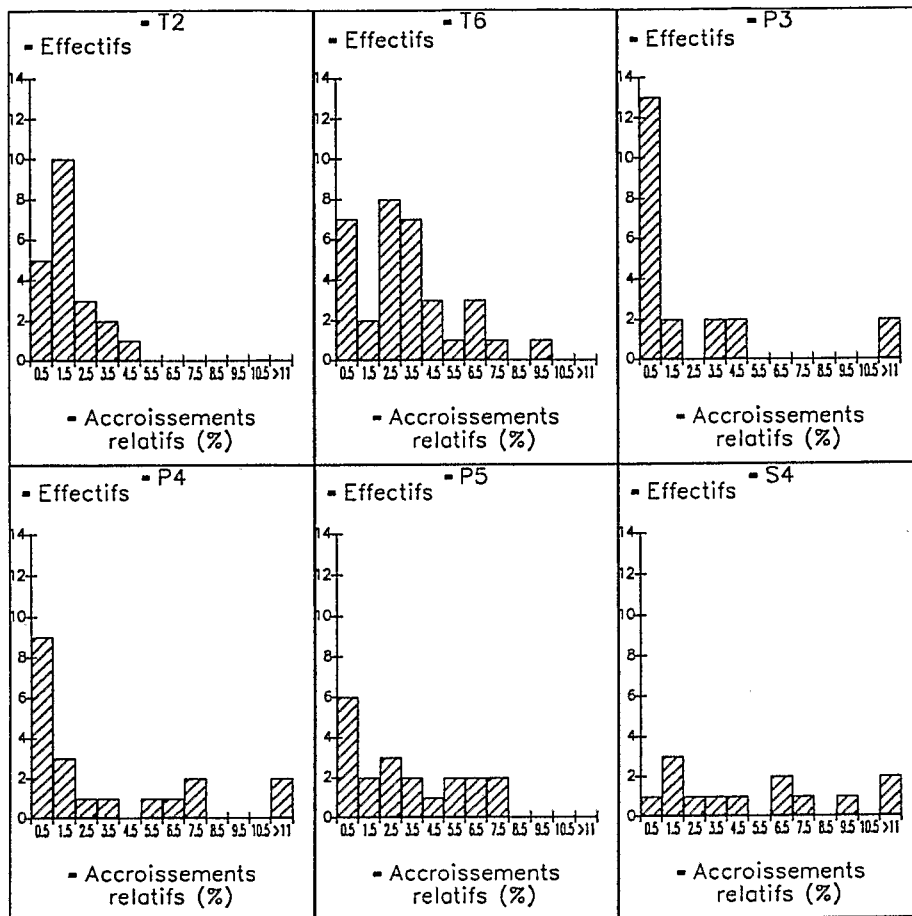


Figure 4. — Distribution des accroissements relatifs sur chacun des sites étudiés.

avec la relative « jeunesse » de leurs plus grands arbres. Ainsi, parmi les plus grands arbres étudiés figurent un *Celtis zenkeri* dont la circonférence de 140 cm (diamètre 44,6 cm) ne représente que 37 % de la taille maximale (1) donnée pour cette espèce et deux *Triplochiton scleroxylon* de 130 et 126 cm (diamètres 41,4 et 40,1 cm) (20 et 18 % de la taille maximale).

Les courbes des accroissements moyens par classe de circonférence traduisent cependant les « modulations » de la tendance par « les variations d'énergie écologique » (Oldeman, 1972 ; comparer par exemple avec la figure 38 de cet

(1) Les références aux circonférences maximales pour les espèces étudiées sont extraites de Aubreville (1959) et Vivien et Faure (1985).

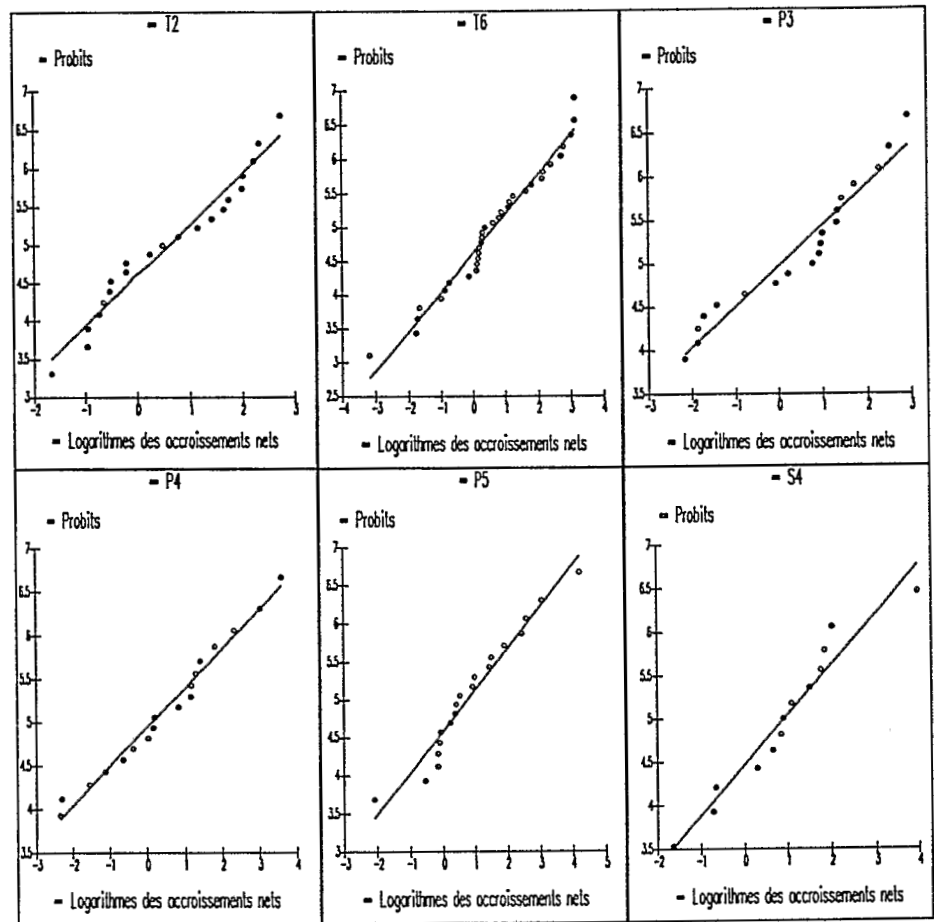


Figure 5. — Ajustements à des droites des logarithmes des accroissements nets en surface terrière en fonction des Probits pour différents peuplements forestiers de Lamto (loi log-normale).

auteur). Elles mettent en évidence un « effet de libération » (Oldeman, *op. cit.*) perceptible chez certains arbres de 40 à 50 cm de circonférence dont le houppier atteint le sommet de l'ensemble structural moyen.

Ces remarques sont confirmées par l'évolution des accroissements en fonction de la hauteur des arbres (Fig. 8). Les plus forts accroissements relatifs sont en effet le fait d'arbres de 10 à 15 mètres de haut.

Enfin, les arbres qui présentaient au début de l'expérience un déficit relatif de croissance cambiale — rapport hauteur/diamètre (H/D) élevé — ont tous montré des taux de croissance importants (Fig. 9). La signification de ces arbres venus dans des « cheminées écologiques » a été discutée par Oldeman (*op. cit.*). Un rapport H/D élevé traduit la prédominance de la croissance terminale sur la croissance cambiale et serait dû à un défaut des entrées énergétiques. Si la viabilité

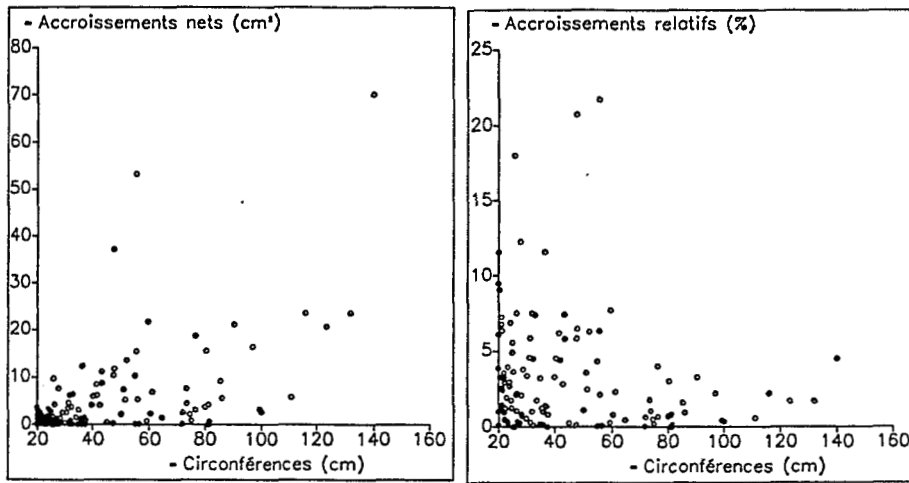


Figure 6. — Distribution des accroissements en surface terrière en fonction de la circonférence pour les arbres appartenant à des espèces de la strate supérieure de la forêt (données relatives à l'ensemble des peuplements étudiés). a) accroissements nets ; b) accroissements relatifs.

