

27 OCT. 1983

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

N

N° : 3563ex 1

Cote : B

Régénération naturelle d'un arbre
caractéristique de la forêt équatoriale
de Côte-d'Ivoire :
Turraeanthus africana Pellegr.

D. Y. ALEXANDRE

Centre O.R.S.T.O.M. d'Adiopodoumé *

RÉSUMÉ

La régénération naturelle de la forêt du Banco proche d'Abidjan (Côte-d'Ivoire) a été observée pendant 3 ans consécutifs. L'espèce étudiée ici est caractéristique de cette forêt sur sable tertiaire; il s'agit du *Turraeanthus africana*. Cet arbre de taille moyenne est partout présent, mais peut être localement très abondant. Les fruits, de taille relativement grosse, de couleur attractive, indéhiscents, sont produits en abondance. Une faible proportion est disséminée par les petits rongeurs après chute au sol.

La germination est immédiate et son taux élevé, mais la graine, très sensible au dessèchement, ne peut pratiquement germer qu'en sous-bois. La croissance du jeune brin reste très faible en sous-bois. Expérimentalement on s'aperçoit même qu'il existe une phase d'au moins trois mois pendant laquelle le tout jeune brin est incapable de grandir. La meilleure croissance est observée dans les petites clairières de chablis où les plants préexistants démarrent rapidement. Les jeunes brins ne résistent pas à la mise en lumière trop brutale des grands chablis. L'étude de la distribution de ces préexistants en sous-bois montre leur absence sous les arbres mères. Un nématode parasite de la racine pourrait avoir un rôle essentiel. En revanche si de nombreuses espèces phytophages ont été trouvées sur ce *Turraeanthus*, aucune attaque ne paraît prendre un caractère épidémique. C'est en ce sens que l'espèce peut être considérée comme résistante aux insectes.

De l'ensemble de ces observations on a tenté de définir le cycle naturel de l'espèce et d'expliquer les particularités de sa répartition.

SUMMARY

The natural regeneration of the Banco forest near Abidjan (Ivory-Coast) has been studied for three following years. The species studied hereafter, *Turraeanthus africana*, is typical of this forest. This middle height tree is everywhere present but may be very numerous by place. Fruits are rather large, attractively coloured, undehiscent and abundant.

* B. P. V 51, Abidjan, Côte-d'Ivoire.

B.3563 M
ex 1

17 FEB. 1978

O. R. S. T. O. M.

Collection de Référence

n° 3032 B.B.V.

The germination is fast and its percentage high, but the seed is very drought sensitive and cannot germinate outside the close understory. The growth of the seedling in the understory remains very slow. Experimentally one can see that the young seedling cannot grow at all for at least three months. The best growth is observed in small gaps where already settled seedlings start growing rapidly. Seedlings cannot bear the full sunlight of large gaps. Distribution pattern studies of the seedlings in the understory show their absence under parent trees. A nematode of the root may have an important effect upon this distribution. Though numerous phytophagous species had been found on *Turraecanthus*, no attack seems dangerous. Than the species can be considered pest resistant.

From all these observations we have tried to define the natural cycle of the species and explain particularities in the distribution pattern.

INTRODUCTION

Les forêts tropicales humides constituent, parmi les écosystèmes terrestres, l'un des plus vastes et cependant le plus mal connu. Une des raisons qui en ont retardé l'étude, est leur éloignement des principaux centres scientifiques. De plus, l'étude des milieux forestiers de type équatorial rencontre de nombreuses difficultés techniques, le matériel scientifique classique s'avérant généralement inadapté aux conditions locales, trop fragile ou trop peu résistant à l'humidité atmosphérique élevée. Cependant, devant l'urgence de la mise en valeur de ces zones forestières et en raison de la disparition extrêmement rapide des forêts intactes, les programmes de recherches concernant ces milieux apparaissent prioritaires.

Les mécanismes de régénération naturelle de ces écosystèmes sont un des aspects essentiels de leur biologie. Une meilleure connaissance de ces mécanismes encore à peu près inconnus est indispensable tant sur le plan scientifique (de nombreux aspects de ces forêts semblent en effet particulièrement riches d'enseignement) que sur le plan pratique pour permettre une meilleure utilisation des ressources naturelles et en particulier pour orienter la reconstitution des forêts diversement perturbées par l'activité humaine et définir les possibilités réelles d'aménagement, spécialement dans le domaine des plantations forestières.

Le caractère sans doute le plus frappant des forêts tropicales est leur très grande richesse floristique ou diversité au niveau des arbres. L'apparition et le maintien d'une telle diversité pose en soi un problème fondamental. Sur le plan pratique, cette diversité pose aussi un problème car elle est un frein au développement économique. En effet, malgré l'actuel effort de diversification des débouchés qui permet l'emploi d'essences de plus en plus nombreuses, l'exploitation ne dépasse pas le dixième du potentiel de bois sur pied. Dans ces conditions, la nécessité de plantations est apparue de longue date. Cependant, comme l'a souligné JONES (1955), ou bien la grande diversité de la forêt est le simple fait du hasard et rien ne s'oppose, une fois les méthodes sylvicoles mises au point, à la réalisation de grands peuplements purs, ou bien la diversité est le produit de nécessités écologiques, auquel cas le forestier sera contraint d'associer des espèces après une étude de leur compatibilité en forêt naturelle.

L'étude de la régénération naturelle des forêts tropicales s'avère donc importante. Nous l'avons entreprise en forêt du Banco qui, si elle ne présente pas un caractère

primaire total, offre, outre l'avantage de la proximité, celui d'avoir déjà été étudiée et décrite par plusieurs auteurs (MANGENOT, AUBREVILLE, CACHAN...) et surtout récemment par Ch. HUTTEL et F. BERNHARD-REVERSAT qui y ont étudié de façon suivie le cycle de l'eau et des éléments minéraux en relation avec la structure et la productivité des peuplements (LEMEE, HUTTEL et BERNHARD-REVERSAT, 1975).

Nous désirions entreprendre une étude globale synécologique mais l'ampleur du travail nous a poussé à débiter par l'étude autécologique d'une espèce particulièrement représentative, le *Turraeanthus africana* ou Avodiré.

Il s'agit pour l'essentiel d'un travail d'observation directe en forêt, complété par des expérimentations sous abri grillagé et ombragé et sous ombrière. Notons la difficulté des études expérimentales en raison des conditions microclimatiques particulières à la forêt, impossibles à reproduire exactement et par ailleurs encore très mal connues.

Turraeanthus africana appartient à la très importante famille d'arbres tropicaux des Méliacées. C'est un arbre de taille moyenne, d'environ 30 m de haut, intéressant technologiquement, spécialement pour le tranchage (RECORD, 1931; NORMAND, 1955, p. 74, t. II; anonyme, 1956; IRVINE, 1961; anonyme, 1968, p. 24) et jadis très exploité. C'est une essence localisée, mais très abondante par places. AUBREVILLE (1959, p. 158) compta 12 559 sujets de plus de 10 cm de diamètre sur une série de 200 ha au Banco.

Cette espèce est une caractéristique du *Turraeantho-heisterietum* (EMBERGER *et al.*, 1950). Comme l'a montré MANGENOT (1955), cette association est une association de sols très pauvres (sables tertiaires) sous climat pluvieux. Floristiquement, elle se caractérise plus par une pauvreté spécifique que par la présence de caractéristiques; cependant, quelques espèces, dont le *Turraeanthus* y trouve une fréquence ou un développement optimal. Comme le montre SARLIN (1969), l'espèce est exclusive de la zone la plus humide de Côte-d'Ivoire, mais paraît indifférente au sol. On trouvera une carte de l'aire de l'Avodiré dans l'Atlas de Côte-d'Ivoire (GUILLAUMET, 1974).

