

L'indice foliaire des forêts tropicales

Analyse bibliographique

Daniel-Yves Alexandre

ORSTOM, B. P. V51, Abidjan (Côte-d'Ivoire) (*).

RÉSUMÉ

L'indice foliaire est un paramètre très utile à connaître mais qui est pratiquement impossible à mesurer dans le cas d'une forêt dense équatoriale. Cet indice ne peut, actuellement, qu'être estimé à partir de méthodes indirectes que nous avons classées en trois groupes :

— les méthodes optiques qui recouvrent l'analyse spectrale de la lumière transmise, la mesure de l'éclairement relatif et l'emploi du fish-eye ou de téléobjectifs. Ces méthodes ont l'inconvénient de confondre pratiquement les organes aériens assimilateurs et non assimilateurs;

— les méthodes allométriques (ou allométriques) qui mettent en évidence une bonne corrélation entre la surface des feuilles d'un arbre et son diamètre au niveau des plus basses branches. L'établissement des barèmes (ou tarifs) nécessite, bien entendu, que soient effectuées un minimum de mesures directes ou semi-directes;

— enfin, sans qu'il s'agisse à proprement parler d'une méthode, on peut estimer l'indice foliaire à partir des mesures de chute de litière de feuilles. L'inconnue majeure est ici la durée de vie des feuilles.

L'ensemble des données bibliographiques analysées montre que l'indice varie plus au sein d'une même forêt, en fonction de l'hétérogénéité structurale et des rythmes saisonniers, qu'entre les différentes forêts étudiées. Au total, l'indice foliaire des forêts équatoriales ne dépasse vraisemblablement pas, au moment du maximum annuel, la valeur de 8,2.

MOTS-CLÉS : *Analyse bibliographique - Indice foliaire - Forêt dense équatoriale.*

SUMMARY

Tropical Rain Forest Leaf Area Index is a data of uppermost importance but is almost impossible to measure directly. This index can be estimated by three different approaches.

— First: optical means such as spectral analysis or fish-eye studies; but optical means altogether cannot distinguish between leaves and other aerial parts of the forest.

— Second: allometric methods which seem to yield good results when trunk diameter at branching height is used. Allometric coefficients are rather tedious and time taking to obtain.

— Last: litter falls can be used to derive LAI but unfortunately it supposes knowledge about leaf life span which is yet far out of reach.

Nevertheless Tropical Rain Forest litter falls remain the most documented data leading to an estimation of Leaf Area Index and, all in all, LAI seems fairly constant for all Tropical Rain Forest and can be assigned a maximal annual value of 8.2 with good confidence.

KEY-WORDS: *Review - Leaf area index - Tropical rain forest.*

(*) Adresse actuelle : Laboratoire d'Écologie Végétale, Université de Paris-Sud, Bâtiment 431, 91405 Orsay (France).

Acta Oecologica/Oecologia Generalis, 0243-766X/1981/299/\$ 5.00/© Gauthier-Villars

NTIFIQUE N° 246

es

d

, biophysique,
ule vivante ou

al macromole-

formation and

graphies

NRS
00 Paris

RS (chèque joint)
ation

elles

aise

B. 1009 ex 1

O. R. S. T. O. M. Fonds Documentaire

N° : 3485 ex 1

Cote : B

INTRODUCTION

Parmi les paramètres qui peuvent le mieux définir une communauté végétale, l'indice foliaire, ou LAI (pour Leaf Area Index, selon la terminologie anglo-saxonne généralement adoptée), c'est-à-dire la surface totale des feuilles des végétaux d'une parcelle rapportée à la surface de cette parcelle, est certainement l'un des plus utilisés.

L'indice foliaire est, avec les paramètres structuraux, la base de tous les modèles qui permettent de rendre compte de la pénétration de la lumière aux différents niveaux d'un couvert et qui peuvent permettre l'étude de son fonctionnement photosynthétique. Les modèles sont surtout un des meilleurs moyens d'investigation de systèmes qui, comme le couvert de la forêt tropicale, sont trop complexes pour être étudiés directement. C'est ainsi que nous avons employé un modèle pour décrire la structure et l'évolution des couverts forestiers dans la région de Taï au sud-ouest de la Côte-d'Ivoire (ALEXANDRE, 1981). Une estimation de l'indice foliaire était pour cette étude indispensable; c'est ce qui nous a conduit à l'étude ci-après et c'est aussi la raison pour laquelle nous insisterons particulièrement sur les exemples concernant les forêts éburnéennes.

Les données bibliographiques sur l'indice foliaire des forêts tropicales sont rares et bien souvent contradictoires; c'est qu'en effet, dans leur cas, la mesure directe est extrêmement difficile. Toutes les données que nous allons trouver ne sont que des estimations, des mesures indirectes ou au mieux semi-directes. Nous allons cependant montrer que l'indice foliaire varie vraisemblablement dans d'étroites limites pour toutes les forêts tropicales et qu'il est donc possible, quand on ne dispose d'aucun élément d'appréciation, d'utiliser une valeur moyenne sans risques excessifs d'erreur.

Nous commencerons notre revue bibliographique par les mesures les plus sûres : les mesures semi-directes.

A. — MESURES SEMI-DIRECTES

Nous appellerons mesures semi-directes les mesures qui consistent en un échantillonnage de la biomasse foliaire accompagné d'une mesure de la surface spécifique (surface par unité de masse) des feuilles. La mesure de la surface spécifique fait elle-même l'objet d'un échantillonnage.

Bien que ces mesures semi-directes soient beaucoup plus facilement réalisables que des mesures directes, elles restent rares. Nous en citerons trois : celles de ODUM *et al.* (1963) à Porto Rico, de GOLLEY *et al.* (1975) à Panama et de KATO *et al.* (1978) en Malaisie.

La forêt étudiée à Porto Rico par ODUM *et al.* est d'un type particulier puisqu'il s'agit d'une forêt d'altitude dont les arbres n'atteignent que des dimensions modestes. Les travaux qui y ont été effectués sont cependant remarquables par leur précision et par le fait qu'on ait cherché à y lier indice foliaire et transmission spectrale de la lumière (travaux repris par JORDAN (1968 et 1969), cf. tableau III). Les résultats des mesures par prélèvements s'échelonnent de 1,95 à 12,6 m²/m², avec une moyenne de 6,4.

Les mesures de GOLLEY et de son équipe, à Panama, ont été répétées en saison sèche et en saison des pluies dans deux forêts voisines. En saison des pluies, la biomasse foliaire, de 11,4 tonnes/ha pour les strates supérieures et de 0,6 pour la strate inférieure, correspondrait à un LAI de 22,4. En saison sèche, on aurait respective-

ment 7,4 + 0,7
elles montrent
remment identi

La forêt de
dense asiatique.
gique Internatic
avec moins de
arbres y atteign
Khao Chong qu
ont abattu plus
(2 000 m²). La
spécifique des
13 m²/kg pour l

Hormis ces
estimations ind

Le LAI pe
caractères de tr
celle de la litièr

a) MÉTHODES C

Parmi les n
prometteuse. El
rouge proche t
(1969), à Porto
par beau temps.
l'utilisation par
peut conduire à
vaux classiques

La méthod
LIAMS *et al.* (19
pour une forêt
(1977) reprend
pour une autre
l'éclairement re

En Guyane
JORDAN mais el
Les auteurs util
objectif (ici 135
pour diverses in
1973, 1976). On
de la surface ré
est sous-estimé.
un grand nomb
la loi de Beer-Le
de l'inclinaison

ment 7,4 + 0,7 tonnes/ha pour un LAI de 10,6. Ces valeurs de LAI sont très élevées, elles montrent une variation du simple au double, ou bien entre deux forêts apparemment identiques ou bien, et c'est plus probable, entre deux périodes climatiques.

