



HAL
open science

Notions sur les structure et dynamique des forêts tropicales humides.

Jean-Pierre Pascal

► **To cite this version:**

Jean-Pierre Pascal. Notions sur les structure et dynamique des forêts tropicales humides.. Revue forestière française, 2003, 55 (sp), pp.118-130. 10.4267/2042/5765 . hal-03449438

HAL Id: hal-03449438

<https://hal.science/hal-03449438>

Submitted on 25 Nov 2021

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

NOTIONS SUR LES STRUCTURE ET DYNAMIQUE DES FORÊTS TROPICALES HUMIDES

JEAN-PIERRE PASCAL

C'est devenu une banalité que de souligner le rôle des forêts denses tropicales humides dans deux domaines particulièrement importants pour l'avenir de l'Homme : la régulation des climats et la conservation de la biodiversité. Les questions que l'on se pose maintenant sont par exemple : ces formations constituent-elles un puits de carbone susceptible d'absorber l'augmentation des émissions de CO₂ produites par l'homme et, si oui, jusqu'à quel point ? Peut-on les exploiter sans les détruire, en conciliant la rentabilité économique et le maintien de leur diversité ? On voit bien les enjeux, qu'ils soient économiques, écologiques, politiques, ou sociaux. La société et les décideurs se tournent alors vers le scientifique en lui demandant de répondre au plus vite à ces questions. C'est oublier que les forêts denses tropicales humides représentent, et de loin, le type d'écosystème terrestre le plus complexe de la planète et que les connaissances actuelles, pourtant importantes, ne permettent pas toujours de fournir des réponses tranchées. Dans ce bref exposé, nous présenterons quelques caractéristiques de la structure et de la dynamique de ces formations en nous attachant tout particulièrement à ce qui en fait la spécificité par rapport aux autres formations forestières.

NOTIONS SUR LA STRUCTURE DES FORÊTS TROPICALES HUMIDES

La structure de la forêt correspond à l'agencement de ses différents composants. Cet agencement peut être envisagé globalement ou séparément pour les différentes espèces (ou groupes d'espèces). Nous ne nous intéresserons ici qu'à la structuration du peuplement arborescent qui constitue, en quelque sorte, l'ossature de la forêt. Les animaux, les bactéries et les végétaux non arborescents sont également structurés. Leur structuration dépend fortement de celle des arbres, mais joue aussi un rôle important sur celle-ci (par exemple via la pollinisation et la dissémination des semences, les associations mycorhiziennes ou encore la minéralisation assurée par les bactéries).

Quelques paramètres structuraux non spatialisés

Ce sont surtout ces paramètres qui sont utilisés par les forestiers en forêt tempérée. Nous en développerons trois : la distribution des classes de diamètre, la densité et la surface terrière. Mais on pourrait également s'intéresser à la distribution des hauteurs et au (bio)volume.

- *La distribution des classes de diamètre*

La distribution des classes de diamètre est souvent appelée "structure totale" par les forestiers. C'est dire son importance pour le gestionnaire. Elle peut être envisagée à deux niveaux : le

peuplement arborescent dans son ensemble ou les populations d'espèces. Dans les deux cas, il faut s'assurer que l'échantillonnage soit suffisant pour moyenner les variations locales.

D'une façon générale, au sein des forêts denses tropicales humides, les classes de diamètre pour l'ensemble du peuplement se distribuent selon une fonction voisine d'une exponentielle décroissante : il y a beaucoup de petits diamètres et peu de gros, aucun mode particulier n'est donc observable, comme cela est généralement le cas en forêt tempérée ou en forêt tropicale sèche (voir Rollet, 1974, pour l'Amazonie et les Guyanes). Les exceptions à ce type de distribution correspondent généralement à des situations particulières, comme des conditions édaphiques peu favorables, des pentes importantes, une exposition au vent, des températures limitantes pour la formation, etc. Elles peuvent correspondre aussi à des perturbations à grande échelle, comme le passage de cyclones par exemple.