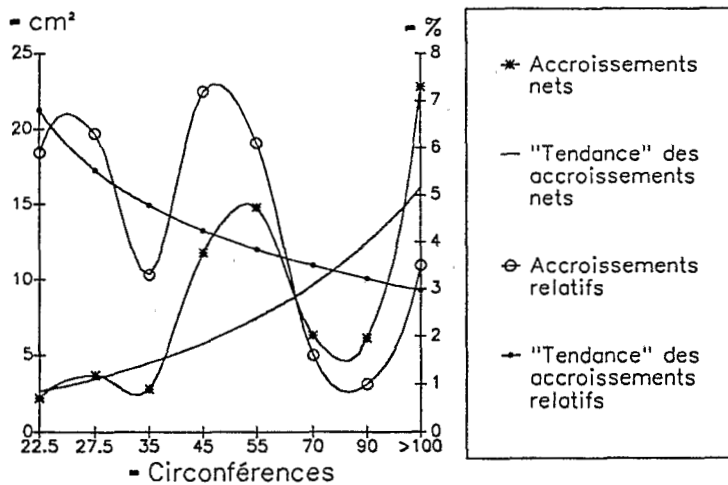


Figure 7. — Distribution des accroissements moyens par classes de circonférence pour les arbres appartenant à des espèces de la strate supérieure de la forêt (données relatives à l'ensemble des peuplements étudiés).

de tels individus est souvent précaire (Oldeman, 1976, p. 543) il est possible que la priorité donnée à la croissance terminale présente dans certains cas, comme le suggèrent les observations précédentes, un avantage dans la course à la lumière.

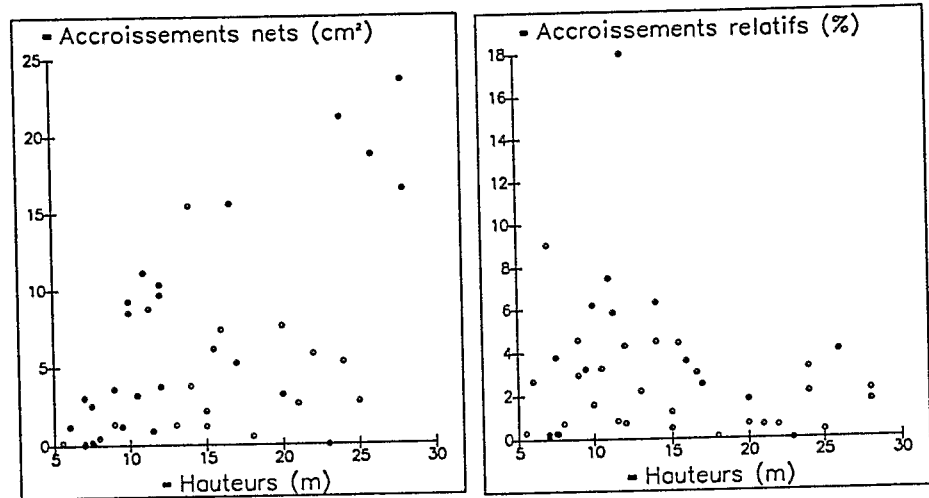


Figure 8. — Distribution des accroissements en surface terrière en fonction de la hauteur totale pour les arbres appartenant à des espèces de la strate supérieure de la forêt (données relatives à l'ensemble des peuplements étudiés). a) accroissements nets ; b) accroissements relatifs.

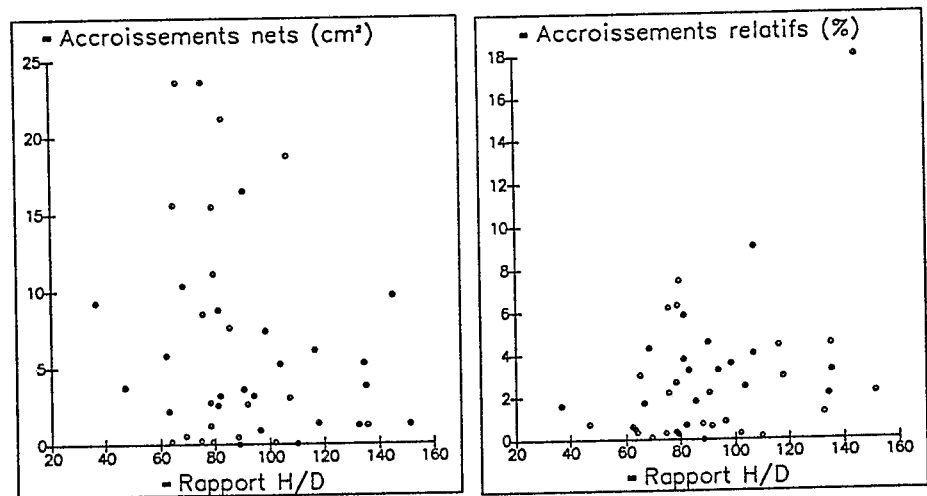


Figure 9. — Distribution des accroissements en surface terrière en fonction du rapport hauteur/diamètre (H/D) initial pour les arbres appartenant à des espèces de la strate supérieure de la forêt (données relatives à l'ensemble des peuplements étudiés). a) accroissements nets ; b) accroissements relatifs.

B. MORTALITÉ

La plus forte mortalité (de l'ordre de 4 % par an) est observée sur la parcelle S4 de reconstitution forestière, où elle touche essentiellement des espèces pionnières de petite taille, et sur la parcelle P3 où une partie du peuplement paraît sur le déclin (Tab. I). Dans les autres peuplements le taux annuel de mortalité varie entre 1 et 2,8 %, valeurs conformes à celles généralement observées en forêt tropicale (Putz *et al.*, 1985 ; Manokaran *et al.*, 1987 ; Swaine, 1989).

Cette mortalité affecte de manière égale toutes les classes d'âge, puisque les distributions des circonférences des arbres morts ne sont pas significativement différentes de celles de l'ensemble du peuplement (Tab. II).

TABLEAU II

Comparaison de la distribution des circonférences des arbres morts à celle de l'ensemble du peuplement (tous sites confondus)

Circonférences (cm)	Peuplement	Arbres morts	
		Th	O
20-30	47	7	8
30-60	41	6	7
> 60	33	5	3

$\chi^2 = 1,109$: les deux distributions (Th et O) ne sont pas significativement différentes

Th : effectifs théoriques des arbres morts, proportionnels aux effectifs de l'ensemble des arbres du peuplement ; O : effectifs observés.

La mort des arbres est généralement précédée d'une ou plusieurs années sans croissance ou à croissance faible. La mort subite d'un arbre à forte croissance est rare, mais nous l'avons cependant observée en 1975 chez un *Olax subscorpioidea* dont le taux de croissance avait été de 5 % en 1974.

C. ÉVOLUTION DE LA CROISSANCE AU COURS DU TEMPS

1. Quelques exemples

Sur la parcelle T6 en galerie forestière un *Lonchocarpus sericeus* (Papilionacées) montre une croissance régulière, dont la tendance s'ajuste à un modèle linéaire (Fig. 10b). C'est un arbre de l'ensemble structural supérieur dont la circonférence au début de l'expérience était de 97 cm (diamètre = 31 cm) et la hauteur de 28 m. Le taux d'accroissement relatif annuel moyen de la surface terrière est de 2,2 %, mais varie cependant d'une année à l'autre, les valeurs minimales et maximales observées étant respectivement de 0,88 % en 1980 et de

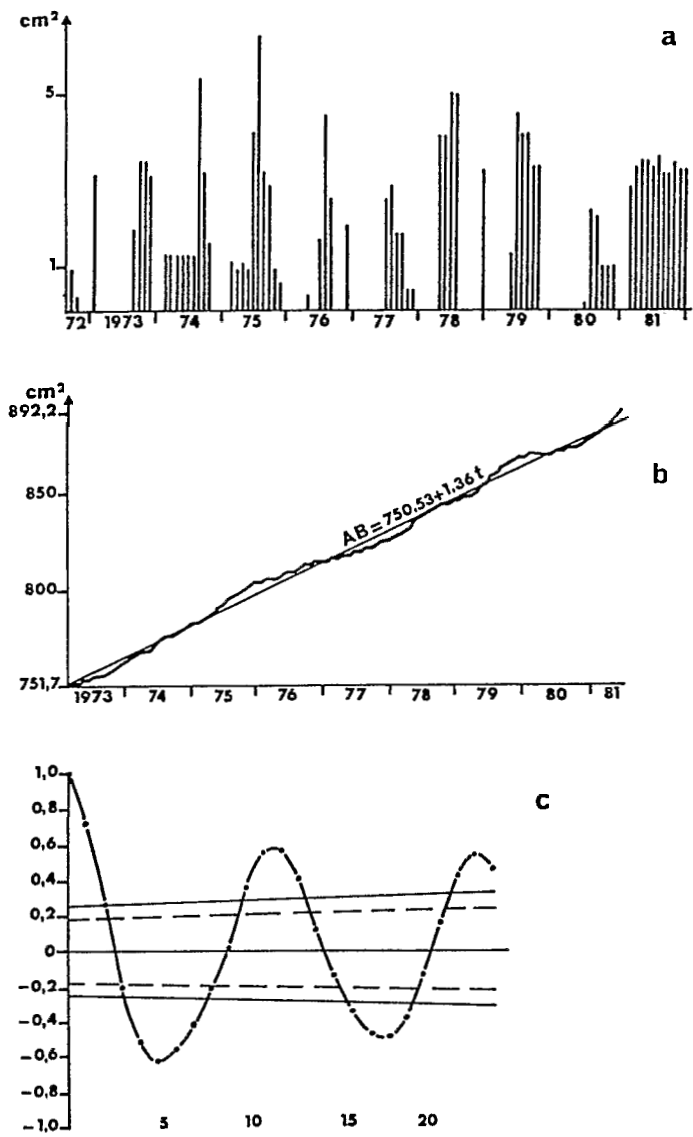


Figure 10. — Croissance de la surface terrière chez un *Lonchocarpus sericeus* en galerie forestière (Parcelle T6). Arbre de l'ensemble structural supérieur, hauteur initiale : 28 m, circonférence initiale : 97 cm. a) accroissements mensuels, corrigés des rétractions; b) tendance de la croissance; c) corrélogramme.