La forêt de Pasoh au sud de la péninsule malaise est, elle, typique d'une forêt dense asiatique, ce qui lui a valu d'être retenue dans le cadre du Programme Biologique International. La pluviométrie n'est que de 1 807 mm/an mais il n'y a que 2 mois avec moins de 100 mm et 0 mois avec moins de 50 mm de pluie (KIRA, 1978). Les arbres y atteignent une cinquantaine de mètres de haut, de même que dans la forêt de Khao Chong qui a été étudiée par OGAWA *et al.* (1965). Pour leur étude, KATO *et al.* ont abattu plusieurs parcelles de la forêt de Pasoh dont une parcelle de 20 × 100 m (2 000 m²). La biomasse foliaire y est de 8,2 tonnes/ha et le LAI de 8,0. La surface spécifique des feuilles augmente régulièrement de 7 m²/kg pour les émergents à 13 m²/kg pour les plantules.

Hormis ces quelques mesures, on ne possède pour la forêt tropicale que des estimations indirectes.

B. — MESURES INDIRECTES

Le LAI peut être estimé indirectement par trois voies différentes : l'étude des caractères de transmission de la lumière, celle des corrélations entre mensurations et celle de la litière.

a) MÉTHODES OPTIQUES

Parmi les méthodes optiques, la méthode spectrale nous paraît particulièrement prometteuse. Elle repose sur la propriété qu'ont les feuilles de laisser passer l'infrarouge proche tout en étant pratiquement opaques dans le visible. Ainsi JORDAN (1969), à Porto Rico, mesure le rapport de l'intensité lumineuse à 675 et 800 nm, par beau temps, le soleil étant au zénith, et trouve un LAI moyen de 6,6. Notons que l'utilisation par cet auteur d'un fil plombé vertical pour l'étalonnage de la méthode peut conduire à une certaine sous-estimation du LAI ainsi que le montrent les travaux classiques de WARREN-WILSON (1960, 1963, 1965).

La méthode de JORDAN et le coefficient établi à Porto Rico sont repris par WILLIAMS *et al.* (1972) au Brésil, dans le bas Rio Negro. Le LAI ainsi estimé est de 6,0 pour une forêt de *terra firme* (4,9 pour une forêt inondée). NONATO DA CONCEICAO (1977) reprend à son tour les données de WILLIAMS *et al.* et arrive à un LAI de 6,6 pour une autre forêt de *terra firme* près de Manaus, en se contentant de mesurer l'éclairement relatif.

En Guyane, BONHOMME *et al.* (1973) tentent également d'utiliser la méthode de JORDAN mais elle « conduit à des valeurs beaucoup trop variables pour être fiable ». Les auteurs utilisent en outre deux techniques photographiques, le fish-eye et le téléobjectif (ici 135 mm). Dans les deux cas, il s'agit de mesurer le pourcentage de « trous » pour diverses incidences, méthode classique décrite entre autres par BONHOMME (1970, 1973, 1976). On connaît les avantages du fish-eye mais, en forêt dense, compte tenu de la surface réduite du négatif et de la petitesse des trous, le pourcentage de trous est sous-estimé. Le téléobjectif quant à lui enregistre les petits trous mais demande un grand nombre de clichés. On sait que « le pourcentage de trous » T est donné par la loi de Beer-Lambert : $T = \exp(-k_{ia} \cdot F)$ où k est le coefficient d'extinction fonction de l'inclinaison i des feuilles et de α l'angle d'incidence des rayons lumineux, F étant

l'indice foliaire. Pour une incidence de 32° , k est pratiquement indépendant de l'inclinaison des feuilles. Ici l'angle de prise de vue est de 35° et k est pris égal à 0,95, ce qui donne un LAI de 5,0.

Il faut remarquer que tous les organes aériens, y compris les troncs, font obstacle à la pénétration de la lumière, et qu'il sera le plus souvent bien difficile avec les techniques optiques de distinguer la part d'interception qui revient aux feuilles de celle qui revient aux autres organes (ALEXANDRE, 1981).

b) ALLÉLOMÉTRIE

Comme le montrent KIRA & SHIDEI (1967), les différentes dimensions d'un arbre sont liées entre elles et il est donc possible à partir d'une seule mesure d'estimer les autres. On peut, par exemple, à partir de la mesure simple et rapide du diamètre du tronc à 1,30 m (ou *DBH*) estimer la hauteur de l'arbre, la biomasse du tronc, des branches..., des feuilles. Les relations sont souvent de la forme $w = AD^h$, où w est la masse d'un organe, D le *DBH* et A et h des constantes. Chacune des dimensions est évaluée à partir d'une estimation d'une dimension plus facile à calculer et l'erreur relative augmente naturellement d'équation en équation. L'indice foliaire est généralement estimé en dernier et c'est donc sur lui que porte l'incertitude maximum.

Parmi les mesures alléométriques de l'indice foliaire effectuées en forêt tropicale, il faut citer en bonne place les travaux de OGAWA *et al.* (1965) portant sur la forêt de Khao Chong en Thaïlande. D'après ces auteurs : « What is most remarkable about leaf amount is the fact that it tends to approach a certain asymptotic value with the increase in size (of the trunk). » Ils sont donc conduits à utiliser des équations hyperboliques pour ne pas surestimer la surface foliaire des arbres de gros diamètre et obtiennent ainsi un LAI de 12,3 pour une biomasse foliaire de 8,4 tonnes/ha.

Ainsi que l'indique KIRA (1978), cette valeur élevée, ainsi que celles données par d'autres auteurs comme GOLLEY *et al.*, provient certainement d'une erreur d'échantillonnage pour la détermination de la surface spécifique ou surface des feuilles par unité de masse. Cette surface diminue en effet beaucoup au fur et à mesure que l'on s'élève vers la voûte. Notons que dans une étude antérieure, l'équipe de OGAWA avait attribué à la forêt galerie de Mae Hoi un indice foliaire de 16,6 (OGAWA *et al.*, 1961) sans tenir compte de la tendance asymptotique de la surface foliaire. Les équations hyperboliques permettent d'affiner le résultat à 12,1, ce qui reste élevé mais montre bien dans quel sens vont les estimations successives de l'indice foliaire.

OGAWA *et al.* montrent en outre que la biomasse foliaire est très variable pour de petites parcelles de 10×10 m, avec des valeurs allant de 49 à 117 kg, mais devient constante pour des parcelles plus grandes ($1\ 600\text{ m}^2$).

On peut signaler que OGAWA *et al.* (1961) ont tenté d'étendre la validité de leurs équations à d'autres forêts. C'est ainsi qu'ils ont estimé à 8,5 et 9,5 le LAI des forêts de Côte-d'Ivoire et du Nigeria d'après les relevés de AUBREVILLE (1938) et de JONES (1965). Le côté hasardeux d'une telle tentative n'a, bien sûr, pas échappé aux auteurs.