La régénération naturelle peut être définie comme une succession d'étapes ayant chacune leurs contraintes et leurs exigences. C'est ainsi que nous étudierons successivement les trois premiers stades, que l'on peut considérer comme essentiels pour expliquer la répartition de l'espèce :

- 1° la graine, sa production et sa survie, sa dissémination;
- 2° la germination, influence des conditions mésologiques, prédation et mortalité de la jeune plantule formée aux dépens des réserves de la graine;
- 3° le petit plant, sa démographie et sa physiologie.

I. PRODUCTION DES FRUITS

On trouve des fleurs pratiquement toute l'année avec un maximum en fin de saison sèche. La fleur, blanchâtre et à odeur agréable, est vraisemblablement entomogame.

La chute des fruits qui dure 1 mois, débute au mois d'août, époque où peu d'espèces fructifient. Une faible chute de fruits a également lieu en avril-mai. Cette fructification discontinue, alors que les fleurs sont présentes toute l'année, pourrait s'expliquer par le cycle du fécondateur.

Certains arbres sont de gros porteurs de fruits et leur fructification est régulière. En 1973, nous avons évalué la production de fruits frais d'un porteur de 4,10 m de circonférence, à 2 t (nombre de fruits par mètre carré, 172; poids moyen d'un fruit, 16,5 g), soit 400 kg de matière sèche, production très importante si on la compare au total moyen pour l'ensemble des espèces, de 660 kg de fruits par hectare et par an, évalué par F. BERNHARD (1970) pour la même station.

La fructification est très variable d'une année à l'autre. En 4 ans, nous observons 1 année de fructification exceptionnelle, 1973, année où l'on note l'importance de la saison sèche au moment de la floraison. Cette année-là, en plus des arbres de diamètre moyen qui sont ceux qui fructifient le plus régulièrement, on remarque l'importante fructification des arbres de petit diamètre. Les arbres les plus gros ne fructifient pratiquement jamais.

Le fruit est jaune orangé, parfois brun, particulièrement visible, de la taille et de la forme d'une figue, subglobuleux, de 3 cm environ. Il renferme de 1 à 5, le plus souvent 3 ou 4 grosses graines (voir tableau I) entourées d'une faible quantité de pulpe à odeur agréable et caractéristique.

TABLEAU I
Fréquence du nombre de graines par fruit

Nombre de graines par fruit...	0	1	2	3	4	5
Pourcentage.....	0,5	6	24	34,7	28,9	15,9

II. DISSÉMINATION DES DIASPORES

La graine est volumineuse, de la taille d'un gland (longueur 2,4 cm, largeur 1,4 cm, épaisseur 0,95 cm) et est constituée de deux gros cotylédons chlorophylliens sans autre protection qu'un mince tégument séminal.

Nous avons pu remarquer, en dehors de la zone de chute des fruits, la présence d'une part de graines spécialement volumineuses, sans restes de fruit à proximité, d'autre part, de fruits ouverts avec leurs graines à côté.

Ces observations nous ont amené à penser à l'existence d'une dissémination des graines par des animaux.

a) Mise en évidence d'une dissémination par les animaux

Nous avons donc collecté des fruits sous un semencier pour les disposer non loin, dans une zone dépourvue d'autres fruits d'Avodiré. Un tas de 25 beaux fruits est ainsi constitué, avoisinant un tas de 25 autres fruits de taille modeste.

Le lendemain, le tas de beaux fruits a entièrement disparu, tandis que les petits fruits restent en place. Les gros fruits avaient été ouverts et leur pulpe mangée. Leurs restes (coques et graines) sont retrouvés le long d'une ligne, disposés en amas séparés, le plus éloigné se trouvant à 8 m. La comparaison des graines et des restes de fruits a montré qu'aucune graine n'avait été consommée.

D'autres observations ont permis de constater un transport des graines jusqu'à 30 m des graines non dispersées.

b) Recherche de l'agent de dissémination

Plusieurs essais de piégeage de l'animal disséminateur ont été effectués. Sans qu'on puisse en être certain, il semble que l'animal en cause, dans la dissémination à courte distance, soit *Praomys tullbergii*, un des rongeurs les plus abondants au Banco bien qu'à densité toujours faible (GAUTUN, com. pers.).

La dissémination à grande distance, qui semble occasionnelle, pourrait être le fait d'un gros oiseau.

c) Proportion des fruits disséminés au sol

Nous avons évalué par comptage, la proportion de fruits disséminés par rapport à la production totale, sous deux arbres isolés en observation régulière.

TABLEAU II
Pourcentage de fruits transportés

	Nombre de fruits transportés	Production totale	Pourcentage de fruits transportés
Jeune arbre, circ., 80 cm (plateau).....	70	100	70
Vieil arbre circ., 410 cm (bas-fond)	360	10 000	3,6

Notons que l'époque de fructification de l'Avodiré (août-septembre) correspond à une époque de l'année où la population de rongeurs est à son point le plus bas (GAUTUN, com. pers.).

d) Protection de la graine

1) Cas des fruits consommés

Nous venons de voir que lors du transport des fruits d'Avodiré par un petit rongeur, celui-ci ne consomme que la faible pulpe et n'attaque jamais la graine elle-même. Cette graine n'est pourtant protégée que par un mince tégument qui n'est pas non plus attaqué par l'animal.

Nous remarquons, par contre, alors que nous effectuons des semis en forêt, avec des graines grossièrement nettoyées, une arrivée rapide d'un grand nombre de petits gastéropodes (*Vaginula*) qui se livrent à un véritable travail de nettoyage, en laissant les cotylédons entièrement débarrassés de tout reste de membrane, mais intacts.

2) Cas des fruits non consommés

Les fruits qui ne sont pas consommés ne tardent pas à noircir et sont envahis par une importante faune. Au bout d'un mois, il ne reste plus qu'une poudre noire dispersée par la pluie d'où émergent des graines parfaitement intactes.

3) Cas de destructions

Parmi nos nombreuses observations, nous n'avons vu qu'une fois, en 1972, des graines détruites par une larve de diptère, et une fois, en 1974, toute la production d'un arbre détruite par un charançon voisin ou identique à celui qui détruisait, à la même époque, la totalité des graines non dispersées de « Bossé » (*Guarea cedrata*). Encore faut-il préciser que l'arbre surplombant une route, les conditions microclimatiques étaient exceptionnelles.

Dans l'ensemble, nous constatons donc que la graine de cette espèce est particulièrement bien protégée contre les prédateurs. Cette protection est sans doute liée à la présence de composés toxiques, absents de la pulpe, mais présents dans la graine et le tégument qui l'entoure.

En effet, alors que l'on nettoie les graines, avant de les semer, et qu'on attaque le tégument séminal, on voit apparaître de la mousse dans l'eau qui se colore en outre en bleu. La mousse trahit la présence d'une saponine, la coloration bleue provient d'un autre composé qui réagit avec l'hydroxyde de fer contenu dans l'eau utilisée.

Selon IVANOFF (1936) cité par VOORHOEVE (1965), la graine aurait d'ailleurs des propriétés ichtyotoxiques et abortives utilisées par les indigènes. Nous ne connaissons pas d'autres études sur sa toxicité. Signalons, cependant, l'étude de BEVAN *et al.* (1965) sur la méliacine contenue dans le bois de l'Avodiré.