La situation est différente si l'on s'intéresse aux espèces séparément. Plusieurs types de distribution s'observent alors (figure 1, ci-dessous) :

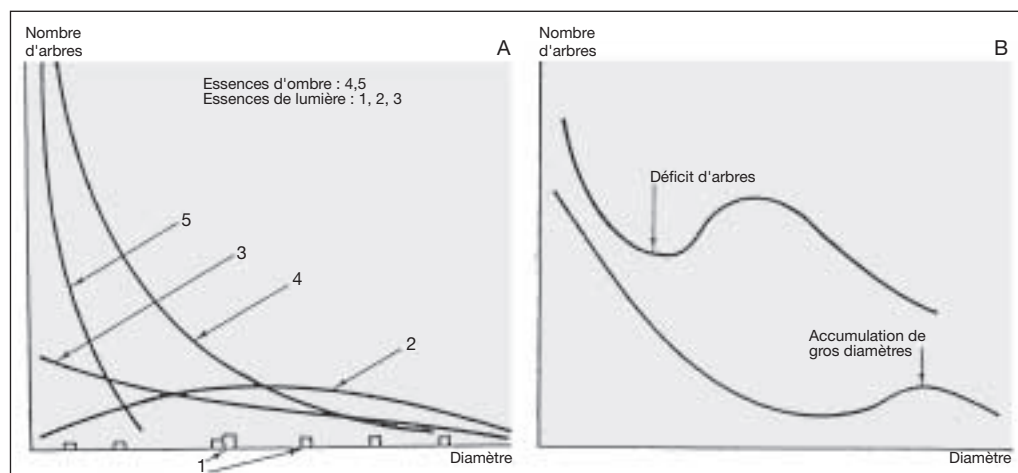
- Une distribution en exponentielle décroissante, ou en diminution régulière des effectifs avec les classes de diamètre. Ce type de distributions est caractéristique des espèces sciaphiles, tolérant l'ombre. On la retrouve aussi bien chez celles qui passent tout leur cycle en sous-bois (les diamètres maximaux sont alors peu importants, espèce 5 sur la figure 1A, ci-dessous) que chez celles qui commencent leur développement en sous-bois et le terminent au niveau de la canopée (atteignant ainsi de forts diamètres, espèce 4 sur la figure 1A).

- Des distributions en cloche très aplatie ou avec une faible décroissance des effectifs avec l'augmentation du diamètre. Pour ces espèces, il y a peu de jeunes par rapport aux adultes. Ces distributions correspondent aux espèces héliophiles, c'est-à-dire qui ont besoin de bonnes conditions lumineuses pour se développer (espèces 1 à 3 sur la figure 1A, ci-dessous).

- Des distributions irrégulières, présentant des déficits ou des sureffectifs, pour certaines classes, ou parfois des accumulations de gros diamètres (figure 1B, ci-dessous). Une telle distri-

FIGURE 1
EXEMPLES DE DISTRIBUTION DES CLASSES DE DIAMÈTRE
POUR DES POPULATIONS D'ARBRES EN FORÊTS TROPICALES HUMIDES
A : ESPÈCES D'OMBRE ET DE LUMIÈRE
B : EXEMPLES DE DISTRIBUTIONS PARTICULIÈRES

Remarque : l'espèce figurée par un histogramme n'est représentée que par très peu d'arbres appartenant à quelques classes de diamètre disséminées sur toute la gamme des grosseurs



bution n'est pas toujours facile à interpréter car elle résulte de situations différentes. Par exemple, une fructification massive suivie de conditions climatiques favorables à la germination et au développement de plantules peut engendrer un sureffectif qui correspond alors à une classe d'âge particulière se déplaçant avec le temps vers les gros diamètres (avec l'amortissement dû à la mortalité). Mais la même distribution peut aussi résulter d'un phénomène tout à fait différent : par exemple une accumulation des diamètres moyens due à la stagnation des arbres de cette espèce sous la canopée, avant de pouvoir y accéder. La cause sera alors à rechercher dans la structuration verticale de la forêt et le sureffectif correspondra toujours aux mêmes diamètres.

Les distributions des classes de diamètre apportent donc plusieurs catégories d'information. Elles reflètent l'état dynamique du peuplement dans son ensemble (rapport jeunes/adultes), les tempéraments des espèces (sciaphiles, héliophiles), les situations particulières (de dynamique, de contrainte).

- *La densité et la surface terrière*

La densité correspond au nombre d'individus pour une surface donnée. Sa mesure ne présente donc pas de difficulté particulière. Il faut, cependant, se fixer un diamètre minimal de pré-comptage (généralement de 10 cm pour les études écologiques sur les parcelles, mais parfois de 20 ou 40 cm pour les inventaires forestiers à finalité de gestion). Il faut surtout s'assurer que l'échantillonnage soit suffisant, c'est-à-dire que la surface considérée soit assez grande pour que la densité moyenne soit stabilisée.