Une autre équipe japonaise (HOZUMI *et al.*, 1969) travaillant au Cambodge dans la forêt de Chékô ($P = 3\ 726$ mm, alt. 0, long. 11° N), estime la surface foliaire à partir de la mesure du *DBH* et de la hauteur totale, et non pas à partir du seul *DBH*. Le LAI des arbres de plus de 4,5 cm de diamètre est 5,80 pour une biomasse de 6,51 tonnes/ha, celui du sous-bois ($DBH < 4,5$ cm) est de 1,57 pour une biomasse

de 0,83 tonne/ha (OGAWA *et al.* (1965) vers une asymptote basse branche à *et al.* (1964), n'a

A partir de le LAI de la forêt mètre d'une parcelle La strate inférieure moyen de 7,1 à rement dense et surface de près

Enfin, JORGE Carlos, estimant LAI à 5,2 avec est de 5 tonnes pauvreté du sol pour la même biomasses foliaires une fois la gran

c) CHUTE DE LI

Les mesures de l'indice foliaire

La mesure d'échantillonnage minimum d'une décomposition hors de portée

Pour connaître la surface spécifique (1978), la mesure spécifique mesurée au moment de la chute des feuilles EDWARDS (1977) espèces donc av

On sait d'ailleurs la biomasse foliaire. de 5,9 à 10,6 % ODUM et RUIZ-de 6 à 9 %. KIRK la forêt de Pasco Colorado, évalué 2,5 % (total 11,9) gent moins de 2

Mais on se rend encore incompl

de 0,83 tonne/ha, soit au total un LAI de 7,4. Contrairement à ce qu'observent OGAWA *et al.* (1965), pour HOZUMI *et al.* le poids de feuilles par arbre ne tendrait pas vers une asymptote. D'ailleurs l'utilisation par ces auteurs du diamètre sous la plus basse branche au lieu et place du *DBH*, selon la « pipe model theory » de SHINOZAKI *et al.* (1964), n'améliore pas leurs résultats.

A partir des mesures de KATO *et al.* (1978) (cf. ci-dessus), KIRA (1978) estime le LAI de la forêt de Pasoh à 6,87 pour l'ensemble des tiges de plus de 4,5 cm de diamètre d'une parcelle de 0,8 ha, pour une biomasse des feuilles de 7,77 tonnes/ha. La strate inférieure ($D < 4,5$ cm) aurait un LAI de 0,23 à 0,95, soit au total un LAI moyen de 7,1 à 7,82. La parcelle de référence avec son LAI de 8 est donc particulièrement dense et la valeur de KIRA dénote sans doute la présence, inévitable sur une surface de près de 1 ha, d'anciens chablis encore incomplètement cicatrisés.

Enfin, JORDAN et UHL (1978), pour une forêt de *terra firme* de la région de San Carlos, estiment, grâce à l'abattage de 42 arbres, la biomasse à 8,0 tonnes/ha et le LAI à 5,2 avec une surface spécifique de 0,65 ha/tonne. La chute de litière de feuilles est de 5 tonnes/ha/an. Il s'agit d'une forêt dont la croissance serait limitée par la pauvreté du sol. Il est à noter que KLINGE (1979, comm. pers. et en préparation), pour la même région, observe des valeurs de LAI variant de 3 à 16,9 avec des biomasses foliaires allant de 3,4 à 16,9 selon les parcelles. Ces chiffres montrent encore une fois la grande variabilité à petite échelle de l'indice foliaire.

c) CHUTE DE LITIÈRE

Les mesures de chutes annuelles de litière fournissent une dernière approche de l'indice foliaire des forêts tropicales.

La mesure de la litière de feuilles ne pose pas d'autre problème que celui d'un échantillonnage convenable dans le temps et dans l'espace. On s'accorde sur une durée minimum d'une année avec des prélèvements au moins bimensuels en raison de la décomposition rapide des feuilles. Il s'agit donc toujours d'un travail assez lourd, hors de portée du visiteur occasionnel.

Pour convertir la nécromasse de feuilles en surface, il suffit de mesurer également la surface spécifique de la litière. Comme le montre l'étude de LEIGH et SMYTHE (1978), la mesure doit être faite à chaque prélèvement : à Barro Colorado, la surface spécifique mesurée varie de 0,82 à 1,69 ha/tonne selon l'époque. Du fait de la résorption au moment de la sénescence, la surface spécifique de la litière est supérieure à celle des feuilles adultes. BRAY et GORHAM (1964) estiment la résorption à 10 %, EDWARDS (1977) à 10 % dans une forêt d'altitude. Cette résorption varie avec les espèces donc avec les forêts (GRUBB, 1977).

On sait d'autre part que les animaux phytophages prélèvent une part de la biomasse foliaire. BRAY (1964) dans trois forêts canadiennes donne une consommation de 5,9 à 10,6 %. La moyenne de 7,8 % est souvent acceptée pour les forêts tropicales. ODUM et RUIZ-REYES (1970) mesurent à Porto Rico un prélèvement par les insectes de 6 à 9 %. KIRA (1978) estime la consommation par les chenilles seules à 4 %, dans la forêt de Pasoh, d'après le poids des déjections. LEIGH et SMYTHE (1978), à Barro Colorado, évaluent la consommation par les insectes à 9 % et celle des vertébrés à 2,5 % (total 11,5 %). En revanche, pour JORDAN et UHL (*loc. cit.*) les insectes mangent moins de 3 % des feuilles, dans une forêt il est vrai particulière.

Mais on sait également que les folivores s'attaquent surtout aux jeunes feuilles encore incomplètement développées, plus riches en protéines et moins chargées de

substances toxiques. Or il est connu qu'il existe fréquemment une croissance compensatoire des feuilles après ablation partielle. Nous pensons donc qu'au niveau de la surface foliaire, l'impact des phytophages est négligeable et qu'il n'y a pas lieu d'en tenir compte.

Connaissant la surface de la litière, on connaîtra la surface foliaire à condition toutefois de savoir quelle est la durée de vie moyenne des feuilles ou mieux celle des feuilles adultes. On peut admettre comme LEIGH (1975) que celle-ci est en moyenne de 1 an. Cependant, d'après WARMING et GRAEBNER (1933) cités par RICHARDS (1952), elle serait de 13-14 mois. Elle est de 15 mois près de San Carlos, sur sols très pauvres, si l'on se base sur les données de JORDAN et UHL (1978). Elle augmenterait avec l'altitude : ainsi selon EDWARDS (1977), elle est de 14 à 16 mois en Nouvelle-Guinée, à 2 500 m, et de 14 à 18 mois à la Jamaïque d'après TANNER (1977 a, cité par GRUBB) dans une forêt ombrophile de haute montagne (« upper mountain rain forest »); les données de ODUM permettent de calculer une durée de vie moyenne de 16 à 18 mois à El Verde. La durée de vie des feuilles est plus longue dans le sous-bois des forêts denses que dans leurs strates supérieures comme le souligne GRUBB. Ainsi *Turraeanthus africana* conserve ses feuilles 3 ans dans le sous-bois (ALEXANDRE, 1977). De même les travaux de BENTLEY (1979) montrent une majorité d'espèces du sous-bois qui gardent leurs feuilles plus de 2 ans.

Sans qu'il soit, à l'heure actuelle, possible d'estimer l'importance de l'erreur, admettre une durée de vie de 1 an entraîne une sous-estimation probable. Ainsi HOPKINS (1966) écrit : « Most of trees at Omo are evergreen and retain their leaves for more than one year so that the higher leaf fall indicates a much higher Leaf Area Index... ».

Il faut cependant noter, à l'encontre de la citation de HOPKINS, que le caractère sempervirent d'une espèce ne suffit pas à lui seul à démontrer une durée de vie des feuilles supérieure à 1 an. Ce serait bien le cas si l'espèce présentait en outre un seul flush annuel, mais certaines espèces de la forêt équatoriale ont une foliation plus ou moins continue ou encore plusieurs flushes annuels et peuvent donc être continuellement feuillées malgré une longévité des feuilles inférieure à 1 an.