Le fruit de l'Avodiré, par sa taille importante, sa couleur attractive, son odeur et la présence d'une partie comestible, apparaît comme bien adapté au transport par les animaux. Son odeur et son caractère indéhiscents le prédisposent à un transport après chute au sol (*zoobariochorie*) tandis que sa couleur vive attirerait plutôt les oiseaux (VAN DER PIJL, 1972).

Dans l'état actuel, très appauvri, de la faune du Banco, le transport au sol semble être essentiellement le fait de petits rongeurs. Il s'agit d'un transport à très courte distance, 30 m semble un maximum pour l'animal vraisemblablement en cause (H. DOSSO, com. pers.). Le transport par les oiseaux est signalé par AUBREVILLE (1930) et TAYLOR (1960). C'est à lui que nous attribuons les graines trouvées loin des semenciers (+ 30 m). TAYLOR signale en outre l'attractivité du fruit pour les céphalophes. Nos observations nous conduiraient à attribuer à ces animaux un rôle purement destructeur.

La dissémination relativement peu efficace et à courte distance des graines d'Avodiré, espèce formant des peuplements denses et localisés, est-elle à opposer à l'excellente dissémination des graines de Bossé (*Guarea cedrata*), espèce voisine de l'Avodiré mais formant des peuplements à faible densité sur une aire très vaste ?

III. LA GERMINATION

Nous avons effectué un grand nombre de semis, toujours avec des graines fraîchement extraites du fruit et lavées, puis posées à la surface du sol, face aplatie tournée vers le haut.

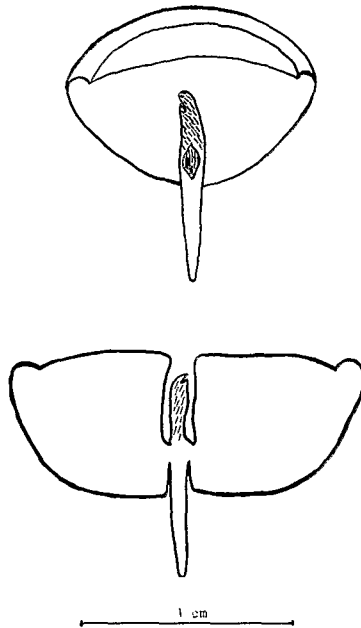


FIG. 1. — Coupes de la graine au début de la germination.

Notons que les graines trouvées en forêt, loin des porte-graines, sont presque toujours dans cette position favorable, c'est-à-dire l'embryon en position normale (cf. dessin, fig. 1). En lâchant des graines de haut sur le sol lisse de la forêt, on observe qu'après avoir rebondi, elles prennent cette position due, semble-t-il, à leur forme particulière.

A la lumière, même très faible, les cotylédons ne tardent pas à prendre une teinte verte, ce qui marque le début de la germination. L'enlèvement manuel du tégument hâte cette germination. En forêt et souvent en serre, ce travail est effectué par les gastéropodes, sinon le léger gonflement de la graine, qui double approximativement son poids dans les 24 heures suivant le semis, provoque une déchirure du tégument et le verdissement des cotylédons à l'endroit de la cassure.

L'enfouissement de la graine entraîne un retard de germination de l'ordre du mois. Après cette période, la graine prend, malgré le manque de lumière, une couleur vert pâle. Nous avons mis à profit ce procédé, le seul connu (de la MENSBRUGE, 1966, p. 30) pour conserver les graines.

Conservées au froid, les graines perdent rapidement leur pouvoir germinatif. Elles le perdent encore plus vite à l'air sec: en 48 heures, le pourcentage de germinations tombe à néant, alors que les graines conservées dans un bocal étanche germent. Cette brièveté de la survie des graines est signalée par de la MENSBRUGE (op. cit.) et TAYLOR (1962); elle est d'ailleurs considérée comme une caractéristique des espèces des forêts « primaires » (RICHARDS, 1952).

L'enfouissement des graines provoque parfois leur pourrissement. Ce phénomène atteint également les graines qui ont séjourné trop longtemps en air sec. En 1975, une longue période de 3 mois pratiquement sans pluies s'est traduite par un pourrissement et un faible pourcentage de germination des graines *in situ*. Ce pourrissement pourrait, selon R. B. FORSTER (com. pers.), être lié à la disparition d'une microflore non pathogène normalement présente à la surface de la graine et dont la présence freine la prolifération de germes pathogènes.

Résultats

Le pourcentage de germinations est très élevé et atteint 100 % dans nos expériences. Le pourcentage cumulé d'apparition des tigelles, en serre, est donné sur la figure 2.

Notons que dans la position normale de semis, c'est-à-dire la face aplatie tournée vers le haut, la tigelle doit parcourir environ 1 cm entre les cotylédons avant

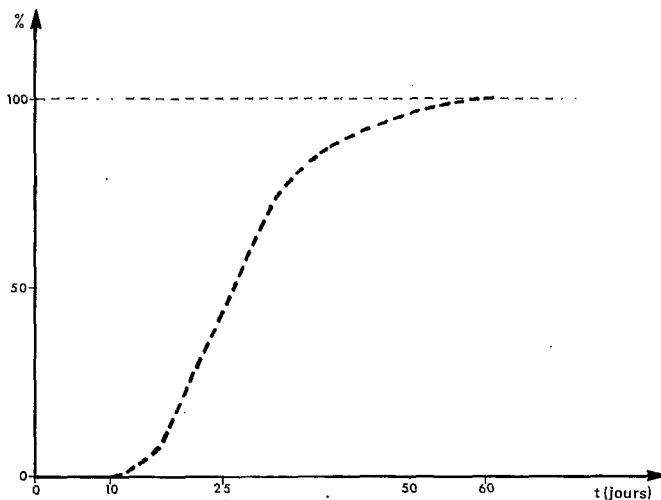


FIG. 2. — Pourcentage cumulé de la germination en serre.

d'apparaître. La radicule n'a que peu de chemin à parcourir et la sortie est complète, en serre, au bout de 15 jours (cf. *fig. 1*).

IV. LA CROISSANCE DES GERMINATIONS EN CONDITIONS EXPÉRIMENTALES

La mesure du rapport de la hauteur et du diamètre des arbres est une donnée fréquente en sylviculture. OLDEMAN (1972) montre qu'on peut mettre ce rapport en relation avec la réalisation du modèle architectural de l'arbre et avec sa place dans l'écosystème. Cette notion fertile a été utilisée récemment au cours de l'étude des forêts galeries de Côte-d'Ivoire par DEVINEAU (1975); LESCURE (1975) la met également à contribution dans son travail sur la mangrove guyanaise.

Nous pouvons tenter d'utiliser le même paramètre pour des tiges de faible taille afin d'essayer de caractériser leur état de santé. Pour cela, il est nécessaire de faire une étude expérimentale.

La croissance des premiers stades a été suivie sur plants semés directement en sachets transparents inclinés, afin de pouvoir suivre la croissance des racines. Les conditions sont celles de la serre; la lumière est de l'ordre de 3 %. La longueur du pivot pour les tout premiers stades est mesurée après déterrage, méthode semi-destructive puisqu'elle entraîne, après repiquage, un retard de croissance de l'ordre d'une semaine. Le diamètre au collet est mesuré après la chute des cotylédons charnus, ce qui n'est pas possible, à moins de détruire le plant, pendant les 4 premiers mois de germination (*voir photo 1*).