Les densités varient beaucoup selon les forêts denses tropicales humides : entre 450 et 750 arbres/ha (pour un diamètre minimal de 10 cm). Pour les forêts ne présentant pas de contraintes particulières, la moyenne se situe aux environs de 600 arbres/ha. La densité varie aussi à l'intérieur d'une même forêt selon les conditions locales (pentes fortes, bas-fonds, drainage, exposition, stade sylvigénétique, etc.). C'est donc un bon critère d'appréciation de la dynamique forestière et des potentialités locales de la formation.

La surface terrière (*basal area* pour les auteurs anglo-saxons) correspond à la somme des sections horizontales des troncs, prises par convention à 1,30 m du sol. Elle peut donc se calculer, pour l'ensemble du peuplement, par espèces ou par groupes d'espèces. Les mêmes précautions d'échantillonnage que pour la densité s'imposent. S'y ajoutent quelques difficultés particulières. De nombreux arbres présentent des contreforts s'élevant le plus souvent bien au-dessus de 1,30 m. Le diamètre est alors mesuré par convention au-dessus des contreforts. Beaucoup d'espèces ont des sections non circulaires, rendant la mesure du diamètre peu précise.

On observe les mêmes variations inter ou intra-sites pour la surface terrière que pour la densité. Les valeurs calculées pour les forêts denses tropicales humides varient généralement entre 25 et 50 m²/ha, les forêts asiatiques et africaines présentant en moyenne des valeurs plus élevées que celles d'Amazonie.

La structuration spatiale

L'analyse de la structure spatiale des forêts denses tropicales humides n'a vraiment commencé que depuis une trentaine d'années (avec les profils structuraux), mais elle s'est surtout développée avec l'apparition des ordinateurs qui permettent d'effectuer des tests et des simulations autrefois impossibles à réaliser.

La question de l'échelle de l'analyse se pose ici de façon centrale. Il y a différents niveaux de structuration spatiale, et la structuration à l'échelle de la placette n'est pas forcément pertinente à l'échelle du massif ou de la région. Les outils d'analyse utilisés seront d'ailleurs différents.

Comment extrapoler aux autres échelles les résultats obtenus à une échelle donnée ? Il s'agit là d'une question cruciale sur laquelle travaillent actuellement de nombreuses équipes dans le monde (notamment en Guyane autour du programme "Analyse Multi-Échelles" et sa continuation) ; celles-ci mobilisent des compétences issues de nombreuses disciplines (écologie, botanique, pédologie, télédétection, modélisation...). Nous verrons simplement ici le niveau de la parcelle et aborderons les variations à l'échelle du massif.

- *La structuration verticale*

La structure verticale est généralement analysée sur des placettes de petites dimensions (des rectangles de quelques dizaines de mètres de côté) ou des transects de quelques centaines de mètres de longueur. Se pose naturellement ici le problème de l'échantillonnage. Quelle partie de la forêt choisir, et selon quels critères ? En quoi cette placette est-elle plus représentative de la structure de la formation qu'une autre, située ailleurs ? Faut-il prendre une zone correspondant à un stade sylvigénétique (et alors il s'agit du stade le plus évolué) ou doit-on prendre une parcelle incluant plusieurs stades ? On voit qu'en l'absence d'un échantillonnage stratifié, tenant compte des différentes situations, ou aléatoire, si la formation est assez homogène, les descriptions structurales ont surtout une valeur qualitative. Elles demandent, cependant, un très gros travail de terrain.

Les profils structuraux

Les premiers profils structuraux datent des années 1940. L'exemple le plus abouti est celui d'Oldeman (1974) à Trois-sauts en Guyane française. Dans une petite placette de quelques centaines de m², tous les arbres de diamètre supérieur à une taille fixée (généralement 10 cm) sont localisés, identifiés et mesurés (diamètre, hauteur totale, hauteur de la première fourche). Le profil vertical renseigne alors sur la hauteur du peuplement, son degré de fermeture, la densité, l'étalement des couronnes, l'étagement de la végétation depuis le sol jusqu'à la canopée. Dans les meilleurs cas, les forêts montrent un continuum foliaire depuis le sous-bois jusqu'à la voûte (située entre 30 et 45 m), avec quelques émergents, pouvant parfois dépasser 60 m de hauteur. Contrairement aux forêts tempérées, il est difficile de mettre en évidence une stratification nette au sein de ce continuum. Tout au plus, certaines zones de moindre densité foliaire peuvent être repérées, celles où circulent préférentiellement oiseaux et chauves-souris.