Par ailleurs, comme le montrent toutes les études sur le rythme de la chute des feuilles (citons en particulier pour la Côte-d'Ivoire le travail de BERNHARD, 1970), la périodicité du phénomène est bien marquée, même dans les forêts au climat le plus constant (WHITMORE, 1975). On peut donc en déduire que le LAI suit lui-même des variations d'une certaine amplitude, comme nous l'avons souligné à propos des travaux de GOLLEY *et al.* (1975).

Ces réserves montrent que la chute annuelle de litière ne constitue pas *a priori* un bon moyen d'estimation de l'indice foliaire, mais ce sont pratiquement les seuls résultats dont on dispose actuellement.

BRAY et GORHAM donnent dès 1964 une compilation des mesures de la chute de litière dans diverses forêts tropicales. D'après ces auteurs, la moyenne de chute de litière de feuilles en forêt tropicale serait de 6,8 tonnes/ha/an, chiffre qui est souvent repris. On notera que cette moyenne inclut deux fois la même forêt zaïroise à *Brachystegia* et deux valeurs de forêt de montagne ce qui amoindrit son degré de signification. De plus, presque toutes les données sont relatives à la chute globale de litière affectée d'un coefficient 0,66 tiré des seules mesures de NYE (1961). Pour l'ensemble des valeurs concernant des peuplements naturels on obtient une moyenne corrigée de 7,1 tonnes/ha/an.

Nous avons réuni sur le tableau I l'ensemble des résultats les plus représentatifs

TABLEAU I
Chute de litière de feuilles dans diverses forêts tropicales.

Auteur	Date	Localité	Pluie (mm)	Latitude (degrés)	Altitude (m)	Litière de feuilles (t/ha)	Nombre d'années de mesure
--------	------	----------	------------	-------------------	--------------	----------------------------	---------------------------

TABLEAU I
Chute de litière de feuilles dans diverses forêts tropicales.

Auteur	Date	Localité	Pluie (mm)	Latitude (degrés)	Altitude (m)	Litière de feuilles (t/ha)	Nombre d'années de mesure
NYE	1961	Kade, Ghana	1 625	6 N	150	7	1
BRAY & GORHAM	1964	Diverses	—	—	—	(6,8)	—
HOPKINS	1966	Omo, Nigeria	2 072	6 N	< 100	7,2	1
KLINGE & RODRIGUES	1968	Manaus, Brésil	1 780	2 S	45	5,6	2
KIRA & SHIDEI, in KIRA	1969	Khao Chong, Thaïlande	2 718	7 N	—	(11,84)	1 mois
ODUM	1970	El Verde, Puerto Rico	2 380	18 N	510	(5,0)	2
BERNHARD	1970	Banco, Plateau, Côte-d'Ivoire	2 100	5 N	50	8,2	3
		Banco Thalweg, Côte-d'Ivoire	2 100	5 N	20	7,5	3
		Yapo, Plateau, Côte-d'Ivoire	1 800	5 N	80	7,1	2
		Yapo, Thalweg, Côte-d'Ivoire	1 800	5 N	70	6,3	2
CORNFORTH	1970	Trinidad	> 1 800	5 N	70-200	6,9	1
JORDAN	1971	El Verde, Puerto Rico	2 400 à 3 600	18 N	510	(5,5)	3
FOURNIER & DE CASTRO	1973	San José, Costa Rica	2 000	5 N	1 200	(15,5)	8 mois
JOHN	1973	Kade, Ghana (Plateau)	1 625	6 N	150	7,5	2
		(Thalweg)	1 625	6 N	150	7,3	2
LEIGH	1975	Barro, Colorado, Panama (Plateau)	2 725	9 N	137	6,1	2
		Barro, Colorado, Panama (Thalweg)	2 725	9 N	137	7,2	3
GOLLEY <i>et al.</i>	1975	Santa Fe, Panama	2 000	9 N	30	9,6	13 mois
LIM <i>in</i> LEIGH	1975	Pasoh, Malaisie	2 000	2 N	100	7,5	1
HAINES & FOSTER	1977	Barro, Colorado	2 725	9 N	137	5,8	1
KLINGE	1977	Bélem, Brésil, Mocambo	2 277	0 N	10	8	2
LEIGH & SMYTHE	1978	Barro, Colorado, Panama	2 725	9 N	137	7	3
HLADIK	1978	Ipassa, Gabon	1 700	0 N	500	6,5	1
KIRA	1978	Pasoh, Malaisie	2 000	2 N	100	7	1
JORDAN & UHL	1978	San Carlos, Venezuela	—	2 N	< 100	(5)	?
PUIG	1979 (*)	Guyane	3 429	5 N	< 100	5,5	3

Moyenne (sans les valeurs entre parenthèses)..... 7

(*) Et communication personnelle.

que nous avons pu consulter. Les valeurs portant sur une période de moins de 1 an ont été mises entre parenthèses et ne sont pas incluses dans le calcul de la moyenne. Les données provenant de Porto Rico ont été également mises entre parenthèses car elles concernent une forêt de type montagnard (lower mountain rain forest). Les données de BERNHARD (1970) sont reprises de façon plus détaillée sur le tableau II : les forêts du Banco et de Yapo étudiées par cet auteur, toutes deux proches d'Abidjan, diffèrent essentiellement par leur substrat : sables pour la première, argiles pour la deuxième. On remarquera que l'écart entre les valeurs extrêmes mesurées par BERNHARD (5,7 à 9,2), est très voisin de celui qui existe entre les différentes forêts du tableau I (5,3 à 9,6).

TABLEAU II

*Chute annuelle de litière de feuilles en Côte-d'Ivoire d'après BERNHARD (1970)
et en Guyane d'après PUIG (1979 et en préparation).*

Pays	Côte-d'Ivoire				Guyane			
	Banco		Yapo		A	B	C	D
	Plateau	Thalweg	Plateau	Thalweg				
Site								
Mise en place	Avril 1966	Avril 1966	Juillet 1967	Juillet 1967	Février 1978	Février 1978	Février 1978	Septembre 1978
1 ^{re} année	8,2	7,9	6,6	5,7	6,1	5,8	5,0	5,4
2 ^e année	9,2	7,3	7,6	6,8	6,0	5,4	4,8	5,6
3 ^e année	7,2	7,2	—	—	6,0	5,0	5,6	—

Les données de PUIG (1979 et comm. pers.) pour la Guyane, sont également reprises de façon détaillée sur le tableau II. La station A possède un sol à drainage vertical bloqué et une forte déclivité, la station B, également à sol à drainage vertical bloqué, est horizontale, la station C de bas-fond périodiquement inondé possède un sol hydromorphe, enfin la station D possède un sol à drainage libre et serait donc théoriquement la plus propice à la végétation. Dans chacune des stations, 15 récepteurs de 1 m² sont récoltés tous les 15 jours. On remarquera la grande stabilité de la chute annuelle de litière en Guyane.

Pour l'ensemble des valeurs du tableau I, on obtient une moyenne de 7 tonnes/ha/an. Le coefficient de variation est de 12 %, ce qui est peu et montre la grande similitude des diverses forêts denses humides tropicales de plaine.

Cette similitude, notamment pour ce qui concerne la productivité, a été soulignée par de nombreux auteurs, par exemple JORDAN (1971), LEIGH (1975) ou LEMÉE (1975). Excepté dans les forêts sur sols inondables ou toxiques, le facteur limitant principal pour la végétation serait l'insolation, assez constante dans la zone intertropicale, ce qui expliquerait la constance de la production (et accessoirement de l'évapotranspiration (LEIGH, 1975)).