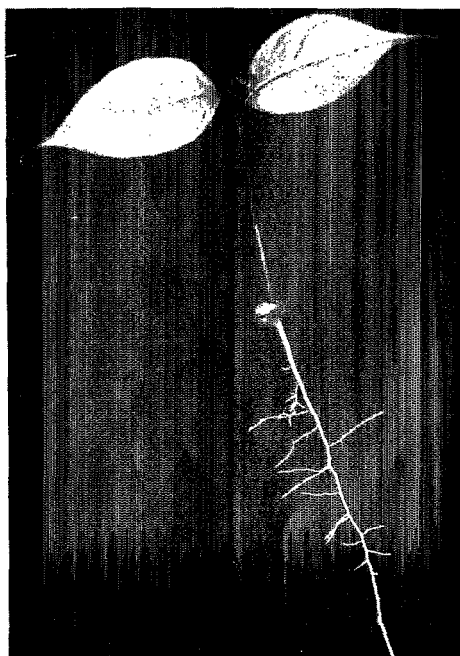


PHOTO 1. — Germination âgée de 2 mois (serre).

Résultats

La hauteur moyenne des tiges (H), la longueur de la racine (R) ainsi que les rapports de H et R avec le diamètre au collet (D) sont portés sur la figure 3.

La racine apparaît plus tôt et pousse plus vite que la tige. Le rapport R/H est voisin de 1,8. Le rapport H/100 D est de l'ordre de 0,5. Celui de R/100 D est voisin de 1.

Le diamètre au collet est en quelque sorte le reflet de la puissance du pivot qui affecte la forme d'un cône régulier alors que le diamètre de la tige diminue rapidement après le collet pour rester ensuite sensiblement constant. Le rapport H/D serait donc

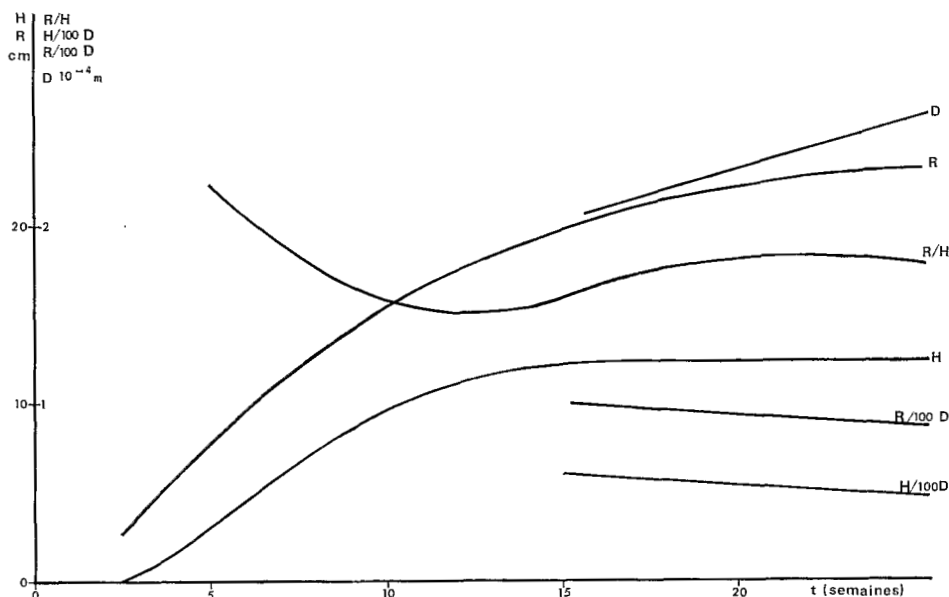


FIG. 3. — Évolution de la hauteur (H), du diamètre au collet (D), de la longueur du pivot (R) et de leurs rapports au cours des 6 premiers mois.

bien, à ce stade, un indice de la vigueur respective des parties aériennes et souterraines (OLDEMAN, 1972).

Après 3 mois, la croissance de la tige atteint un palier à 12 cm et sa croissance, dans les conditions suboptimales de la serre, ne reprend qu'au bout du 6^e mois. On observe le même phénomène chez d'autres espèces, par exemple chez le Makoré (*Tieghemella heckelii*).

Dans les conditions faiblement lumineuses du sous-bois, le même palier est obtenu au bout de la même période mais la croissance ne redémarre, éventuellement et faiblement, qu'au bout de 14 à 18 mois.

V. LA CROISSANCE DES JEUNES TIGES *in situ*

L'étude de la croissance des jeunes plants de *Turraeanthus africana* a été poursuivie en sous-bois depuis juin 1972, en clairière depuis septembre de la même année. Parallèlement, des expériences ont été conduites en serre sombre et sous ombrière.

A) Structure de la forêt

On peut distinguer 5 types de stations en forêt :

1) *le couvert continu* où l'éclairement relatif mesuré au luxmètre est très faible ($\sim 2 \text{ ‰}$);

2) *les petites trouées de chablis*. La largeur de la trouée y est petite par rapport à la hauteur de la forêt environnante. CATINOT (1965) et ROUSSEL (1972) montrent que le sol reçoit la totalité du rayonnement solaire direct pendant la courte période où le soleil est au zénith, mais que l'éclairement, diffus pendant la majeure partie de la journée, y reste faible. Un arbre poussant au milieu d'une telle clairière ombragée reçoit une lumière qui augmente avec sa propre croissance;

3) *les éclaircies sous forêt*, provenant de la disparition des étages inférieurs sans atteinte du dais. De telles clairières ont le plus souvent pour origine les facteurs biotiques. Leur éclairement, de 2 à 5 ‰, est comparable à celui d'une petite clairière ombragée mais il s'agit d'un éclairement uniquement diffus qui n'augmente pas avec la croissance de la plante;

4) *les grandes clairières* correspondant à la chute de plusieurs arbres et où la lumière atteint des valeurs voisines du plein découvert;

5) enfin, signalons pour mémoire *les clairières encombrées* par les matériaux tombés de la voûte (« dark phase » des Anglo-Saxons). Dans ce dernier type de station, la lumière au sol est presque nulle, rien ne pousse et ce qui préexistait est détruit.

B) Croissance sous couvert continu

Des observations ont été effectuées sur des plants situés en sous-bois sur le plateau. La lumière mesurée au luxmètre y est en moyenne de 2 ‰ de l'éclairement incident. La teneur en gaz carbonique au niveau du sol, mesurée par prélèvements, est en moyenne de 350 v.p.m. et peut atteindre momentanément, quand le sol est échauffé, 600 v.p.m. Une centaine de plants mesurant de 0,20 à 1 m ont été ainsi marqués et cartographiés.

Résultats

Au bout de 3 ans, nous avons les résultats suivants :

— 37 des 100 plants marqués ont subi l'attaque d'un insecte faisant disparaître une grande partie de la tige, ou bien, et c'est le cas le plus fréquent, ont été enfouis par des chutes de lianes ou de branchages;

— sur les 63 plants restants, 19 ont subi une attaque de faible importance provoquant une légère « baïonnette »:

— la croissance moyenne des plants peu ou pas attaqués s'est élevée à 7,63 cm, soit 2,54 cm par an;

— le nombre annuel moyen de feuilles produites est de 1,49, soit un entrenœud de 1,71 cm en moyenne;

— le rapport de la hauteur du plant à son diamètre au collet est stable et égal en moyenne à 57.

C) Croissance dans les petites trouées

Nous avons étudié la croissance du *Turraeanthus* dans une petite clairière de chablis formée en septembre 1972, située près du bas-fond et à proximité d'un fort porte-graines. La lumière, à l'endroit où poussent les Avodirés, est égale à 5 % de l'éclairement incident.