4,16 % en 1981. La croissance intervient généralement d'avril à décembre, elle est le plus souvent particulièrement importante en juin, juillet et août. Les maximums s'observent le plus fréquemment en juillet (1975, 1976, 1977, 1978, 1980) à la fin de la grande saison pluvieuse. Ils ont aussi été observés en juin (1979), en août

(1974) et même en septembre-octobre durant la petite saison pluvieuse. En 1981, alors que l'accroissement de l'arbre est particulièrement fort, la croissance se produit de façon relativement régulière dès le mois de mai (Fig. 10a). En 1976 un regain de croissance est observé en novembre, alors qu'en 1973 et 1978 une croissance de saison sèche est observée en janvier et en décembre. Ce rythme saisonnier relativement constant se traduit par une périodicité de croissance de 12 mois (Fig. 10c).

Un *Dialium guineense* (Césalpiniacées) de forêt de plateau (parcelle P3) fournit un autre exemple de croissance dont la tendance s'ajuste à un modèle linéaire (Fig. 11b). Il s'agit de l'un des deux troncs d'un arbre ramifié dès la base, le second tronc ayant une croissance presque nulle (0,08 %) et semblant sur le déclin. C'est un arbre de 26 m de haut appartenant à l'ensemble structural supérieur et dont la circonférence initiale était de 76,5 cm (diamètre = 24,4 cm). Le taux annuel d'accroissement relatif est en moyenne de 4 %, mais les valeurs extrêmes observées sont de 2,5 % en 1981 et de 6,5 % en 1973.

Le rythme de croissance de cet arbre est assez singulier, la croissance maximale intervient en effet alternativement, une année pendant la grande saison pluvieuse en mai, juin ou juillet (1976, 1978, 1980), l'année suivante pendant la petite saison pluvieuse en octobre et novembre (1977, 1979, 1981). En 1979 la croissance est typiquement bimodale, un premier maximum s'observe en effet en juin ; il est moins important (maximum secondaire) que le second (maximum principal) qui se produit en novembre (Fig. 11a). Le corrélogramme traduit cette alternance et met en évidence une périodicité bisannuelle (Fig. 11c).

Chez un *Celtis zenkeri* de forêt de plateau (parcelle P3) la croissance augmente avec le temps et peut s'ajuster à un modèle exponentiel (Fig. 12b). Le taux de croissance de la surface terrière passe ainsi de 9,5 % en 1976 à 20,5 % et 20,3 % en 1980 et 1981. Il s'agit d'un arbre jeune d'une essence appartenant à l'ensemble structural supérieur de la forêt, de circonférence initiale de 26 cm (diamètre = 8,3 cm). Sa hauteur de 12 m en début d'expérience en fait un arbre qui pénètre dans la strate supérieure ; l'accélération de croissance qui est observée correspond donc probablement à l'« effet de libération » invoqué plus haut.

Le rythme saisonnier de croissance est bimodal jusqu'en 1979, puis en 1980 et 1981, alors que les taux d'accroissement sont très élevés, la croissance devient pratiquement régulière de février à décembre. L'arrêt de croissance de saison sèche reste cependant bien marqué (Fig. 12a). Le corrélogramme traduit ce rythme annuel et indique une périodicité de 12 mois (Fig. 12c).

Un autre exemple d'arbre dont la croissance s'accélère avec le temps est donné sur la parcelle T6 en galerie forestière par un jeune *Cola gigantea* (Sterculiacées), mais ici la tendance ne peut s'ajuster à aucun modèle simple (Fig. 13b). Il s'agit d'un arbre jeune de 51,5 cm de circonférence (diamètre = 16,4 cm) et de 17 m de hauteur au début de l'expérience. Le taux d'accroissement annuel moyen est de 2,5 %, mais la croissance reste faible durant les cinq premières années ; elle est même nulle en 1977, puis s'accroît brusquement en 1978 pour atteindre 7 % en 1981. Il s'agit d'un arbre dominé pendant la première période, croissant dans une « cheminée écologique » (au sens d'Oldeman, 1972), qui pénètre ensuite dans une strate plus claire de la forêt ou il bénéficie d'une trouée récente dans la voûte forestière.

Le rythme saisonnier de la croissance est très irrégulier, comme le montre le corrélogramme où aucune périodicité ne peut être mise en évidence (Fig. 13c). Durant les années de faible croissance, jusqu'en 1977, les accroissements se

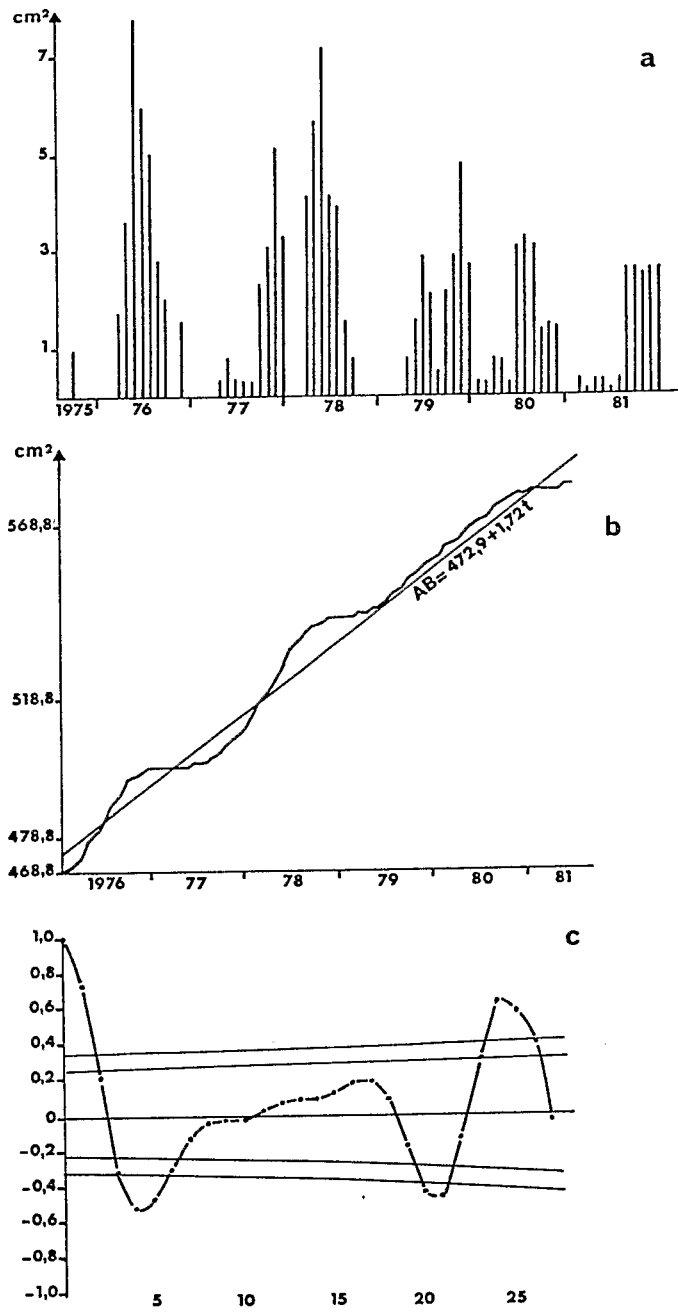


Figure 11. — Croissance de la surface terrière chez un *Dialium guineense* en forêt de plateau (parcelle P3). Arbre de l'ensemble structural supérieur, hauteur initiale : 26 m, circonférence initiale : 76,5 cm.
 a) accroissements mensuels, corrigés des rétractions ; b) tendance de la croissance ;
 c) corrélogramme.

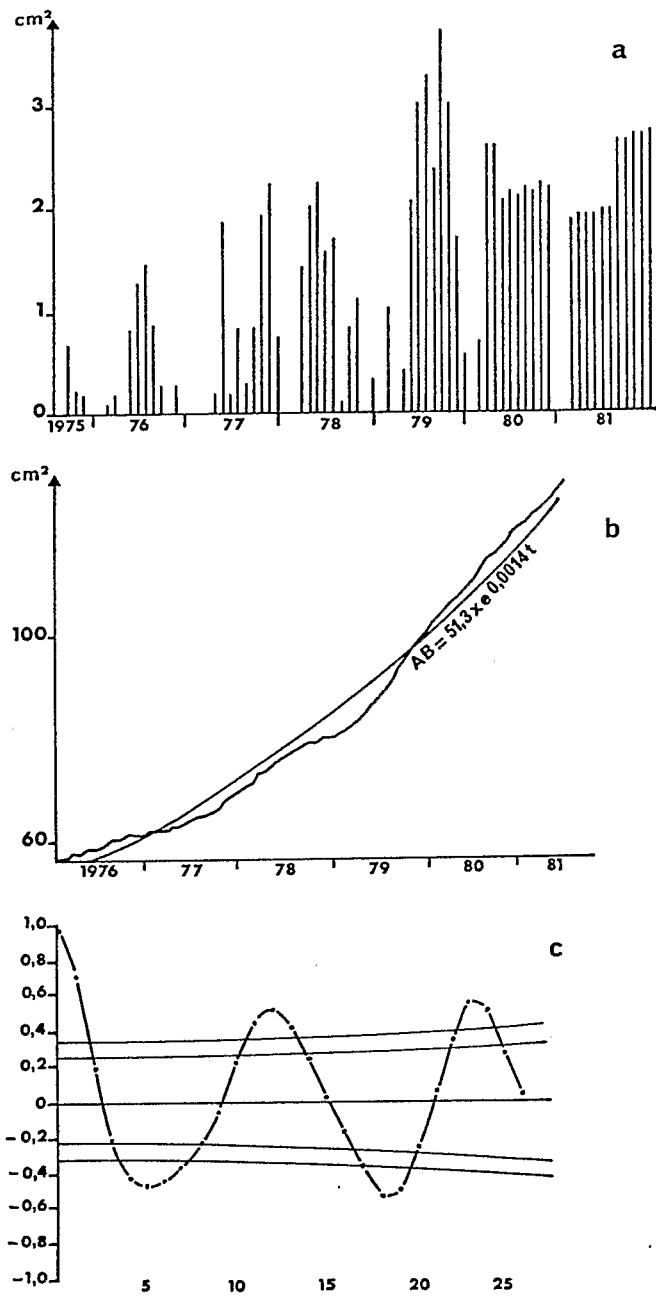


Figure 12. — Croissance de la surface terrière chez un *Celtis zenkeri* en forêt de plateau (parcelle P3). Jeune individu d'une espèce de la strate supérieure, hauteur initiale : 12 m, circonférence initiale : 26 cm. a) accroissements mensuels, corrigés des rétractions ; b) tendance de la croissance ; c) corrélogramme.