En fait, l'ali (limitante par ex qui ne subissent litière pour les fo saison sèche. Ces tion entre la hau a été notée par (s'observe en Afri du climat (KIRA, une absence com assez peu élevée.

La diminutio l'insolation et su mentation minéra d'Ivoire ou de T montrer une augm ents minéraux. augmentation de Remarquons bien d'un turn-over de d'une épaisseur a

Quoi qu'il er l'homogénéité d'e la sécheresse devi

A l'appui de intéressant de rem de l'état de maturi de feuilles augmen voire supérieures, HAM, 1964; JORDA production de litiè forêt. FOURNIER & 10 mois dans une 15 tonnes par an blablement liée à en forêt dense la c important, les esp perdent leurs feui d'autre part la cr ombrage précoce

La constance nous l'avons dit, à et que ce facteur a tance de l'éclairém de vie de ces feuil telle que les plus b

riode de moins de 1 an
calcul de la moyenne.
entre parenthèses car
ntain rain forest). Les
illée sur le tableau II :
eux proches d'Abidjan,
remière, argiles pour la
mesurées par BERN-
différentes forêts du

BERNHARD (1970)
m).

Guyane		
B	C	D
Janvier 1978	Février 1978	Septembre 1978
5,8	5,0	5,4
5,4	4,8	5,6
5,0	5,6	—

Guyane, sont également
possède un sol à drainage
à sol à drainage vertical
ment inondé possède un
lage libre et serait donc
de des stations, 15 récep-
la grande stabilité de la

ne moyenne de 7 tonnes/
et montre la grande simi-
ne.

productivité, a été soulignée
i (1975) ou LEMÉE (1975).
facteur limitant principal
is la zone intertropicale,
ressoiement de l'évapo-

Ecologica|Ecologia Generalis

En fait, l'alimentation hydrique pourrait, dans certains cas, être supraoptimale (limitante par excès). En effet on peut remarquer, par rapport aux forêts de plaine qui ne subissent pas de saison sèche, une légère augmentation de la production de litière pour les forêts de basse altitude ou celles dont le climat présente une très courte saison sèche. Ces forêts atteignent, en Afrique, une hauteur très grande et la corrélation entre la hauteur maximale atteinte par les arbres et la valeur de l'indice foliaire a été notée par OGAWA *et al.* (KIRA, 1978). Il est vrai que, contrairement à ce qui s'observe en Afrique, en Asie, la hauteur atteinte par les forêts croît avec la constance du climat (KIRA, 1978); mais il s'agit de climats tout à fait remarquables où s'observe une absence complète de période sèche malgré une pluviométrie totale qui reste assez peu élevée.

La diminution de la pluviométrie peut s'accompagner d'une augmentation de l'insolation et surtout d'une diminution du lessivage permettant une meilleure alimentation minérale et certaines observations, comme celles de BERNHARD en Côte-d'Ivoire ou de TANNER (1977 *b*) dans les montagnes jamaïquaines, pourraient bien montrer une augmentation de la production de litière avec la richesse du sol en éléments minéraux. Cependant, d'autres observations indiqueraient, au contraire, une augmentation de la chute de litière sur les sols appauvris (KLINGE *et al.*, 1975). Remarquons bien toutefois que l'augmentation de la quantité de litière peut provenir d'un turn-over des feuilles raccourci sans qu'il y ait augmentation du LAI, ou encore d'une épaisseur accrue des feuilles, plus riches en tissus de soutien sur les sols pauvres.

Quoi qu'il en soit, les petites variations locales de productivité ne cachent pas l'homogénéité d'ensemble et contrastent avec l'effondrement de la production dès que la sécheresse devient marquée et impose un arrêt de croissance à la végétation.

DISCUSSION

A l'appui de la similitude de l'indice foliaire des forêts tropicales il peut être intéressant de remarquer que la production de feuilles y est relativement indépendante de l'état de maturité des peuplements. Lors des successions secondaires la production de feuilles augmente très rapidement et très tôt on mesure des chutes de litières égales, voire supérieures, à ce qu'on peut mesurer sous des forêts climaciques (BRAY & GORHAM, 1964; JORDAN, 1971; EWEL, 1971, 1976). Ainsi EWEL au Guatemala mesure une production de litière de feuilles de 8 tonnes à 6 ans, 10 tonnes à 14 ans et 9 tonnes en forêt. FOURNIER & DE CASTRO (1973) ont mesuré 12,9 tonnes de litière de feuilles en 10 mois dans une forêt secondaire du Costa Rica, ce qui pourrait représenter plus de 15 tonnes par an ! La production élevée des peuplements secondaires est vraisemblablement liée à une durée de vie des feuilles très courte (turn-over très rapide). Si en forêt dense la durée de vie des feuilles est d'autant plus longue que l'ombrage est important, les espèces pionnières qui dominent les recrûs sont très héliophiles et perdent leurs feuilles dès qu'elles ne reçoivent pas une énergie suffisante; comme d'autre part la croissance des peuplements secondaires est rapide, elle entraîne un ombrage précoce des feuilles et donc leur abscission.

La constance de la production de feuilles des diverses forêts tropicales est liée, nous l'avons dit, à ce que pour chacune, le facteur limitant est le même : la lumière, et que ce facteur a un niveau pratiquement constant dans chaque cas. En fait, l'importance de l'éclairement limite non la masse de feuilles produite, qui dépend de la durée de vie de ces feuilles et de leur épaisseur, mais bien le LAI. Celui-ci atteint une valeur telle que les plus basses feuilles reçoivent juste un peu plus que le minimum vital. Au

total, le LAI des forêts tropicales doit être véritablement constant si, comme on peut l'imaginer, la structure de ces forêts est comparable et qu'elles ont donc le même coefficient d'extinction : « The leaf area index in a fully closed plant community is likely to be proportional to the logarithm of incident light intensity... It may be over 10 in a tropical rain forest around 8 in subtropical and warmtemperate evergreen forests and as small as 6 in deciduous forest of the cool temperate zone » (MONSI & SAEKI, 1953).

Une preuve très indirecte de la stabilité de l'indice foliaire est la cohérence des résultats obtenus par KIRA & OGAWA (1971), par alléométrie, en admettant par hypothèse que la surface foliaire des lianes diminue d'autant la surface foliaire des arbres qui les supportent. On résout ainsi le délicat problème des corrélations biométriques chez les lianes. L'hypothèse de ces auteurs repose elle-même sur l'hypothèse d'une stabilité de l'indice foliaire et si cette hypothèse n'était pas, en partie au moins, exacte, cela apparaîtrait dans les résultats quand on sait l'importance que peuvent prendre les lianes en certains points des forêts tropicales : 36 % de la biomasse foliaire à Ipassa au Gabon (HLADIK, 1974), plus du tiers dans la forêt thaïlandaise étudiée par OGAWA *et al.* (1965) qui écrivent : « The climbers reduce the amount of the host's leaves by covering the surface of the latter's crown, but the reduced amount is almost filled up by the climber's own leaves ».

Il semble donc possible d'estimer un LAI moyen des forêts tropicales. Si l'on part de la valeur moyenne de chute de feuilles de 7 tonnes/ha/an, d'une surface spécifique de 1 ha/tonne et d'une durée de vie de 1 an (hypothèses de LEIGH, 1975), on obtient un LAI de 7. En tenant compte d'une durée de vie également probable de 14 mois et d'une surface spécifique de 1,15 (LEIGH & SMYTHE, 1978), on obtient un LAI de 9,4. Ces valeurs encadrent bien les résultats de KIRA pour la forêt de Pasoh (7,1 à 7,8 en moyenne). Pour la station de thalweg au Banco étudiée par BERNHARD (cf. tableau II), on trouve un LAI moyen de 11,0, ce qui correspond à la valeur de 10 à 12 donnée par LEMÉE (1975), pour cette même forêt; cette valeur est cependant vraisemblablement surévaluée selon l'auteur lui-même (comm. pers.).