Relations entre hauteur et diamètre, ensembles structuraux

Oldeman (1974) introduit la notion d'ensemble structural dans les forêts denses tropicales humides. Ces ensembles sont définis selon le stade atteint par les individus dans la réalisation de leur développement architectural. Ainsi, les arbres en train de réaliser leur programme architectural de base (l'unité architecturale, ou les différentes unités s'il en existe plusieurs emboîtées) et ceux se régénérant après traumatisme sont regroupés dans l'ensemble du futur, ou de l'avenir. Les arbres ayant achevé leur développement, et qui réitérent de façon spontanée tout ou partie de leur modèle de base, constituent l'ensemble du présent. Enfin, les arbres sénescents forment l'ensemble du passé.

À cette première séparation entre les individus d'une forêt, on peut en surimposer une autre obtenue à partir des relations entre hauteur (H en mètres) et diamètre (D en centimètres). Les individus de l'ensemble du présent se retrouvent en dessous de la droite $H = D$ (figure 2, p. 122), ce qui signifie qu'une fois leur développement architectural achevé, ils investissent davantage dans la croissance cambiale que dans l'accroissement en hauteur. De plus, les individus du présent ont tendance à se regrouper en plusieurs paquets distincts marquant une sorte de stratification des arbres adultes dans le peuplement. Ainsi, au continuum foliaire visible sur

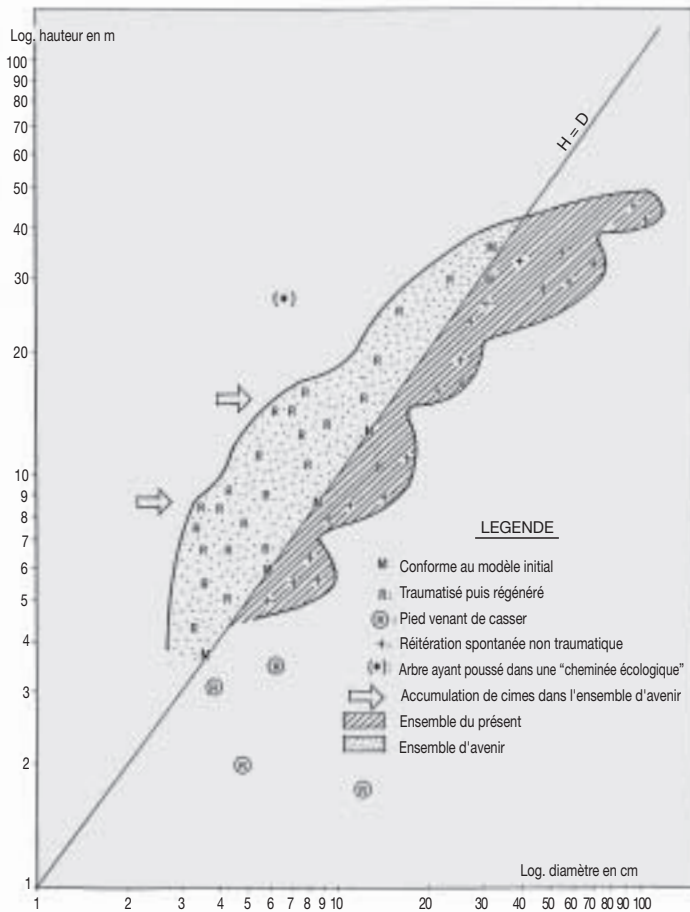


FIGURE 2
RELATION HAUTEUR-DIAMÈTRE
ET ENSEMBLES STRUCTURAUX

La plupart des arbres de l'ensemble du passé sont sénescents ou gravement endommagés ; ils ne sont pas systématiquement mesurés car leur intérêt pour construire des courbes d'allométrie est faible et ils peuvent même fausser les résultats ; pour cette raison, ils n'ont pas été représentés ici à l'exception de certains individus fraîchement cassés, figurés par un R encerclé, qui ne se rétabliront pas et sont en passe d'appartenir au passé.

le terrain, on peut substituer une stratification des arbres adultes par l'analyse des allométries (relations) entre hauteur et diamètre. Les espaces entre les "strates"

adultes sont occupés par les jeunes individus des différents niveaux structuraux qui n'ont pas encore atteint leur strate adulte. Cette structuration se retrouve assez généralement en forêt dense tropicale humide en zone plate ou peu accidentée. La méthode permet donc d'effectuer un regroupement des espèces selon le niveau structural qu'elles atteignent à l'état adulte et l'on peut simplifier le peuplement, dans les modèles, en utilisant les différentes courbes d'allométrie correspondant aux différents niveaux structuraux (Moravie *et al.*, 1997).