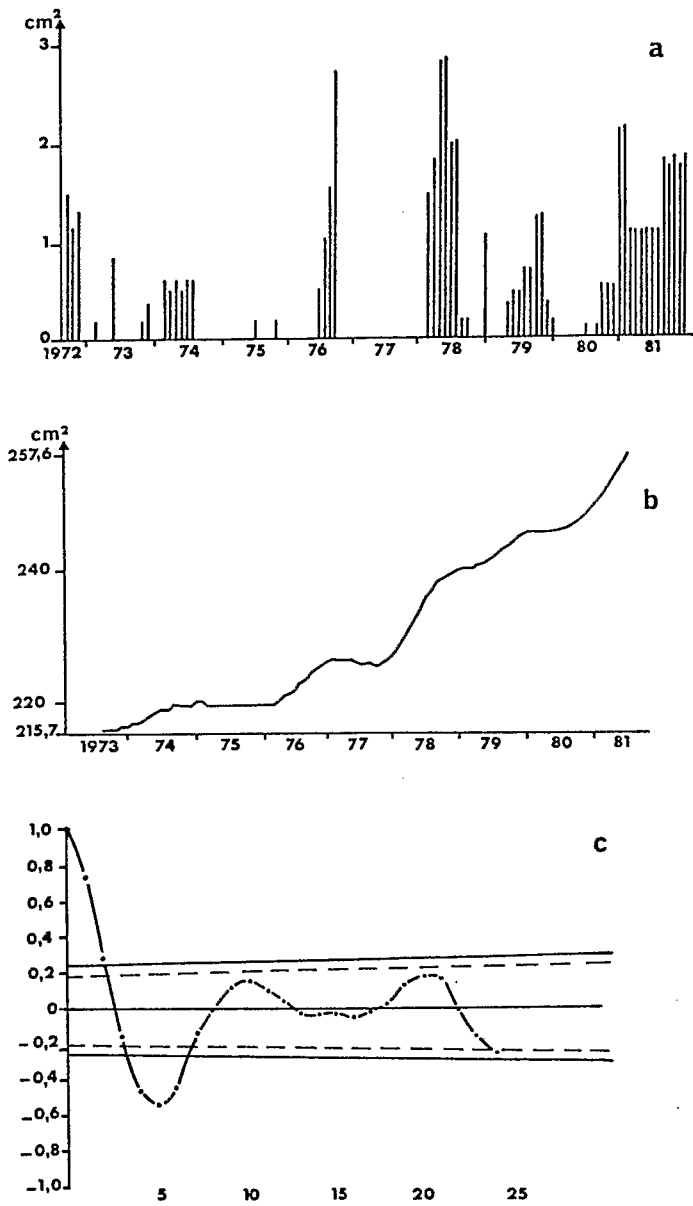


Figure 13. — Croissance de la surface terrière chez un *Cola gigantea* en forêt galerie (parcelle T6). Jeune individu d'une espèce de la strate supérieure, hauteur initiale : 17 m, circonférence initiale : 51,5 cm. a) accroissements mensuels, corrigés des rétractions; b) tendance de la croissance; c) corrélogramme.

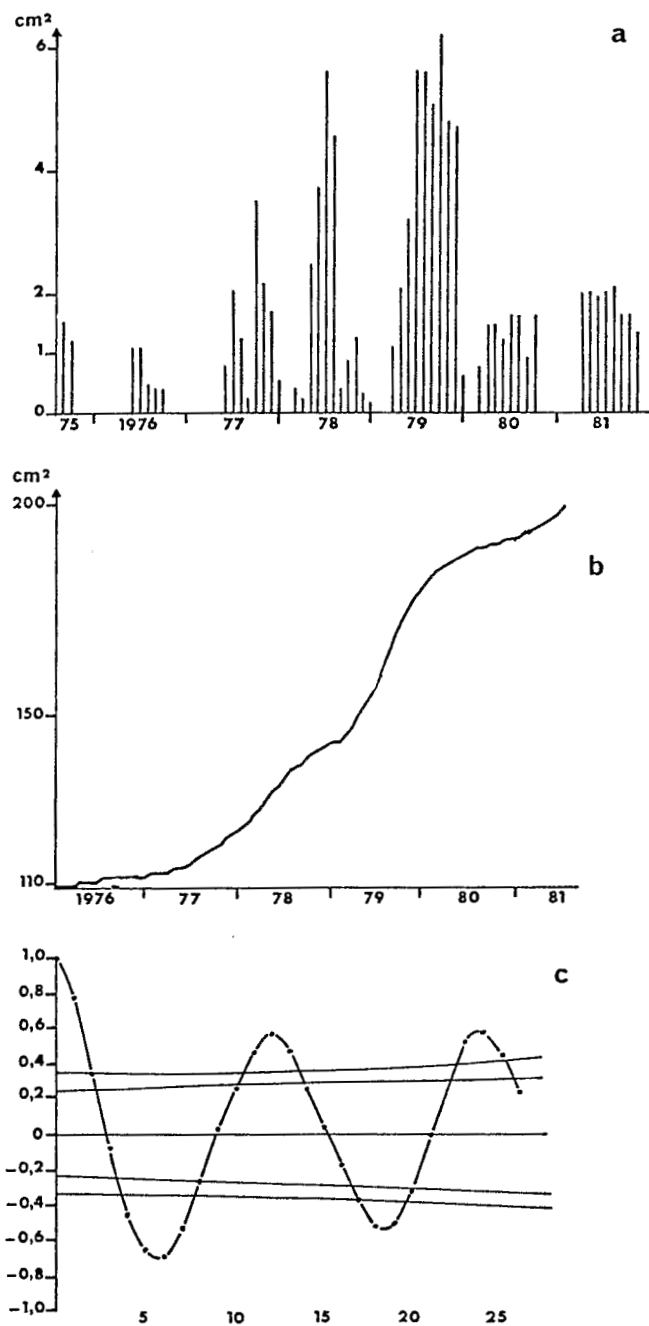


Figure 14. — Croissance de la surface terrière chez un *Malacantha alnifolia* en forêt de plateau (parcelle P3). Arbre moyen, hauteur initiale : 11 m, circonférence initiale : 36,5 cm. a) accroissements mensuels, corrigés des rétractions ; b) tendance de la croissance ; c) corrélogramme.

produisent à diverses périodes de l'année, profitant peut être de l'opportunité de conditions climatiques ou microclimatiques temporairement favorables. Lorsque la croissance s'accélère, un lien avec le cycle saisonnier des pluies s'établit ; cependant la croissance se poursuit de façon continue depuis la fin de 1980 et durant toute l'année 1981, alors que le taux de croissance devient élevé, la croissance de saison sèche est même particulièrement forte.

Un *Malacantha alnifolia* (Sapotacées) de forêt de plateau (parcelle P3) offre un autre exemple de croissance irrégulière. C'est un arbre de l'ensemble structural moyen, de 11 m de haut et de 36,5 cm de circonférence (diamètre = 11,6 cm) au début de l'expérience.

La tendance indique une croissance forte, continue, mais irrégulière (Fig. 14b). Le taux de croissance annuel moyen, de 11,6 %, est en effet élevé, mais sa variabilité est importante puisque les valeurs extrêmes observées sont 3,1 % en 1976 et 27 % en 1979.

Le rythme saisonnier se traduit par un arrêt de croissance toujours net en saison sèche, et une croissance parfois bimodale de grande et petite saison pluvieuse (1977, 1978). En 1979, où le taux de croissance est très élevé, une croissance soutenue et assez régulière s'observe de juin à novembre (Fig. 14a). La concordance entre croissance et cycle des pluies reste ainsi bonne malgré la très forte variabilité des taux de croissance annuels, ce que traduit bien le corrélogramme qui met nettement en évidence une périodicité de 12 mois (Fig. 14c).

Un *Napoleona vogelii* (Lecythidacées) de galerie forestière (parcelle T6) illustre enfin la croissance intermittente fréquemment observée chez les arbustes du sous-bois (Fig. 15b). Durant neuf ans la croissance n'est intervenue que trois fois, en saison sèche ou au début de la saison des pluies, séparées par plusieurs années sans croissance (Fig. 15a). Aucun rythme annuel de croissance ne peut être mis en évidence (Fig. 15c).

2. Résultats relatifs à l'ensemble des arbres étudiés

a) Variation interannuelle de la croissance

Lorsque la croissance est suffisamment régulière au cours des années, sa tendance peut s'ajuster à un modèle linéaire comme chez 37 % des individus de l'ensemble des peuplements étudiés. Cela correspond à la croissance « autocorrélée » au sens de Swaine *et al.* (1987a). La croissance exponentielle est plus rare sur des périodes d'observation ne dépassant pas 5 à 9 ans et ne concerne que 2 % des cas.