On est ainsi amené, avec ces quelques hypothèses, à admettre un LAI compris entre 7 et 9,4, soit 8,2 pour une hypothèse moyenne. Mais il faut bien souligner que cette valeur ne peut être acceptée que pour des surfaces suffisantes, comparables à celles que l'on utilise pour les récoltes de litière. Il n'est pas impossible que l'on atteigne

TABLEAU III

Indice foliaire de la forêt de Tabonuco (Porto Rico) par différentes méthodes
in H. T. ODUM (1970).

Procédure	Author	LAI
Ten prisms.....	ODUM <i>et al.</i> , 1963	6,4
Sabana biomass plot.....	ODUM, 1962 (chap. I-1)	7,3
Giant cylinder plumblin.....	ODUM, 1962 (chap. I-9)	5,24
Plumblin.....	JORDAN, 1968	5,6
Three 600 ft transects using correlation of spectral ratio to biomass.....	JORDAN, 1969	6,6

des valeurs locale doute ainsi qu'à l'alors que cette forêt ressort du tableau forêt de montagne rable (5,5 à 6). La sèdent un LAI sont plus grands. LAI très élevé, dans le peuplement marquée selon l'bien, comme on du feuillage.

Notons enfin annuelle de litière moment du pic de GOLLEY sont généra

Malgré les tr dérée comme ess reste très insuffis même de la nature très lourde et de nues pourraient e

Parmi les me spectraux semble et continue, pou différents paramé du LAI quand ell des autres organe de modèles structu fiques.

Les mesures elles peuvent cep

Quant à l'esi de litière, elle rest elle est cependant dont on dispose. suffisante, le LAI étant entendu qu

En bref, les f trouvés par quel

ALEXANDRE D. Y., I de Côte-d'Ivoire

des valeurs localement plus élevées, par exemple, sous un très grand arbre. C'est sans doute ainsi qu'à El Verde (Porto Rico), un LAI de 12,6 a été mesuré par prélèvement alors que cette forêt a vraisemblablement un LAI moyen de l'ordre de 6 comme il ressort du tableau III où le LAI a été estimé par différentes méthodes. Dans une autre forêt de montagne à la Jamaïque, EDWARDS & GRUBB (1977) trouvent un LAI comparable (5,5 à 6). Les forêts de montagne, dont les arbres sont relativement petits, possèdent un LAI sans doute plus faible que les forêts denses de plaine dont les arbres sont plus grands. Bien entendu, si sous un émergent on peut trouver localement un LAI très élevé, on doit nécessairement trouver un LAI plus faible que la moyenne dans le peuplement immédiatement voisin; la différence est d'ailleurs peut-être plus marquée selon l'axe est-ouest, ce qu'il serait intéressant de tenter de prouver, si c'est bien, comme on est en droit de le supposer, la lumière qui limite le développement du feuillage.

Notons enfin que la valeur de l'indice foliaire, 8,2, calculée à partir de la chute annuelle de litière, représente la valeur maximale atteinte au cours de l'année. Au moment du pic de défoliation, elle pourrait baisser de moitié si les observations de GOLLEY sont généralisables.

CONCLUSION

Malgré les travaux récents, la connaissance de l'indice foliaire qui peut être considérée comme essentielle à la compréhension du fonctionnement de la forêt tropicale, reste très insuffisante et un grand effort doit encore être fait dans ce domaine. En raison même de la nature complexe et de la grande hauteur de ces forêts, la tâche est en effet très lourde et demanderait un matériel sophistiqué. Les mesures directes ainsi obtenues pourraient ensuite servir à étalonner les méthodes indirectes.

Parmi les mesures indirectes employées à l'heure actuelle, la mesure des rapports spectraux semble la meilleure. Elle permet une mesure non destructive, instantanée et continue, pour un coût acceptable. Cette mesure semble capable d'intégrer les différents paramètres du feuillage et il se pourrait qu'elle rende inutile l'estimation du LAI quand elle sera suffisamment perfectionnée pour pouvoir distinguer les feuilles des autres organes végétaux. Cette amélioration est sans doute possible par la création de modèles structuraux appropriés et avec la fabrication de capteurs spectraux spécifiques.

Les mesures par alléométrie restent lourdes et facilement sujettes à erreur; elles peuvent cependant donner d'excellents résultats.

Quant à l'estimation de l'indice foliaire à partir des valeurs de la chute annuelle de litière, elle reste très aléatoire puisqu'on ignore largement la durée de vie des feuilles; elle est cependant actuellement la meilleure en raison du grand nombre de données dont on dispose. C'est donc celle que nous retiendrons pour le moment : à une échelle suffisante, le LAI des forêts denses équatoriales atteint au maximum une valeur de 8,2, étant entendu qu'il existe des phases saisonnières beaucoup moins feuillées.

En bref, les forêts équatoriales n'ont certainement pas les indices foliaires énormes trouvés par quelques auteurs anciens.

BIBLIOGRAPHIE

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

ant si, comme on peut les ont donc le même d plant community is intensity... It may be mtemperate evergreen perate zone » (MONSI

re est la cohérence des rie, en admettant par la surface foliaire des e des corrélations bio- elle même sur l'hypo- 'était pas, en partie au l'importance que peu- : 36 % de la biomasse ns la forêt thaïlandaise s reduce the amount of out the reduced amount

forêts tropicales. Si l'on an, d'une surface spéci- es de LEIGH, 1975), on également probable de E, 1978), on obtient un pour la forêt de Pasoh u Banco étudiée par ce qui correspond à la e forêt; cette valeur est même (comm. pers.).

mettre un LAI compris faut que souligner que ffisantes, comparables à possible que l'on atteigne

différentes méthodes

Author	LAI
et al., 1963	6,4
1962 (chap. I-1)	7,3
1962 (chap. I-9)	5,24
s, 1968	5,6
s, 1969	6,6