Les variations de la structuration verticale

Cette méthode suppose que le milieu soit relativement homogène et reste surtout applicable pour des petites surfaces. Lorsque la topographie devient plus accidentée, il y a imbrication des niveaux structuraux en fonction de la pente, un peu comme les tuiles d'un toit. La stratification n'est alors plus discernable.

Les variations édaphiques se traduisent souvent par des modifications, parfois considérables, de la structure de la forêt (hauteur, densité, surface terrière et même nombre des niveaux structuraux). Ceci est particulièrement net dans le transect réalisé par Brunig (1968) au Sarawak, où l'on passe de sols sableux à des sols tourbeux de différentes épaisseurs. Un autre exemple, en Inde (Loffeier, 1989 ; Pascal, 1995), montre à 5 km de distance, dans une même forêt, une réduction

de hauteur du peuplement de 10 m et la disparition d'un niveau structural. La forêt s'est donc tassée sur elle-même. De telles variations se retrouvent partout et naturellement aussi en Guyane (Paget, 1999). La généralisation d'une étude à l'échelle de la parcelle à celle d'un massif n'est donc le plus souvent pas possible, sauf à décrire les différentes structures correspondant aux différentes situations rencontrées. Il faut aussi remarquer que les valeurs moyennes n'ont pas de sens : on trouve une situation ou l'autre, mais généralement pas l'intermédiaire.

- *La structuration horizontale*

On retrouve naturellement ici les problèmes d'échantillonnage et d'échelles. L'apparition de l'outil informatique et le développement de méthodes de statistiques ont permis de faire des avancées notables dans l'étude de la structuration horizontale. En particulier, les méthodes de statistiques de deuxième ordre, telles celles de Ripley (1976) ou Diggle (1983), permettent de tester les modes de distribution des individus contre le hasard. Ces tests se font sur des surfaces de quelques hectares à une centaine d'hectares. Ils nécessitent de ne retenir que des zones homogènes, obligeant à un découpage délicat des parcelles (Goreaud et Pélissier, 1999).

Deux niveaux seront abordés : la structuration du peuplement dans son ensemble et celle de populations d'espèces.

Au niveau du peuplement

La densité du peuplement et le mode de distribution des arbres varient avec la topographie, le sol, l'exposition, les stades sylvigénétiques, etc. Les tests statistiques montrent, par exemple, une distribution des grands arbres dans le peuplement plus régulière que ne le voudrait le hasard sur les zones peu accidentées, et plus agrégée sur les pentes accusées (Pélissier, 1997). Ces différences observées sont naturellement la résultante des processus dynamiques (succès de l'installation des plantules, concurrence, modalités de la mortalité...). L'étude des relations entre la structure spatiale et le fonctionnement dynamique en est encore à ses débuts.

Au niveau des espèces

La répartition spatiale peut traduire les préférences écologiques des espèces, en particulier les préférences édaphiques. En Guyane française, par exemple, deux espèces d'*Iryanthera* (*Myristicaceae*) se retrouvent, l'une dans les bas-fonds (*Iryanthera hostmanii*), l'autre (*Iryanthera sagoutiana*) dans les zones mieux drainées (Collinet, 1997). Ces préférences pour tel ou tel type de sol, de drainage, d'humidité, d'apport de lumière, etc., sont assez bien connues en forêts tempérées et pour quelques espèces de forêts denses tropicales humides. Elles restent cependant inconnues pour la majorité d'entre elles. Il faut toutefois se méfier d'une interprétation trop hâtive de situations locales. Ce n'est pas parce qu'une espèce se trouve de façon statistiquement significative dans une situation donnée, qu'elle préfère cette situation. Citons le cas d'*Eperua falcata* (*Caesalpinaceae*), une des espèces les plus étudiées en Guyane française. Cette espèce se retrouve parfois presque entièrement confinée dans les bas-fonds, alors que, dans d'autres sites, elle apparaît principalement sur les pentes bien drainées. C'est dans cette dernière situation que l'on observe les plus beaux sujets (Ferry, communication personnelle). Le confinement de l'espèce dans les bas-fonds est probablement dû à la compétition avec une ou plusieurs autres espèces qui réussissent mieux qu'*Eperua falcata* sur les sols bien drainés et la repoussent vers les bas-fonds où *Eperua falcata* s'adapte mieux. Lorsque cette espèce concurrente n'est pas présente dans la localité, *Eperua falcata* occupe les sols bien drainés.