Chez 17 % des individus la croissance, bien que continue car elle se produit chaque année, est irrégulière ; elle présente en effet une forte variabilité interannuelle et ne s'ajuste pas ou s'ajuste mal, sur la période étudiée, à des modèles simples. Il est cependant probable qu'observée sur une période plus longue la croissance de la plupart de ces individus soit « autocorrélée » avec cependant une assez forte variabilité. On peut donc estimer que la croissance est relativement « prévisible » et « autocorrélée », au moins chez environ 40 % des individus et au plus chez 54 % d'entre eux.

La croissance est au contraire irrégulière, discontinue et intervient de façon intermittente, séparée par de longues périodes d'inactivité cambiale apparente,

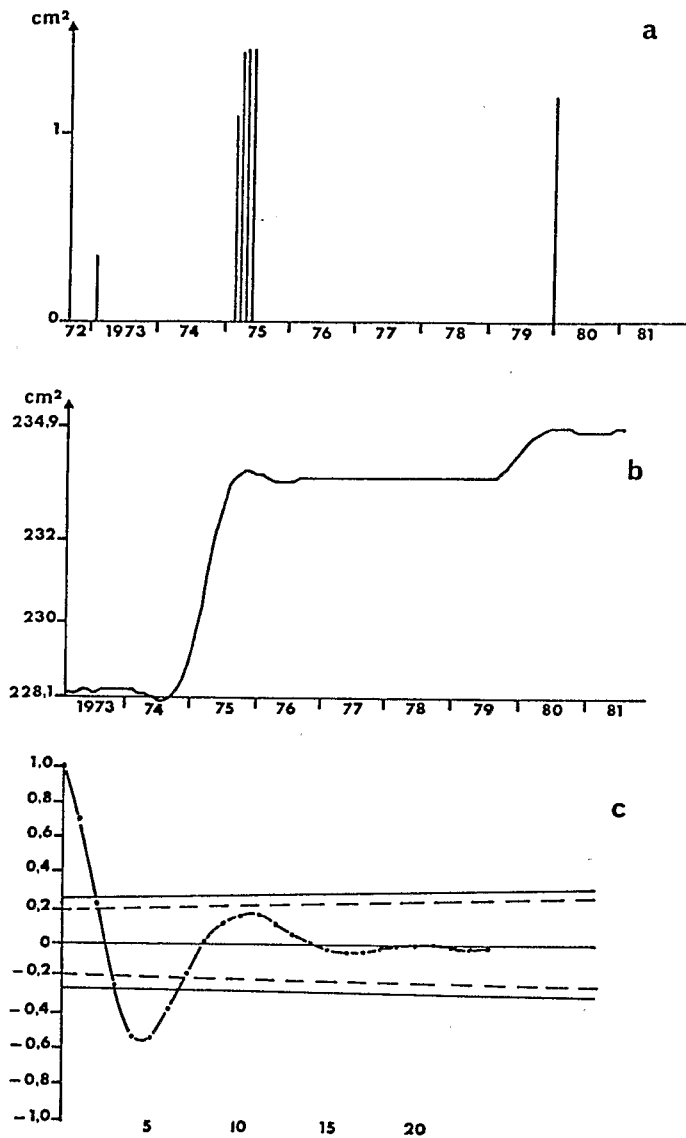


Figure 15. — Croissance de la surface terrière chez un *Napoleona vogelii* en forêt galerie (parcelle T6). Arbre de sous-bois, hauteur initiale : 8 m, circonférence initiale : 53,5 cm. a) accroissements mensuels, corrigés des rétractions ; b) tendance de la croissance ; c) corrélogramme.

chez 13 % des individus. Elle s'accélère à la fin de la période d'observation dans 10 % des cas ou au contraire, dans 20 % des cas, présente alors un net ralentissement.

La distribution de ces comportements de croissance varie beaucoup d'un peuplement à l'autre (Fig. 16). Il n'apparaît cependant pas de différences entre les

comportements des arbres de forêt galerie et de forêt de plateau ; en revanche, l'état de développement et l'architecture des peuplements semblent déterminants. La croissance régulière est par exemple plus fréquente dans les peuplements jeunes, les individus à fort taux de croissance ayant en effet le plus souvent ce type de comportement. A l'inverse nombre d'individus à faible taux d'accroissement ont une croissance intermittente ou sont des arbres sur le déclin dont la croissance diminue avec le temps (Tab. III).

La part de la production ligneuse due aux arbres à croissance régulière est de ce fait relativement élevée. Elle est de l'ordre de 40 à 50 % dans les peuplements matures et atteint 80 % dans des peuplements plus productifs chez lesquels la variabilité interannuelle de la croissance est alors relativement faible (Tab. IV).

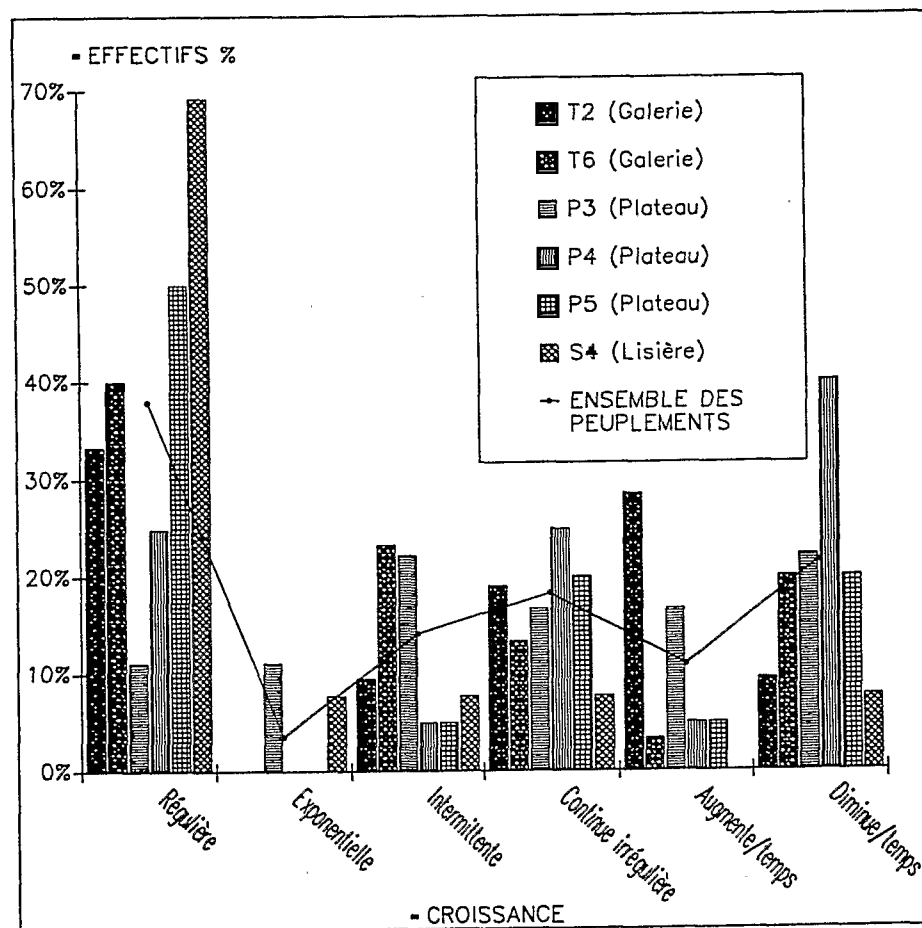


Figure 16. — Distribution des différents types de croissance dans les divers peuplements étudiés.

TABLEAU III

Relation entre tendance de la croissance et taux d'accroissement (tous sites confondus).

Taux	LIN	EXP	INT	IRR	ACC	RAL
< = 2	13	0	14	7	7	18
2 à 4	11	0	2	10	4	4
> 4	21	3	0	4	1	3

$\chi^2 = 42,6$ Hypothèse d'indépendance rejetée à la certitude 99 %

En italique : effectifs s'écartant le plus de la valeur théorique ;
 LIN : croissance régulière linéaire ;
 EXP : croissance exponentielle ;
 INT : croissance intermittente ;
 IRR : croissance irrégulière ;
 ACC : accélération de la croissance au cours du temps ;
 RAL : diminution de la croissance au cours du temps.

TABLEAU IV

Importance relative des arbres à croissance régulière dans les divers peuplements étudiés

	T2	P3	P5	P4	T6	S4
I %	33	22	50	25	40	77
P %	46	40	88	80	77	81

I % : pourcentage du nombre d'individus
 P % : pourcentage de la production.

b) Rythmes de croissance

La périodicité de douze mois est la plus fréquente, 33 % des individus s'y conforment nettement (Tab. V). Elle se rencontre surtout chez les arbres à fort taux de croissance (Tab. VI). Cela confirme les observations de Detienne (1989) qui indique que les arbres à fort taux de croissance présentent une saisonnalité marquée avec en particulier une réduction nette de la croissance durant la saison sèche. Nos observations montrent toutefois que chez certains individus une croissance régulière se poursuivant en saison sèche peut se produire lors d'années à forte croissance (cf. Fig. 12).

Des rythmes de croissance plus courts ou plus longs que l'année existent aussi, en particulier chez certains arbustes de sous-bois où des périodicités inférieures au rythme climatique ont été mises en évidence. Dans 28 % des cas aucune périodicité apparente n'a pu être décelée ; il s'agit le plus souvent d'arbres à croissance lente et intermittente.