Cette clairière a vu l'installation rapide de quelques espèces héliophiles parmi lesquelles *Alstonia*, *Musanga*, *Macaranga*, *Elaeis*. A l'heure actuelle, aucune de ces plantes n'a encore disparu mais toutes sont déjà surcimées par les tiges d'Avodiré les plus grandes. Les pieds d'*Alstonia* et de *Macaranga* donnent des signes évidents d'une fin prochaine.

Résultats

Dans ces conditions, la croissance des tiges d'Avodiré qui préexistaient à la formation du chablis et mesuraient alors entre 30 et 70 cm, est très diverse.

On peut distinguer 3 types de croissance :

— quelques pieds ont poussé comme en forêt, de quelques centimètres par an;

— la majorité des plants, poussant semble-t-il trop serré, présentent une croissance importante (80 cm par an) mais un aspect grêle. Leur rapport H/100 D est de 1,14 en moyenne. Ces plants présentent la particularité d'émettre de nombreuses feuilles avortées réduites à quelques centimètres et tombant rapidement en ne laissant qu'une faible cicatrice;

— quelques pieds montrent une belle croissance et un bel aspect. Le plus beau d'entre eux a crû de 6 m en 3 ans et son rapport H/100 D est de 0,8.

La plupart des plants de la clairière sont en fait des rejets issus de bourgeons situés très bas sur les plants préexistant au chablis. Le plus souvent, il s'agit du démarrage d'un des bourgeons cotylédonaire. Ce démarrage fait souvent suite à la courbure du plant par un débris au moment du chablis. Cependant, quelques plants qui n'ont pas été couchés et dont l'ancienne tige a pu survivre sans croître jusqu'à maintenant, soit pendant près de 3 ans, présentent le même phénomène.

On remarque que le système racinaire des plants de la clairière est très faible, réduit presque exclusivement au pivot court et boursoufflé. Ces plants s'arrachent sans

effort; les analyses montrent qu'ils sont infestés d'une importante population d'*Heterodera* (nématodes), fait qui, comme nous le verrons plus loin, est à rapprocher de la proximité du porte-graines.

La réduction du système racinaire est à mettre en relation avec le rapport H/D élevé de ces plants.

D) Croissance en éclaircie sous forêt

Dans une éclaircie sous forêt, nous avons observé une croissance relativement élevée, de 10 à 30 cm par an, sur des plants hauts de 1 à 3 m. Les plants les plus grands de cette station croissent très peu, le plus grand, d'environ 8 m, a perdu sa partie terminale. Les plants ont d'autant plus mauvais aspect qu'ils sont plus grands; le rapport H/100 D atteint 2 pour le plus grand d'entre eux.

Nous pensons que ces éclaircies sous forêt correspondent à ce que OLDEMAN (1972) appelle des « cheminées écologiques ». L'avenir des plants y paraît très incertain.

E) Croissance en grande clairière

Les grandes clairières, quant à elles, ne permettent pas l'installation de l'Avodiré. Les tiges préexistantes y sont détruites après la dessiccation des feuilles, qui intervient même en saison humide.

Conclusion

Ainsi l'Avodiré, espèce très tolérante à l'ombrage, ne régénère vraisemblablement que dans les petites clairières de chablis et non dans la forêt intacte, contrairement à ce qu'indique SCHNELL (1971, p. 687). La présence de brins même déjà assez grands dans le sous-bois n'est pas synonyme de régénération (RICHARDS, 1952, p. 52) et l'on peut admettre, pour les besoins en lumière de l'Avodiré, le tableau que donne MARTINEAU (1930) :

	Découvert	Couvert léger discontinu	Couvert continu	Couvert dense
Germination.....	Médiocre	Bonne	Bonne	Bonne
Croissance.....	Nulle	Bonne	A. bonne	Lente

VI. ÉVALUATION DE L'ÂGE DES PETITS PLANTS

Nous avons recherché une manière simple d'évaluer l'âge des petits plants. Pour ce faire, on dispose de la taille du plant, de la portion feuillée et surtout des entrenœuds.

La durée de vie des feuilles pouvait éventuellement permettre d'évaluer l'âge des jeunes tiges. Pour les plants observés, elle est en moyenne de 3 ans en sous-bois, de 2 ans en clairière, de 1 an seulement sous ombrière où l'éclaircissement est de l'ordre de 10 %. Elle est donc d'autant plus courte que le plant est soumis à un éclaircissement plus intense. Cependant, dans tous les cas observés, elle reste trop variable, de même que le nombre annuel de feuilles, pour permettre une estimation valable de l'âge du plant.

Nous nous sommes donc surtout intéressé au nombre de cicatrices foliaires et à leur espacement, critères qui semblaient mieux liés à la croissance.

Les cicatrices des petits plants sont assez nettes et persistent longtemps puisqu'elles sont parfois encore très nettes sur des individus dépassant 30 cm de diamètre. Elles sont évidemment d'autant plus nettes que la feuille préexistante a été plus développée. C'est ainsi qu'en clairière, on distingue très facilement les cicatrices des feuilles antérieures au chablis de celles des feuilles postérieures au chablis ou des feuilles avortées qui sont très légères et superficielles, mais avec un bourgeon axillaire bien visible.

Résultats

La distribution des accroissements annuels (d) en fonction de la longueur des entre-nœuds (e), en forêt, apparaît sur la figure 4.

En ce qui concerne l'ensemble des points relevés au Banco, l'ajustement à une droite n'est pas possible : on obtient une courbe à concavité positive. Pour les 5 premières classes (entre-nœuds (e) inférieurs à 5 cm) renfermant l'ensemble des valeurs du sous-bois plus quelques valeurs relevées en clairière, l'ajustement à la droite est admissible : $d = 1,47e + 0,3$. Pour les entre-nœuds supérieurs ou égaux à 5 cm, on admettra l'ajustement à la droite : $d = 7,87e - 21,5$.

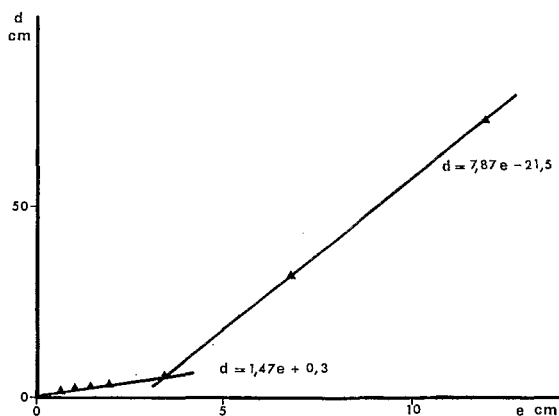


FIG. 4. — Croissance annuelle en hauteur (d), en forêt, en fonction de la longueur des entre-nœuds (e).

Ainsi en tenant compte à la fois de la hauteur du plant et du nombre de cicatrices foliaires ou de leur espacement (e), on obtient une bonne évaluation de l'âge des plants.

On a pu estimer de cette façon que l'âge des plants de 2 m de haut, en sous-bois, est souvent supérieur à 40 ans et que les plants de plus de 70 ans sont rares.

VII. DISTRIBUTION EN FORET

1) *Distribution des adultes*

Comme nous l'avons dit, la densité de l'Avodiré peut être localement très élevée, ce qui est le cas de la station « Banco II » de bas de pente. Ailleurs, l'arbre est plus disséminé mais toujours présent (cas de « Banco I », sur le plateau). L'Avodiré est donc une espèce qui, comme la plupart des espèces abondantes, présente une distribution groupée.