Ecologica|Ecologia Generalis

- ALEXANDRE D. Y., 1981. — Pénétration de la lumière au niveau du sous-bois d'une forêt dense tropicale (*à paraître*).
- AUBREVILLE A., 1938. — La forêt coloniale de l'A. O. F. *Ann. Acad. Sci. Colon. Paris*, 9, 1-245.
- BENTLEY B. L., 1979. — Longevity of individual leaves in a tropical rain forest under story. *Ann. Bot.*, 43, 119-121.
- BERNHARD F., 1970. — Étude de la litière et de sa contribution au cycle des éléments minéraux en forêt ombrophile de Côte-d'Ivoire. *Æcol. Plant.*, 5, 247-266.
- BONHOMME R., 1970. — Application de la technique des photographies hémisphériques *in situ* à la mesure de l'indice foliaire. In: *Techniques d'études des facteurs physiques de la biosphère*, INRA, p. 501-505.
- BONHOMME R., 1973. — Analyse de la surface des taches de soleil, de l'indice foliaire et de l'inclinaison moyenne des feuilles à l'aide de photographies hémisphériques. In: Réponse des plantes aux facteurs climatiques. Actes du Coll. d'Uppsala 1970. UNESCO, *Écologie et Conservation*, n° 5, 369-376.
- BONHOMME R., 1976. — Détermination des profils d'indice foliaire et de rayonnement dans un couvert végétal à l'aide de photographies hémisphériques faites *in situ*. *Ann. Agron.*, 27, 1, 33-59.
- BONHOMME R., VARLET-GRANCHER C. & OLDEMAN R. A. A., 1973. — Mesures préliminaires des rayonnements solaires au-dessus et à l'intérieur de la forêt guyanaise. I. N. R. A., doc. interne.
- BRAY J. R., 1964. — Primary consumption in three forest canopies. *Ecology*, 45, 165-167.
- BRAY J. R. & GORHAM E., 1964. — Litter production in forests of the world. *Adv. Ecol. Res.*, 2, 101-157.
- CORNFORTH I. S., 1970. — Leaf fall in a tropical rain forest. *J. appl. Ecol.*, 7, 603-608.
- EDWARDS P. J., 1977. — Studies of mineral cycling in a montane rain forest in New Guinea. II. The production and disappearance of litter. *J. Ecol.*, 65, 971-992.
- EDWARDS P. J. & GRUBB P. J., 1977. — Studies of the mineral cycling in a montane rain forest in New Guinea. *J. Ecol.*, 65, 943-969.
- EWEL J., 1971. — Biomass changes in early succession. *Turrialba*, 21, 1, 110-112.
- EWEL J., 1976. — Litter fall and leaf decomposition in a tropical forest succession in eastern Guatemala. *J. Ecol.*, 64, 1, 293-308.
- FOURNIER L. A. & CAMACHO DE CASTRO L., 1973. — Produccion y descomposicion del mantillo en un bosque secundario humedas de premontano. *Revista de Biol. Trop.*, 21, 1, 59-67.
- GOLLEY F. B. & al., 1975. — *Mineral cycling in a tropical moist forest ecosystem*. Univ. of Georgia Press, Athens, 248 p.
- GRUBB P. J., 1977. — Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 8, 83-107.
- HAINES B. & FOSTER R. B., 1977. — Energy flow in a panamanian forest. *J. Ecol.*, 65, 147-155.
- HLADIK A., 1974. — Importance des lianes dans la production foliaire de la forêt équatoriale du nord-est du Gabon. *C. R. Acad. Sci. Paris*, D, 278, 2527-2530.
- HLADIK A., 1978. — Phenology of leaf production in rain forest of Gabon: Distribution and composition of food for folivores. In: G. G. MONTGOMERY ed., *The ecology of arboreal folivores*, Smithsonian Inst. Press, 51-71.
- HOPKINS B., 1966. — Vegetation of the Olokemeji forest reserve, Nigeria. Part IV. The litter and soil with special reference to their seasonal changes. *J. Ecol.*, 54, 687-703.
- HOZUMI K. & al., 1969. — Production ecology of tropical rain forest in South Western Cambodia. I. Plant biomass. *Nature and Life in South-East Asia*, 6, 1-51.
- JOHN D. M., 1973. — Accumulation and decay of litter and net production of forest in tropical West Africa. *Oikos*, 24, 3, 430-435.
- JONES E. W., 1956. — Ecological studies in the rain forest of southern Nigeria. IV. The plateau forest of the Okumu forest reserve. The reproduction and history of the forest. *J. Ecol.*, 44, 83-117.
- JORDAN C. F., 1968. — Optical measure of Leaf Area Index. In: J. R. KLINE & al. eds., *The rain forest project*, Annual Report, USAEC Report PRNC, 119, p. 26-27.
- JORDAN C. F., 1969. — Derivation of leaf area index from quality of light on the forest floor. *Ecol.*, 50, 663-666.

- JORDAN C. F., 1971. — storage. *J. Ecol.*
- JORDAN C. F. & UH
- Plant., 13, 4, 38'
- KATO R., TADAKI Y.
- forest. *Malay. J.*
- KIRA T., 1978. — C
- forests of South
- & ZIMMERMANN
- KIRA T. & OGAWA H.
- équatoriales. *U*
- KIRA T. & SHIDEI T.
- ecosystems of w
- KLINGE & al., 1975.
- 115-122.
- KLINGE H., 1977. —
- stands of eastern
- KLINGE H. & RODRIG
- Part I: Litter fal
- LEIGH E. G. Jr, 1975
- LEIGH E. G. Jr & S
- folivory on Barr
- Smithsonian Ins
- LEMÉE G., 1975. —
- VII. Conclusion
- MONSI M. & SAEKI T
- tung für die Sto
- NONATO DA CONCEI
- terra firme. *Acta*
- NYE P. H., 1961. —
- 333-346.
- ODUM H. T., 1962. —
- ODUM H. T., 1970. —
- rain forest, I, 19
- ODUM H. T., COPELA
- lower montane r
- ODUM H. T. & RUIZ-
- A tropical rain fo*
- OGAWA H., YODA K.
- & Life in S-E As
- OGAWA H. & al., 19
- in Thailand. II. I
- OLDEMAN R. A. A., 1
- 247 p.
- PUGI, H., 1979. — P
- Nat. Toulouse*, 1
- RICHARDS P. W., 195
- SHINOZAKI K. & al.
- J. Ecol.*, 14, 97-1
- TANNER E. V. J., 1977
- Cambridge Engl
- TANNER E. V. J., 197
- the floristics, the
- 65, 883-918.

ous-bois d'une forêt dense
 Colon. Paris, 9, 1-245.
 rest under story. Ann. Bot.,
 des éléments minéraux en
 hémisphériques *in situ* à la
 ques de la biosphère, INRA,
 indice foliaire et de l'incli-
 es. In : Réponse des plantes
), *Écologie et Conservation*,
 yonnement dans un couvert
 Agron., 27, 1, 33-59.
 Mesures préliminaires des
 e. I. N. R. A., doc. interne.
 ology, 45, 165-167.
 rld. Adv. Ecol. Res., 2, 101-
 , 7, 603-608.
 rest in New Guinea. II. The
 in a montane rain forest in
 110-112.
 uccession in eastern Guate-
 composición del mantillo en
 op., 21, 1, 59-67.
 ecosystem. Univ. of Georgia
 opical mountains. Ann. Rev.
 J. Ecol., 65, 147-155.
 e de la forêt équatoriale du
 : Distribution and composi-
 of arboreal folivores, Smith-
 . Part IV. The litter and soil
 03.
 a South Western Cambodia.
 on of forest in tropical West
 n Nigeria. IV. The plateau
 he forest. J. Ecol., 44, 83-117.
 NE & al. eds., *The rain forest*
 ht on the forest floor. Ecol.,
 Ecologica|*Ecologia Generalis*