TABLEAU V

Fréquence des périodicités de croissance pour les diverses catégories d'arbres (tous sites confondus)

Périodicité (mois)	A %	B %	D %	Total %
0	29	13	42	28
< = 10	2	3	7	4
11	9,5	25	7	13
12	31	40	28	33
13	19	13	16	16
> = 14	9,5	8	0	6

A : arbres d'avenir d'espèces de l'étage supérieur ; B : arbres de l'ensemble structural supérieur ; D : arbres du sous-bois.

TABLEAU VI

Distribution des périodicités de croissance en circonférence des arbres en fonction de leurs taux d'accroissement (tous sites confondus).

Accroissements (%)	Périodicité en mois					
	0	< = 10	11	12	13	> = 14
< = 2	27	2	11	14	10	4
2 à 4	7	3	4	14	5	1
> 4	4	0	3	16	7	3

$\chi^2 = 19,63$ hypothèse d'indépendance rejetée à la certitude 95 %

En italiques : effectif s'écartant le plus de la valeur théorique.

La croissance de la surface terrière des peuplements suit le rythme climatique saisonnier : elle est minimale en janvier, pendant la grande saison sèche, et maximale durant la saison des pluies, principalement en juin et juillet, mais n'est cependant généralement pas ralentie par le déficit pluviométrique d'août (Devineau, 1989).

Il existe néanmoins une certaine variabilité des comportements individuels. Selon les années et les individus, les plus fortes croissances peuvent en effet se produire à diverses périodes du cycle annuel et il y a parfois plusieurs maximums au cours de l'année (cf. Fig. 11).

Dans les peuplements suivis durant neuf années successives (T2, T6 et P1), la répartition annuelle des maximums montre que ceux-ci peuvent survenir tout au long de l'année, même en saison sèche dans le cas de certains arbres de sous-bois (Fig. 17). Ces maximums sont cependant de loin les plus fréquents en juin et juillet ; un regain de croissance s'observe aussi souvent en octobre ou novembre,

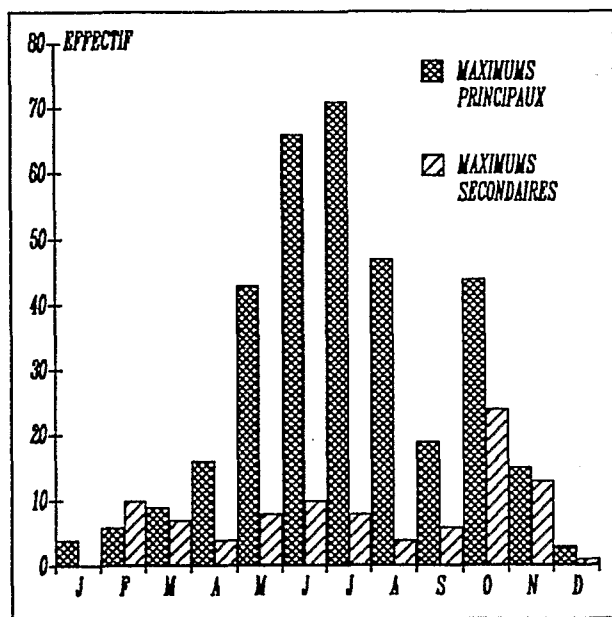


Figure 17. — Répartition annuelle des maximums de croissance de la surface terrière des arbres dans trois peuplements (T2, T6, P1) suivis pendant neuf ans.

fin de la seconde saison pluvieuse où se produisent parfois des défeuillaisons précoces chez les grands arbres (Devineau, 1974, 1976, 1984).

Ces observations sont cohérentes avec celles de divers auteurs mentionnant une activité annuelle bimodale du cambium, liée à la grande et à la petite saison des pluies (Fahn *et al.*, 1981 ; Jacoby, 1989). Il faut toutefois remarquer que chez certains individus l'activité annuelle bimodale du cambium n'est pas constante ; selon les années en effet la croissance peut soit présenter deux maximums, soit un seul durant la grande ou la petite saison des pluies (cf. Fig. 11 et 12).

D. VARIABILITÉ INTRA-SPÉCIFIQUE

Dans les peuplements, étudiés ici dans leur ensemble, les espèces sont représentées par trop peu d'individus pour qu'une étude précise de la variabilité intra-spécifique de la croissance puisse être effectuée. Seules quelques indications sur celle-ci peuvent être obtenues pour les espèces les plus abondantes.

Les trois espèces ayant le plus de représentants dans nos relevés sont *Dialium guineense* (17 individus), *Holarrhena floribunda* (15 individus), et *Celtis zenkeri* (11 individus). Le *Dialium* est une espèce constante dans les formations forestières de Lamto ; il se régénère dès les stades pionniers, mais aussi sous forêt. L'*Holarrhena* est plus typiquement une espèce pionnière, qui peut persister

longtemps en forêt, mais se régénère mal en sous-bois. Le *Celtis*, caractéristique des forêts de plateau, est aussi une espèce présente dès les stades pionniers de la reconstitution forestière et dont la régénération semble peu tolérante à l'ombrage de la forêt. Chez ces trois espèces la variabilité des taux de croissance est du même ordre de grandeur que celle de l'ensemble des individus du peuplement. Certains arbres ont des croissances faibles, inférieures à 1 %, et d'autres des croissances fortes. Les valeurs maximales observées sont ainsi de 26 % chez un *Celtis*, de 12 % chez un *Holarrhena* et de 11 % chez un *Dialium*. De même, chez ces trois espèces, et bien que le cycle saisonnier de croissance soit le plus fréquent, aucune périodicité de croissance n'apparaît chez certains de leurs représentants, tandis que chez d'autres des périodicités sensiblement différentes du cycle annuel ont été rencontrées (Tab. VII).

Nous avons par ailleurs montré précédemment (Devineau, 1984, p. 223) que dans un même peuplement de forêt de plateau (parcelle P3) les divers *Dialium* se trouvaient répartis sur l'ensemble du plan des deux premiers facteurs d'une analyse factorielle (réalisée à partir des taux de croissance mensuels pour toute la durée de l'étude) portant sur les comportements de croissance de tous individus de toutes les espèces de ce peuplement.

Cela traduit une certaine plasticité du comportement de l'espèce qui est capable d'adopter les principales stratégies de croissance mises en œuvre par l'ensemble des espèces, pour mieux répondre aux diverses conditions microclimatiques existant au sein du peuplement.

III. — CONCLUSIONS

La variabilité des taux de croissance des arbres dans les forêts tropicales a déjà été montrée par divers auteurs (Ng *et al.*, 1974 ; Whittmore, 1975, 1982 ; Prevost et Puig, 1981 ; Primack *et al.*, 1985 ; Loffeier, 1989 ; Hladik, 1982 ; Swaine *et al.*, 1987 ; Swaine, 1989) et en particulier pour des forêts humides de Côte d'Ivoire (Huttel *et al.*, 1975). Le degré d'exposition de la couronne à l'énergie lumineuse, le rôle des microsites liés à des différences locales de qualité du sol, les différentes potentialités de croissance des diverses espèces, ou encore la variabilité génétique au sein d'une même espèce, sont les causes le plus souvent invoquées pour en rendre compte.

Les résultats obtenus dans la présente étude mettent en évidence divers aspects de cette variabilité qui traduisent la capacité des espèces à croître dans un milieu hétérogène dans l'espace et dans le temps. Comme d'autres auteurs (Swaine *et al.*, 1987 dans des forêts du Ghana ou Loffeier 1989, en Inde, par exemple), nos propres résultats sur les espèces les plus abondantes des forêts de Lamto montrent que la variabilité entre les individus d'une même espèce, dans un même peuplement, est toujours importante et qu'il existe ainsi des « stratégies de croissance très diversifiées au sein d'une même espèce » (Loffeier *op. cit.*).

La variabilité des taux de croissance, qui reflète partiellement la structure démographique du peuplement, traduit aussi l'hétérogénéité de la structure spatiale de la forêt et de son architecture, principalement en réponse aux conditions locales d'éclaircissement. Alexandre (1977) en donne un bon exemple pour *Turraenthus africana*, arbre de la forêt humide ivoirienne. L'auteur indique que cette espèce sciaphile peut être sensible à de très faibles différences des conditions lumineuses en sous-bois.

TABLEAU VII

Taux et périodicité de croissance pour tous les arbres suivis appartenant aux trois espèces les plus abondantes sur les sites étudiés.

+ : corrélation significative (seuil 0,05), ++ : corrélation hautement significative (seuil 0,01), - : corrélation non significative.