Dans son étude au Banco, HUTTEL (1975) remarque que la distribution des diamètres de l'Avodiré présente un déficit dans les petites classes, comme de nombreuses autres espèces. La classe la mieux représentée est celle de 101 à 120 cm de circonférence. Ces chiffres sont très semblables à ceux d'AUBREVILLE (*op. cit.*) qui trouve également un maximum pour la classe de 30 à 40 cm de diamètre.

2) *Distribution des plantules et jeunes tiges*

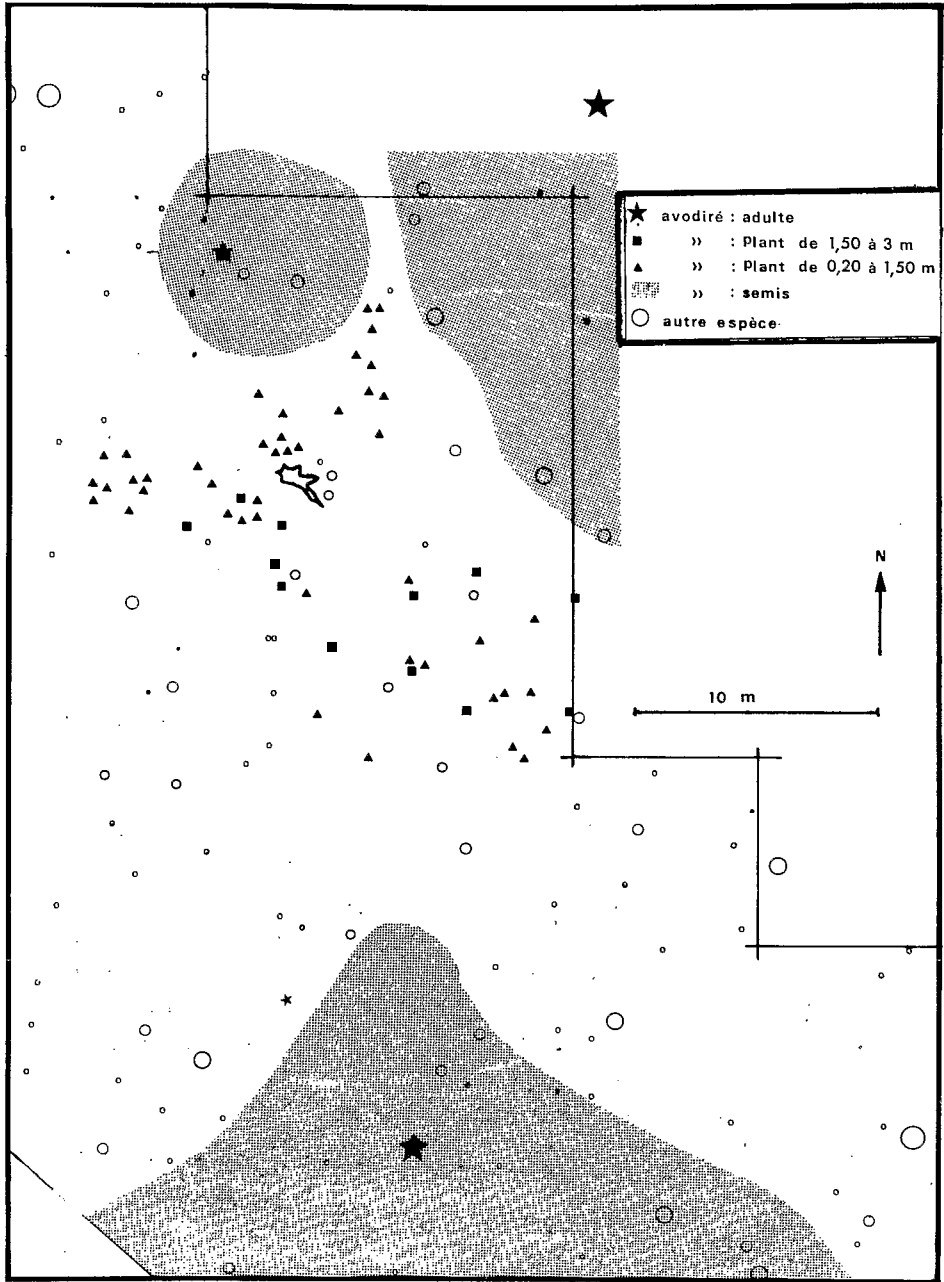
La station « Banco I », avec son petit nombre de grands arbres, compte également peu de germinations. Les jeunes tiges y sont par contre bien représentées. Nous en avons compté 120 sur 1 ha environ.

A la grande densité d'Avodirés au « Banco II » correspond une brosse de semis dense, pratiquement continue. On n'y compte, en revanche, aucune jeune tige.

Le relevé (*fig. 5*) illustre bien cette opposition. Ce relevé correspond à un bas de pente et à un faciès à *Diospyros sanzaminika*. On y remarque l'absence de jeunes tiges d'Avodiré sous la couronne des adultes et plus particulièrement l'exclusion germinations/jeunes tiges. D'une façon générale, on rencontre un anneau de jeunes tiges autour des Avodirés isolés, le dessous de ces arbres étant occupé par la brosse (en grisé). Cette distribution est signalée par AUBREVILLE qui rapporte à ce propos le dicton africain disant que certains arbres « ne font pas de petits ».

L'hypothèse d'une répartition de la lumière en rapport avec cette distribution des jeunes tiges ne semble pas devoir être retenue. En effet, aucune différence significative de l'éclairement n'a été décelée, mais en l'absence d'un appareillage adapté et connaissant la grande sciaphilie de l'espèce, il n'est pas possible de nier cette hypothèse de façon définitive, car l'espèce est si sciophile qu'elle pourrait avoir une réponse plus sensible que celle des luxmètres utilisés.

La distribution de l'Avodiré satisfait au schéma de JANZEN (1970) qui, rappelons-le, considère possible la destruction totale des graines ou plantules dès que leur densité



BANCO — TALWEG — mai 1974

FIG. 5. — Distribution des différents stades de croissance de l'Avodiré dans une station au Banco.

devient élevée. L'insecte prédateur, incapable de repérer sa proie à grande distance, aurait un impact d'autant plus important que ses proies potentielles se trouvent plus rapprochées. Il existerait donc une distance optimale autour de l'arbre mère où la densité de graines est suffisante pour donner de nombreuses plantules mais insuffisante pour entraîner une destruction importante par les parasites (*cf.* schéma, *fig.* 6). Cependant, une telle hypothèse peut être également écartée; aucune attaque de ce type n'a, en effet, été observée en 3 ans.

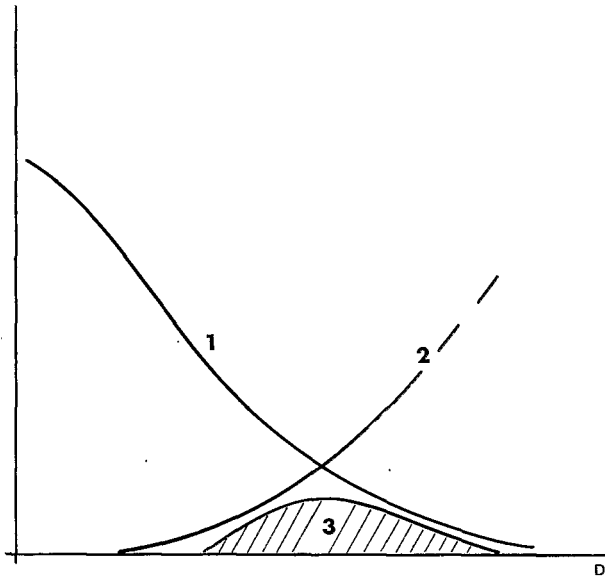


FIG. 6. — Schéma théorique expliquant la répartition des plantules :
1, densité des graines; 2, pourcentage de survie; 3, plantules; D, distance à l'arbre mère.