- JORDAN C. F., 1971. — Productivity of a tropical forest and its relation to a world pattern of energy storage. *J. Ecol.*, 59, 1, 127-142.
 JORDAN C. F. & UHL C.; 1978. — Biomass of a « tierra firme » forest of the Amazon basin. *Æcol. Plant.*, 13, 4, 387-400.
 KATO R., TADAKI Y. & OGAWA H., 1978. — Plant biomass and growth increment studies in Pasoh forest. *Malay. Nat. J.*, 30, 2, 211-224.
 KIRA T., 1978. — Community architecture and organic matter dynamics in tropical lowland rain forests of Southern Asia with special reference to Pasoh forest, West Malaysia. In: TOMLINSON & ZIMMERMANN eds., *Tropical trees as living systems*, Cambridge Univ. Press, 561-590.
 KIRA T. & OGAWA H., 1971. — Estimation de la productivité primaire dans les forêts tropicales et équatoriales. UNESCO, *Écologie et Conservation*, n° 4, 319-322.
 KIRA T. & SHIDEI T., 1967. — Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of western Pacific. *Jap. J. Ecol.*, 17, 70-87.
 KLINGE & al., 1975. — Biomass and structure in a Central-Amazonian rain forest. *Ecol. Stud.*, 11, 115-122.
 KLINGE H., 1977. — Fine litter production and nutrient return to the soil in three natural forest stands of eastern Amazonia. *Geo. Eco. Trop.*, 1, 2, 159-167.
 KLINGE H. & RODRIGUES W. A., 1968. — Litter production in an area of Amazonian terra firme forest. Part I: Litter fall, organic carbon and total nitrogen contents of litter. *Amazonia*, 1, 4, 287-302.
 LEIGH E. G. Jr, 1975. — Structure and climate in tropical rain forest. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 6, 67-86.
 LEIGH E. G. Jr & SMYTHE N., 1978. — Leaf production, leaf consumption and the regulation of folivory on Barro Colorado Island. In: G. G. MONTGOMERY ed., *Ecology of arboreal folivores*. Smithsonian Inst. Press, 33-50.
 LEMÉE G., 1975. — Recherche sur l'écosystème de la forêt subéquatoriale de basse Côte-d'Ivoire. VII. Conclusions générales. *Terre et Vie*, 29, 2, 255-264.
 MONSI M. & SAEKI T., 1953. — Über den Lichtfactor in den Pflanzengesellschaften und ihre Bedeutung für die Stoffproduktion. *Jap. J. Bot.*, 14, 22-52.
 NONATO DA CONCEICAO P., 1977. — Alguns aspectos ecofisiológicos de floresta tropical umida de terra firme. *Acta amazonica*, 7, 2, 157-178.
 NYE P. H., 1961. — Organic matter and nutrient cycles under moist tropical forest. *Plant Soil*, 13, 333-346.
 ODUM H. T., 1962. — Man and the Ecosystem. *Bull. Conn. Agr. Exp. Station, New Haven*, 652, 57-75.
 ODUM H. T., 1970. — An emerging view of the ecological system at El Verde. In: ODUM ed., *A tropical rain forest*, I, 191-199.
 ODUM H. T., COPELAND B. J. & BROWN R. Z., 1963. — Direct and optical assay of leaf mass of the lower montane rain forest of Puerto Rico. *Proc. nat. Acad. Sci. Wash.*, 49, 429-434.
 ODUM H. T. & RUIZ-REYES J., 1970. — Holes in leaves and grazing control mechanism. In: ODUM ed., *A tropical rain forest*, I, 69-80.
 OGAWA H., YODA K. & KIRA T., 1961. — A preliminary survey on the vegetation of Thailand. *Nature & Life in S-E Asia*, 1, 21-157.
 OGAWA H. & al., 1965. — Comparative ecological studies of three main types of forest vegetation in Thailand. II. Plant biomass. *Nature & Life in S-E Asia*, 4, 34-49.
 OLDEMAN R. A. A., 1972. — L'architecture de la forêt guyanaise. Thèse Univ. Sci. Techn. Languedoc, 247 p.
 PUIG, H., 1979. — Production de litière en forêt guyanaise : résultats préliminaires. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 115, 3-4, 338-346.
 RICHARDS P. W., 1952. — *The tropical rain forest*. Cambridge Univ. Press, 450 p.
 SHINOZAKI K. & al., 1964. — A quantitative analysis of plant form, the pipe model theory. *Jap. J. Ecol.*, 14, 97-105, 133-139.
 TANNER E. V. J., 1977 a. — Mineral cycling studies in montane forest of Jamaica. Ph. D. thesis Univ. Cambridge Engl., 296 p.
 TANNER E. V. J., 1977 b. — Four montane rain forests of Jamaica: a quantitative characterisation of the floristics, the soils and the foliar mineral levels and a discussion of the interrelations. *J. Ecol.*, 65, 883-918.

- WARMING E. & GRAEBNER P., 1933. — *Lehrbuch der Ökologischen Pflanzengeographie*. Ed. 4, Berlin.
- WARREN-WILSON S., 1960. — Inclined point quadrats. *New Phytol.*, 59, 1-8.
- WARREN-WILSON S., 1963. — Estimation of foliage denseness and foliage angle by inclined point quadrats. *Austr. J. Bot.*, 11, 95-105.
- WARREN-WILSON S., 1965. — Stand structure and light penetration. I. Analysis by point quadrats. *J. appl. Ecol.*, 2, 383-390.
- WHITMORE T. C., 1975. — *Tropical rain forests of the far East*. Clarendon Press Oxford, 282 p.
- WILLIAMS W. A., LOOMIS R. S. & ALVIM P. de T., 1972. — Environment of evergreen rain forest on the lower Rio Negro. *Trop. Ecol.*, 13, 1, 65-78.

Beziehungen

und sei
 Z
 für

Gegenstand der
 Bodens.

Nach früheren I
 Stelle des Luzulo-F
 Aktivität des Bodens
 formindex » verringere
 gelegten Ergebnisse
 Saccharaseaktivität d

Ferner korreliert
 Humusformindex, de

Da die drei zule
 stellt auch die Ureas

The purpose of t
 rences in soil biologic

In an earlier stud
 of Hanover, F. R. G.
 « humus form index »
 spruce plantation co
 activity significantly.

Furthermore, ur
 ratio and the pH valt
 soil biological activit
 soils.

The present inve
 the quality of the soi

KEY-WORDS: Bi



Acta OEcologica

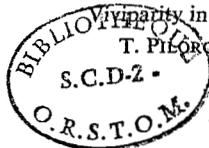
International Journal of Fundamental and Applied Ecology

OECOLOGIA
GENERALIS

No. 4 - 1981

CONTENTS

Tropical rain forest leaf area index: a review (in French). D.-Y. ALEXANDRE.....	299
Enzyme activities in relation to humus quality in soils of the Luzulo-Fagetum and the spruce plantation in the Deister Mountains. A contribution towards the determination of enzyme indicator values of soil biological activity (in German). H. MÖLLER.....	313
The role of <i>r</i> - and <i>K</i> -selection in the succession of phytoplankton in Lake Constance. U. SOMMER.....	327
Example of adaptive characters: collect of <i>Dactylis</i> panicles by ants (<i>Hymenoptera Formicidae</i> , genus <i>Messor</i>) in the Mediterranean area (in French). R. LUMARET.....	343
Population dynamics, secondary productivity and energy budget of <i>Parahieroglyphus bilineatus</i> Bol. (Orthoptera, Acrididae: Catantopinae). L. K. VATS & B. R. KAUSHAL.....	355
Experimental analysis of food utilization in the simplified system established by banana infested with the Medfly <i>Ceratitis capitata</i> (in French). D. DEBOUZIE.....	371
Variability in lizards: evolution and adaptation (in French). T. PILORGE & R. BARBAULT.....	387



16 DEC. 1981

Revue
d'Ecologie
mentale et
Appliquée

Ecologia rum

travaux sur les phyto-
s et les populations
cations aux milieux
s, continentaux et
ilçaquicoles.

Ecologia Plantarum
crée, comme dans
aux études sur la
, le fonctionnement
mique des
ns végétales et des
nes, selon
s approches :
biologiques,
ogiques, génétiques,
ologiques.

gia rum

robial populations;
ironments whether
ntinental or littoral,

es "Ecologia
m", as in the past, is
to eco-physiological,
etical and soil
al studies on plant
ons and ecosystems.

ance

B3485 ex 1

B 3485 ex 1