Arbre N°	Parcelle	Circonférence initiale	Accroissement annuel moyen	Accroissement maximum	Périodicité
		cm	%	%	mois
<i>Dialium guineense</i> (CESALPINIACEES)					
Forêt de plateau					
119	P4	24,3	6,87	10,88	++ 14
148	P5	31,5	5,86	6,80	++ 12
99	P3	32,5	4,49	7,71	++ 13
90	P3	76,5	4,02	6,53	++ 24
133	P5	23,4	3,92	8,54	++ 12
102	P3	29,0	3,79	10,39	-
135	P5	21,6	2,43	4,71	+ 12
122	P4	26,5	2,14	6,41	++ 10
93	P3	35,5	1,23	5,22	-
97	P3	37,5	0,83	2,46	+ 11
98	P3	31,5	0,30	0,63	+ 23
120	P4	26,5	0,12	0,37	++ 13
Forêt galerie					
18	T2	56,0	2,11	4,26	-
23	T2	85,5	1,59	4,65	++ 11
10	T2	76,5	0,68	1,52	++ 11
9	T2	111,0	0,59	2,36	++ 13
Lisière					
229	S4	27,9	12,29	15,11	
<i>Holarrhena floribunda</i> (APOCYNACEES)					
Forêt de plateau					
123	P4	32,0	7,54	11,61	++ 12
109	P4	123,5	1,71	2,29	++ 12
136	P5	81,5	0,11	0,20	++ 13
91	P3	81,5	0	0	-
Forêt galerie					
35	T6	55,5	6,31	10,61	++ 12
65	T6	41,8	4,41	7,26	++ 12
2	T2	55,0	4,30	9,07	++ 12
5	T2	51,0	3,57	12,04	++ 12
6	T2	27,0	0,33	2,98	-
Lisière					
227	S4	20,0	6,76	10,06	++ 12
225	S4	40,4	4,53	6,07	-
217	S4	30,5	3,37	4,76	++ 13
226	S4	21,5	1,42	1,84	++ 13
216	S4	34,9	0,20	0,69	++ 11
<i>Celtis zenkeri</i> (ULMACEES)					
Forêt de plateau					
94	P3	26,0	17,99	26,35	++ 12
137	P5	59,5	7,71	9,84	++ 12
139	P5	47,7	6,47	8,70	++ 13
132	P5	52,0	6,28	10,66	++ 12
147	P5	140,0	4,49	5,00	++ 13
141	P5	22,0	3,28	6,34	-
134	P5	24,8	1,73	3,17	-
131	P5	36,9	1,35	2,16	+ 14
28	P1	74,8	1,20	2,48	+ 12
27	P1	85,0	1,04	2,72	++ 12
29	P1	81,5	0,58	1,65	-

La variabilité de l'évolution de la croissance dans le temps traduit en outre une certaine plasticité de la croissance des arbres en réponse aux modifications de l'architecture forestière.

Dans ces forêts naturelles, seul un nombre relativement restreint d'arbres (20 à 30 %) assurent à eux seuls la plus grande part (80 %) de la production des peuplements. Chez ces individus à fort taux d'accroissement, la croissance est par ailleurs le plus souvent régulière. Dans les forêts de Lamto on peut ainsi estimer que 54 % des arbres ont une croissance qui peut s'ajuster à un modèle linéaire si l'on prend en compte une période de temps suffisamment longue. Ces résultats sont semblables à ceux de Swaine (1987) qui rapporte que, dans les forêts qu'il a étudiées au Ghana, la majorité des arbres ont une croissance « autocorrélée ». Cet auteur (Swaine, 1989) souligne qu'il existe de ce fait des possibilités de prévision et de gestion de la production forestière fondées sur une approche « arbre par arbre ». Il faut ajouter, nous venons de le voir, que les arbres à croissance régulière-linéaire sont aussi les plus productifs.

A l'inverse, de nombreux arbres ont une croissance lente. Leur destin et leur signification écologique sont variés. La plus grande partie (31 %) des arbres à croissance lente sont sur le déclin et leur taux de croissance diminue avec le temps. Ils seront probablement progressivement éliminés (cf aussi Loffeier *op. cit.*). La mortalité touche en effet pour l'essentiel des arbres à taux de croissance faible.

Un certain nombre de ces individus à croissance lente semblent cependant pouvoir se maintenir et présentent, soit une croissance relativement régulière (22 % des cas), soit au contraire une croissance intermittente (24 % des cas). Celle-ci peut alors traduire une utilisation opportuniste des ressources comme chez de nombreux arbres de sous-bois ou chez de jeunes arbres qui profitent par exemple de la période de défeuillaison des grands arbres alors que les conditions hydriques sont favorables.

Enfin, chez 10 % des individus, un regain de croissance a été observé en réponse probablement à l'établissement de meilleures conditions microclimatiques. C'est le cas d'arbres profitant d'une trouée nouvellement créée ou d'arbres qui atteignent une strate plus claire de la forêt. Chez ces derniers la « priorité » donnée à la croissance terminale sur la croissance cambiale (rapport H/D élevé) peut être un moyen de se dégager rapidement des strates basses et sombres.

La variabilité saisonnière de la croissance traduit par ailleurs une certaine plasticité vis-à-vis des conditions climatiques, en particulier de la répartition des pluies et de l'évolution de la teneur en eau du sol dont nous avons montré ailleurs l'importance sur la phénologie de la défeuillaison des arbres et sur la production ligneuse (Devineau, 1974, 1976, 1989).

L'hypothèse de rythmes endogènes doit aussi être évoquée. Elle est probable pour certains arbres, principalement du sous-bois, chez lesquels des périodicités plus courtes que le cycle annuel ont été mises en évidence. L'existence de tels rythmes endogènes et la diversité des réponses au rythme climatique pourrait alors expliquer que seuls 33 % des individus étudiés présentent nettement un rythme de croissance de douze mois.

Il semble nécessaire d'insister sur la signification écologique d'une telle diversité des comportements de croissance des arbres au sein des forêts naturelles, et en particulier sur l'importante proportion des arbres à croissance lente qui peuvent apparaître comme un « poids mort » du point de vue de la production forestière.

Le grand nombre, parmi eux, d'arbres sur le déclin justifie l'utilité des coupes dans l'aménagement des forêts, mais il faut les mener avec discernement et se fonder sur des études scientifiques précises (voir à ce sujet le travail de Loffeier *op. cit.*). La faible productivité de certains individus est en effet l'un des aspects d'une diversité de comportements de croissance qui permet aux espèces et aux peuplements forestiers de répondre à la variabilité spatiale et temporelle de leur environnement. La présence d'arbres en attente dans les différentes strates forestières peut être ainsi considérée comme un moyen de maintenir un état stable dans des communautés végétales où les trouées dues à la mort totale ou partielle des arbres représentent des perturbations répétées d'importance faible ou moyenne.

RÉSUMÉ

Dans les forêts semi-caducifoliées de Lamto la croissance en circonférence des arbres a été suivie mensuellement, sur 7 parcelles, pendant 5 à 9 ans, grâce à des rubans dendromètres de Liming.

Les forêts de Lamto sont apparentées aux forêts semi-décidues perturbées par les feux décrites au Ghana par Hall et Swaine (1981). La moyenne annuelle des précipitations est, à Lamto, de 1 200 mm et la répartition des pluies au cours de l'année est bimodale.

Dans les peuplements étudiés les distributions des taux d'accroissement obéissent à des lois log-normales, ce qui traduit le fait qu'un nombre restreint d'individus contribuent pour une large part à la production forestière.

Les taux de croissance sont très variables, même pour des arbres de taille identique. Les courbes des accroissements moyens par classes de circonférence sont cependant conformes aux lois d'évolution de la production au cours du temps ; c'est ainsi que les accroissements absolus augmentent avec la taille des individus, alors que les accroissements relatifs diminuent. Les taux de croissance des arbres pénétrant dans la strate supérieure de la forêt sont cependant généralement élevés.

La mortalité annuelle varie de 1 à 4 % selon les sites, et est indépendante de la taille des arbres.

Chez 40 % des arbres étudiés, et probablement chez 54 % d'entre eux si l'analyse avait porté sur une période plus longue, l'évolution de la croissance au cours du temps paraît relativement régulière et linéaire. Ce type de croissance est plus fréquent chez les arbres à fort taux d'accroissement et les arbres à croissance régulière contribuent par conséquent pour une part importante à la production forestière. La croissance intermittente, qui correspond à l'absence de croissance durant une ou plusieurs années consécutives, est observée dans 13 % des cas. Elle est fréquente chez les arbres à faible taux de croissance, ainsi que chez les arbres de sous-bois. La croissance peut aussi augmenter avec le temps dans le cas d'arbres bénéficiant d'une amélioration des conditions microclimatiques ou au contraire diminuer chez des arbres sur le déclin.

La périodicité de 12 mois, qui correspond au rythme climatique, est la plus fréquente, en particulier chez les arbres à taux de croissance élevé. Au cours de l'année les maximums de croissance se produisent le plus souvent durant la grande ou la petite saison des pluies. Des croissances bimodales, correspondant aux deux saisons pluvieuses, sont parfois observées.

La croissance de saison sèche peut aussi se produire, en particulier chez les arbres de sous-bois ou parfois chez les arbres à croissance forte.

La variabilité de la croissance des arbres au sein des peuplements est, pour une large part, due à la variabilité intra-spécifique, comme le montrent les taux de croissance et les périodicités observés chez les trois espèces les plus abondantes dans les peuplements étudiés.

SUMMARY

The girth increment of forest trees was studied at Lamto, Ivory Coast, using Liming's dendrometers. Every tree over 20 cm gbh was monitored monthly, during 5 to 9 years, in seven forest stands.

The Lamto forests very closely resemble the « fire zone subtype » of the West African semi-deciduous forests of Ghana (Hall and Swaine, 1981). The annual rainfall averages 1 200 mm, with a yearly bimodal pattern (Fig. 2).

Girth increments are log-normal in the forest stands studied, with a few individuals contributing the largest part of the forest production (Fig. 5).

Girth increments vary widely, even between trees of similar size (Fig. 6). However, the mean absolute growth rate by size class increases with size, whereas relative growth rate decreases. Nevertheless, fast growth rates are recorded for trees entering the upper forest layer (Fig. 7).

The mortality rate of trees ranges, between stands, from 1 to 4 % (Tab. I), and is independent of tree size (Tab. II).

Growth rates change with time in a regular and linear way in 40 % of the trees studied, and probably 54 % had the study been longer (Fig. 16). Regular girth increment is more frequent among fast growing trees (Tabs. III and IV). Intermittent growth, defined as the absence of increment during one or several consecutive years, is observed in 13 % of the trees. It is frequent in slow growing and undergrowth trees (Tab. III). Increasing or decreasing growth rates are also observed ; they respectively correspond to trees benefiting from improved climatic conditions, or to senescent trees.