AUBREVILLE émet l'hypothèse d'une toxicité de la litière, hypothèse que nous n'avons pu vérifier. Cependant la meilleure explication pourrait se trouver, comme nous allons le voir, au niveau des racines.

VIII. MISE EN ÉVIDENCE D'UN PARASITE DE LA RACINE

Nous constatons que les plantules issues de graines extraites directement du fruit et semées expérimentalement, présentent un pivot de couleur blanche caractéristique, dont la longueur vaut le double de la hauteur de la tige. Ces plants forment un système racinaire important. La mise à nu du système souterrain de quelques plants de 3 ans, parmi les plus chétifs de l'ombrière, a révélé un réseau de racines très développé, s'étendant sur un rayon de plus de 1 m et descendant à 60 cm pour un plant de 20 cm de haut. Repiqués, ces plants expérimentaux reprennent rapidement vigueur.

Au contraire, les tiges d'Avodiré des brosses présentent une racine jaunâtre, courte, parfois presque absente, réduite à un ou plusieurs moignons tuméfiés. C'est une plantule de ce type que représente de la MENSBRUGE (1966, p. 229). Le repiquage de tels plants est difficile; leur croissance reste nulle et leur système racinaire continue généralement à s'atrophier (*cf.* photo 2). Quand AUBREVILLE (1959) signale la difficulté de repiquage des sauvageons utilisés pour les enrichissements, il s'agit

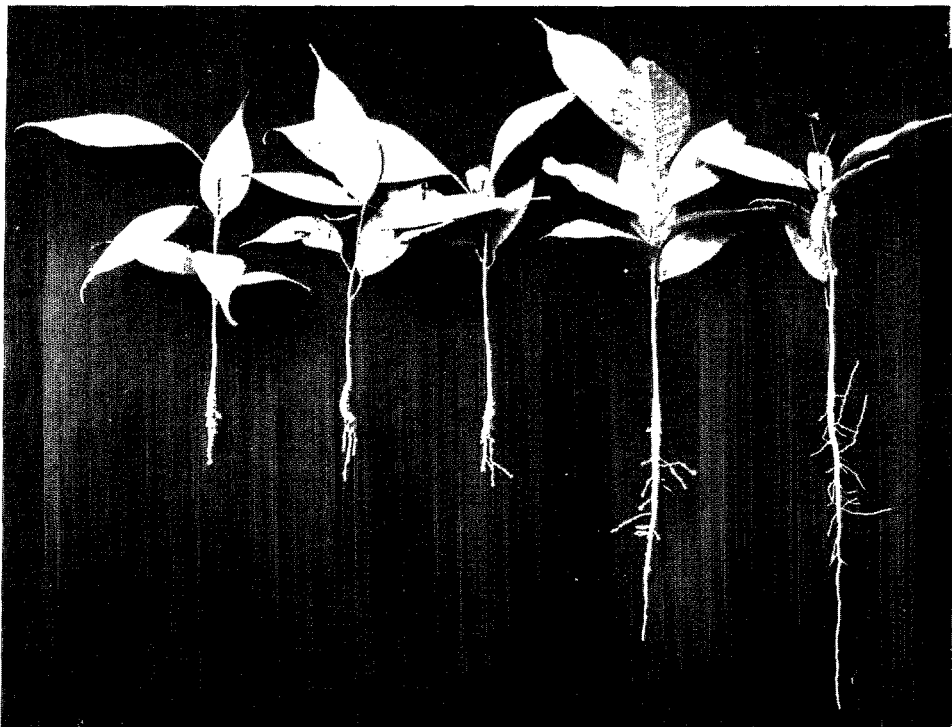


PHOTO 2. — Plants issus de brosses,
1 an après repiquage en serre. Age, 2 ans.

vraisemblablement de plants récoltés là où ils sont abondants, à savoir sous les arbres mères.

Il y aurait donc un facteur inhibant la croissance des racines, facteur lié à la brosse, c'est-à-dire à la proximité de la plante-mère, à la très grande abondance de germinations ou aux deux.

Des échantillons en provenance de brosses d'importances variées, confiés à G. MERNY et P. CADET, du Laboratoire de nématologie de l'O.R.S.T.O.M., ont permis de mettre en évidence une population importante de nématodes dont un *Heterodera* d'espèce nouvelle, particulièrement abondant et dont la population est fonction de l'importance de la brosse (*cf.* tableau III).

TABLEAU III

Examen nématologique des plantules d'Avodiré
récoltées au Banco le 4 avril 1975

Origine	<i>Heterodera</i> sp. n.		<i>Scutellonema</i> sp.	
	S (*)	R (**)	S	R
Brosse dense étendue.....	520	54	60	10
Brosse éparse étendue.....	280	13	9	2
Brosse très éparse étendue.....	260	12	140	9
Tiges isolées.....	ε	0,3	ε	2

(*) S, nombre au décimètre cube de sol.
(**) R, nombre au gramme de racines.

Les recherches se poursuivent sur ce parasite. Mais d'ores et déjà, il apparaît que ce Nématode de grande taille pique l'apex des racines et en bloque la croissance. Les apex piqués prennent une couleur jaunâtre. Particularité intéressante : la période de reproduction de l'*Heterodera* coïncide avec la période principale de chute des fruits de la plante-hôte (mi-août). La durée du cycle du parasite serait de l'ordre de 3 mois.

Ce nématode a été trouvé aussi, en grand nombre, sur des plants bien développés poussant en clairière. Ces plants ont un système racinaire pratiquement réduit à un pivot de 40 cm de long et s'arrachent sans effort. Le parasite inhibe donc la croissance racinaire, mais n'a pas d'effet direct sur la croissance des parties aériennes.

Le rôle des nématodes sur la régénération de l'Avodiré n'est donc pas un facteur du type tout ou rien. Sans être un facteur mortel, la présence de nématodes en quantité très importante, venant s'ajouter à une lumière déjà très limitante, pourrait expliquer l'absence de croissance des germinations sous couronne. L'attaque massive du système racinaire pourrait perturber l'équilibre hydrique et minéral, et par là amoindrir la capacité photosynthétique.

Le rôle des nématodes en forêt semble donc important et mérite la poursuite de recherches, d'autant plus que ce même facteur a été mis en évidence sur l'Acajou (*Khaya ivorensis*) (G. REVERSAT, com. pers.) et semble également une cause possible du dépérissement du Sipo (*Entandrophragma utile*) en pépinières.

IX. AUTRES PARASITES DE L'AVODIRÉ

Nous avons observé de nombreux parasites de l'Avodiré.

Nous avons noté, sur les jeunes plants aoûtés, les attaques de plusieurs espèces de petits Coléoptères perceurs, Platypes et Scolytes. Des Platypes ont été déterminés par M. MALAGNOUX, Chef de la Division de Pathologie Forestière du C.T.F.T. en Côte-

d'Ivoire, comme étant *Doliopygus conradii*, *D. dubius*, *D. serratus*, *Platypus rufescens*, *Xylopertha* sp. Les Scolytes n'ont pu être déterminés. Ces attaques n'affectent que des plants déjà souffreteux, mais ceux-ci peuvent survivre, contrairement à ce qu'on observe chez des espèces à germination épigée comme *Dacryodes*, grâce à la présence de bourgeons cotylédonaux au ras du sol.