A yearly periodicity of growth, in conformity with the local climatic cycle, is the pattern most commonly observed, mainly in fast growing trees (Tabs. V and VI). The maximum annual growth increment occurs during the long, or the short, rainy seasons (Fig. 17). A bimodal yearly pattern may also be observed (Figs. 11 and 12). A dry season girth increment may also occur, mostly among understorey trees, but it may also be seen in fast growing trees (Figs. 10, 13 and 15).

At the community level, the variability of growth patterns is due, for a large part, to intra-specific variability, as illustrated by the growth rates, and periodicity of growth, of the 3 most abundant species studied (Tab. VII).

REFERENCES

- ALEXANDRE, D.Y. (1977). — Régénération naturelle d'un arbre caractéristique de la forêt équatoriale de Côte d'Ivoire : *Turraenthus africana* Pellegr. *Oecol. Plant.*, 12 : 241-262.
- ALVIN, P. de T. (1964). — Tree growth periodicity in tropical climates. In *The Formation of Wood in Forest Trees*. M.H. Zimmerman (éd.), Academic Press, New York : 479-496.
- AUBREVILLE, A. (1959). — *La flore forestière de la Côte d'Ivoire*. C.T.F.T. Nogent sur Marne.

- CROW, T.R. (1980). — A rain forest chronicle: a 50 years record of change in structure and composition at El Verde, Puerto Rico. *Biotropica*, 12 : 42-45.
- DETIENNE, P. (1989). — Appearance and periodicity of growth rings in some tropical wood. *IAWA Bulletin*, N.S., 10 (2) : 123-132.
- DEVINEAU, J.L. (1974). — Un an de mesures d'accroissements d'aires basales dans les forêts galeries de Lamto. *Bulletin de Liaison des Chercheurs de Lamto*, Université d'Abidjan, mars 1974 : 36-47.
- DEVINEAU, J.L. (1975). — *Etude quantitative des forêts-galeries de Lamto (Moyenne Côte d'Ivoire)*. Thèse de 3^e cycle, Université de Paris VI.
- DEVINEAU, J.L. (1976). — Principales caractéristiques physiologiques et floristiques des formations forestières de Lamto (Moyenne Côte d'Ivoire). *Ann. Univ. Abidjan*, E, 9 : 26-33.
- DEVINEAU, J.L. (1976). — Données préliminaires sur la litière et la chute des feuilles dans quelques formations forestières semi-décidues de Côte d'Ivoire. *Oecol. Plant.*, 11 : 375-395.
- DEVINEAU, J.L. (1982). — Etude pondérale des litières d'arbres dans deux types de forêts tropophiles en Côte d'Ivoire. *Ann. Univ. Abidjan*, E, 15 : 27-62.
- DEVINEAU, J.L. (1984). — Structure et dynamique de quelques forêts tropophiles de l'ouest africain. *Travaux des Chercheurs de la Station de Lamto*, Ecole Normale Supérieure, Paris, 5 : 1-295.
- DEVINEAU, J.L. (1989). — Accroissements en surface terrière dans des forêts semi-caducifoliées de Côte d'Ivoire. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 309, III : 423-428.
- FAHN, A., BURLEY, J., LONGMAN, K.A., MARIAUX, A. and TOMLINSON, P.B. (1981). — Possible contribution of wood anatomy to the determination of the age of tropical trees. In *Age and Growth Rate of Tropical Trees : New Direction for Research*, F.H. Bormann & Berlyn G. (eds) : 31-34. Yale University School of Forestry and Environment Studies, Bulletin n° 94.
- FORGE, P. (1982). — Nouvelle approche de la définition des saisons climatiques de la région de Lamto (Côte d'Ivoire). *Ann. Univ. Abidjan*, E, 15 : 7-25.
- FRANQUIN, P. (1973). — Analyse agroclimatique en région tropicale : méthode des intersections et période fréquentielle de végétation. *Agr. Trop.*, 6-7 : 665-681.
- GUILLAUMET, J.L. et ADJANOHOON, E. (1971). — La végétation de la Côte d'Ivoire in : *Le milieu naturel de Côte d'Ivoire. Mémoires de l'ORSTOM*, 50 : 157-232.
- HALL, J.B. and SWAINE, M.B. (1981). — *Distribution and Ecology of Vascular Plants in a Tropical Rain Forest. Forest vegetation in Ghana*. W. Junk, The Hague.
- HLADIK, A. (1982). — Dynamique d'une forêt équatoriale africaine : mesures en temps réel et comparaison du potentiel de croissance des différentes espèces. *Acta oecol., Oecol. gener.*, 3 : 373-392.
- HUTTEL, C. et BERNHARD-REVERSAT, F. (1975). — Biomasse végétale et productivité primaire, cycle de la matière organique. In : *Recherches sur l'écosystème de la forêt sub-équatoriale de basse Côte d'Ivoire*, *Terre Vie*, 29 : 203-228.
- JACOBY, G.G. (1989). — Overview of tree-ring analysis in tropical regions. *IAWA Bulletin*, N.S., 10 (2) : 99-108.
- LAMOTTE, M. (1967). — Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Présentation du milieu et du programme de travail. *Terre Vie*, 21 : 197-215.
- LAMOTTE, M. (1970). — La participation au P.B.I. de la station d'écologie tropicale de Lamto (Côte d'Ivoire). *Bull. Soc. Ecol.*, 2 : 58-65.
- LANG, G.E. and KNIGHT, D.H. (1986). — Tree growth, mortality, recruitment, and canopy gap formation during a 10-year period in a tropical moist forest. *Ecology*, 64 : 1075-1080.
- LECORDIER, C. (1974). — Le climat de la région de Lamto. *Bulletin de Liaison des Chercheurs de Lamto*, n° spécial, 1 : 45-103.
- LIEBERMAN, D. and LIEBERMAN, M. (1987). — Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica. *J. Trop. Ecol.*, 3 : 347-358.
- LIMING, F.G. (1957). — Home made dendrometers. *J. Forestry*, 55 : 575-577.
- LOFFEIER, M.E. (1989). — Sylviculture et sylvigénèse en forêt sempervirente du Coorg (Sud-ouest de l'Inde). *Institut Français de Pondichéry, Travaux de la Section Scientifique et Technique*, 26 : 1-211.
- MARIAUX, A. (1981). — Past effort in measuring age and annual growth rate of tropical trees. In : *Age and Growth Rate of Tropical Trees : New Direction for Research*, F.H. Bormann & Berlyn G. (eds) : 20-30. Yale University School of Forestry and Environment Studies, Bulletin n° 94.

- MANOKARAN, K.M. and KOCHUMEN, K.M. (1987). — Recruitment, growth and mortality of tree species in a lowland dipterocarp forest in peninsular Malaysia. *J. trop. Ecol.*, 3 : 315-330.
- NG, F.S.P. and TANG, H.T. (1974). — Comparative growth rates of Malaysian trees. *Malaysian Forester*, 37 : 2-23.
- OKALI, D.U.U. and OLA-ADAMS, B.A. (1987). — Tree population changes in treated rain forest at Omo Forest Reserve, south western Nigeria. *J. trop. Ecol.*, 3 : 291-314.
- OLDEMAN, R.A.A. (1974). — L'architecture de la forêt guyanaise. *Mémoires de l'ORSTOM*, 73 : 1-204.
- OLDEMAN, R.A.A. (1978). — Architecture and energy exchange of dicotyledonous trees in the forest. In *Tropical Trees as Living Systems*, P.B. Tomlinson and M.H. Zimmermann (eds), Cambridge University Press : 535-560.
- PAGNEY, P. (1988). — Le climat de Lamto. *Travaux des Chercheurs de la Station de Lamto*, 8 : 31-79.
- PREVOST, M.F. et PUIG, H. (1981). — Accroissement diamétral des arbres en Guyane : observations sur quelques arbres de forêt primaire et de forêt secondaire. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat.*, B, *Adansonia*, 3 : 147-171.
- PRIMACK, R.B., ASHTON, P.S., CHAI, P. and LEE, H.S. (1985). — Growth rates and population structure of Moraceae trees in Sarawak, East Malaysia. *Ecology*, 66 : 577-588.
- PUTZ, F.E. and MILTON, K. (1985). — Tree mortality rates on Barro Colorado Island. In *The Ecology of a Tropical Forest ; Seasonal Rhythms and Long-term Changes*, E.G. Leight, A.S. Rand & D.M. Winsor (eds) : 95-100.
- ROLLET, B. (1974). — *L'architecture des forêts denses humides sempervirentes de plaine*. CTFT, Nogent sur Marne.
- SWAINE, M.D., HALL, I.J. and ALEXANDER, I.J. (1987). — Tree population dynamics at Kade, Ghana (1968-1982). *J. trop. Ecol.*, 3 : 331-345.
- SWAINE, M.D., LIEBERMAN, D. and PUTZ, F.E. (1987). — The dynamics of tree populations in tropical forests : a review. *J. trop. Ecol.*, 3 : 359-366.
- SWAINE, M.D. (1989). — Population dynamics of tree species in tropical forests. In *Tropical Forests*, Holm-Nielsen L.B., Nielsen I.C. and Balslev H. (eds). Academic Press, London : 101-110.
- VIVIEN, J. et FAURE, J.J. (1985). — *Arbres des forêts denses d'Afrique centrale*. Agence de Coopération Culturelle et Technique, Paris.
- WHITTMORE, T.C. (1975). — *Tropical Rain Forests of the Far East*. Clarendon Press, Oxford.
- WHITTMORE, T.C. (1982). — On pattern and process in forest. In *The Plant Community as a Working Mechanism*, E.J. Newman (ed.) Blackwell Scientific Publications : 45-59.