Nous trouvons, sur des plants plus grands, les mêmes attaques de Platypes, ainsi que celles d'un Cérambycide (non déterminé), d'une Chenille défoliatrice (non déterminée) et d'une autre mineuse de bourgeons (peut-être *Hypsipilla robusta* (Moore)). La présence d'une Cochenille polyphage, *Russellaspis pustulans* (COCKERELL, 1892), déterminée par M^{me} D. MATILE-FERRERO du Laboratoire d'Entomologie du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris, est fréquente.

Nous observons également une attaque par un Acarien non déterminé provoquant le dessèchement des feuilles.

Aucune de ces attaques n'a pris un caractère explosif; les dégâts sont le plus souvent faibles et ne semblent pas affecter beaucoup la croissance. La formation d'une baïonnette ne doit pas compromettre la conformation de l'arbre adulte, sauf dans le cas où l'on assiste au démarrage de plus d'un bourgeon axillaire, auquel cas l'arbre n'aura aucune valeur commerciale. Mais ceci n'intéresse pas la régénération.

Quant aux feuilles des grands arbres, elles sont percées de façon caractéristique à la suite de la piqûre d'un petit insecte mais il s'agit également d'une attaque toujours limitée.

L'Avodiré est donc une espèce qui résiste bien aux attaques parasites, ce qui permet d'expliquer les fortes densités atteintes. On peut parler d'un haut degré de résistance horizontale (GOUJON, 1971), favorisée par ailleurs par le nombre relativement faible des tiges dans la forêt. Signalons cependant qu'AUBREVILLE (1938) note la disparition rapide des brosses d'Avodiré, même après ouverture du peuplement pour donner de la lumière, ce qui semble relever d'une attaque parasitaire.

CONCLUSION

A partir des observations effectuées on peut tenter de tracer le cycle naturel de l'espèce et expliquer les particularités de sa répartition.

La graine dépourvue de résistance à la sécheresse ne peut germer que dans un sous-bois intact; il s'agit d'un caractère d'espèce du climax. Les graines sont dans la majorité faiblement dispersées et le dessous du semencier offrant des conditions défavorables à la survie des germinations, il s'établit autour du semencier une couronne de petits plants. La croissance de ces plants reste négligeable mais leur taux de survie est élevé, ce qui montre et une grande tolérance à l'ombrage et une bonne résistance aux attaques de ravageurs (insectes en particulier).

Ces petits plants déjà établis se montrent incapables de supporter l'ensoleillement intense d'un grand chablis, mais profitent au mieux des petits chablis dans lesquels leur croissance dépasse celle des espèces héliophiles. La fréquence de ces petits chablis dans une forêt climacique explique l'abondance de l'espèce, la répartition en couronne des préexistants, la distribution souvent contagieuse.

En définitive, *Turraeanthus africana* apparaît donc, par son mode de régénération, bien adapté à la vie dans une forêt climacique, sempervirente.

BIBLIOGRAPHIE

- ANONYME; 1956. — Avodiré, fiche botanique forestière industrielle et commerciale. *Bois For. Trop.*, **49**, 19-22.
- ANONYME; 1968. — *Bois de Côte-d'Ivoire*. Syndicat des producteurs forestiers de Côte-d'Ivoire.
- AUBREVILLE A., 1930. — Les forêts réservées en Côte-d'Ivoire et leur enrichissement. *Rev. Bot. appl.*, **10**, 111-119.
- AUBREVILLE A., 1938. — La forêt coloniale, les forêts de l'A.O.F. *Ann. Acad. Sc. Colon. Paris*, **9**, 1-245.
- AUBREVILLE A., 1959. — *La flore forestière de la Côte-d'Ivoire*. C.T.F.T., **15**, 3 tomes.
- 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.
- BEVAN C.W.L. et al., 1965. — West african timbers, 14. The structure of turraeanthin, a triterpene monoacetate from *Turraeanthus africana*. *Chim. Communic. G.B.*, **24**, 636-638.
- CATINOT R., 1965. — Sylviculture tropicale en forêt dense africaine. *Bois For. Trop.*, **101**, **102**, **103**, **104**.
- DEVINEAU J.-L., 1975. — *Étude quantitative des forêts galeries de Lamto* (moyenne Côte-d'Ivoire). Thèse de 3^e cycle, Paris-VI, 190 p.
- EMBERGER L., MANGENOT G. et MIÈGE J., 1950. — Existence d'associations végétales typiques dans la forêt dense équatoriale. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **231**, 640-642.
- GOUJON M., 1971. — Considérations à propos de la résistance des plantes. *Café, Cacao, Thé*, **15**, 4, 308-328.
- GUILLAUMET J. L., 1974. — *Atlas de Côte-d'Ivoire*. Essences forestières, planche A6 b.
- IRVINE P. R., 1961. — *Woody plants of Ghana, with special reference to their uses*. Oxford Univ. Press, 968 p.
- JANZEN D. H., 1970. — Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Amer. Nat.*, **104**, 940, 501-525.
- LA MENSBRUGE G. (de), 1966. — *La germination et les plantules des essences arborées de la forêt dense humide de la Côte-d'Ivoire*. C.T.F.T., **26**, 389 p.
- LEMÉE G., HUTTEL Ch. et BERNHARD-REVERSAT F., 1975. — Recherches sur l'écosystème de la forêt subéquatoriale de Basse Côte-d'Ivoire. *La Terre et la Vie*, **29**, 2, 169-264.
- LESCURE J. P., 1975. — *La mangrove guyanaise, architecture des jeunes stades et vie avienne*. O.R.S.T.O.M., Cayenne, Cote B 71.

- MANGENOT G., 1955. — Étude sur les forêts des plaines et plateaux de la Côte-d'Ivoire. *Études Éburnéennes*, 5-81, I.F.A.N.
- MARTINEAU, 1930. — Étude sur le tempérament des principales essences de la Côte-d'Ivoire. *Rev. Bot. appl.* **10**, n° 55, 30-35.
- NORMAND D., 1955. — *Atlas des bois de la Côte-d'Ivoire*. C.T.F.T., n° 9.
- OLDEMAN R. A. A., 1972. — *L'architecture de la forêt guyanaise*. Thèse Univ. Sci. et Techn. du Languedoc, 247 p.
- RECORD S. J., 1931. — West african Avodiré. *Trop. Woods*, **26**, 1-9.
- RICHARDS P. W., 1952. — *The tropical rain forest*. Camb. Univ. Press, 450 p.
- ROUSSEL L., 1972. — *Photologie forestière*. Masson éd., 144 p.
- SARLIN P., 1969. — Répartition des espèces forestières de la Côte-d'Ivoire. *Bois For. Trop.*, **126**, 3-14.
- SCHNELL R., 1971. — *Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux*. Gauthier-Villars éd., 951 p.
- TAYLOR Ch. J., 1960. — *Synecology and sylviculture in Ghana*. Th. Nelson et sons ed., 418 p.
- TAYLOR Ch. J., 1962. — *Tropical forestry with particular reference to West Africa*. Oxford Univ. Press, 163 p.
- VAN DER PIJL, 1972. — *Principles of dispersal in higher plants*. (2^e édition). Springer-Verlag ed., Berlin, 162 p.
- VOORHOEVE A. G., 1965. — *Liberian high forest trees*. Pudoc. ed., 416 p.