En forêt dense tropicale humide, l'analyse statistique des modes de distribution horizontale des diverses espèces n'est possible que sur moins d'un dixième des espèces de la forêt : les autres

espèces ont des effectifs trop faibles. Collinet (1997) a étudié la distribution des 25 espèces les plus fréquentes (plus de 5 individus à l'ha) dans le dispositif permanent de Paracou, en Guyane française.

L'analyse montre que la plupart de ces espèces fréquentes ont une répartition de type agrégé, en amas de tailles variables et parfois en agrégats de petits agrégats. Les distributions poissonniennes (conformes au hasard) sont peu fréquentes. Il faut ici encore se méfier des conclusions hâtives. En effet, la distribution poissonnienne de *Carapa procera* (*Meliaceae*), hors bas-fonds, n'a rien d'aléatoire. Elle reflète le tempérament pionnier de cette espèce qui s'installe dans les ouvertures. Ce sont les ouvertures qui sont ici distribuées au hasard, mais il aurait pu en être autrement selon la pente et l'exposition de la parcelle.

L'espèce la plus utilisée commercialement en Guyane, l'Angélique (*Dicorynia guianensis*, *Caesalpinaceae*), montre une distribution en petits agrégats d'environ une cinquantaine de mètres de rayon. Les études génétiques (Dutech, communication personnelle) ont montré que ces agrégats étaient composés de sujets ne provenant pas forcément de mêmes parents. La dynamique de ces agrégats est toujours à l'étude (Chevolot, 2001).

Vouacapoua americana, une autre *Caesalpinaceae*, présente une distribution très différente. Cette espèce apparaît en grandes taches dans la forêt guyanaise, taches pouvant être séparées de plusieurs kilomètres. Chaque tache est elle-même fragmentée en plaques de plusieurs centaines de mètres qui s'arrêtent aux abords des bas-fonds (Traissac, 1998, 2003). En vieillissant, les plaques ont tendance à organiser la régénération à leur périphérie, chaque plaque avançant alors comme un front. Des individus isolés, distants des fronts de plaques de plusieurs dizaines (ou centaines) de mètres, fondent des îlots qui finiront par être englobés par la plaque lors de sa progression.

On pourrait multiplier les exemples, en y ajoutant notamment les compétitions entre espèces. On voit donc qu'en un endroit donné de la forêt, la structuration horizontale est la résultante de nombreux processus différents où interviennent l'hétérogénéité topographique ou édaphique, les préférences écologiques des espèces, leur mode de distribution, leurs concurrences éventuelles et leur dynamique spatiale. On comprend alors qu'il n'est pas toujours aisé d'avoir une bonne représentation de la distribution d'une espèce. Il faut d'abord que l'espèce soit assez fréquente et, même dans ce cas, il faudra le plus souvent inventorier plusieurs centaines d'hectares pour avoir une vue correcte de sa distribution. Il faudra surtout comparer les résultats obtenus sur un site à ceux d'autres sites pour avoir une vision correcte des différents cas de figure, toutes les situations possibles ne s'exprimant pas partout. Enfin, la modélisation des phénomènes dynamiques sera un outil privilégié pour explorer ces différentes possibilités.

La structuration floristique

Nous nous intéresserons ici aux 2 paramètres de cette structuration : la richesse et la diversité.

- *La richesse floristique*

Il s'agit du nombre d'espèces rencontrées dans une surface donnée ou pour un nombre d'individus donnés. On réalise classiquement, pour illustrer la variation de la richesse avec la zone considérée, des courbes dites aire-espèces ou individus-espèces selon qu'elles représentent en abscisse la surface ou le nombre d'arbres observés. En forêt tempérée, ou tropicale caducifoliée, ces courbes finissent par se stabiliser à partir d'une certaine surface ou d'un certain nombre d'individus. On peut ainsi définir une aire minimale d'échantillonnage représentative de la richesse locale en espèces. En forêt tempérée, par exemple, il est rare que l'on dépasse une quinzaine

d'espèces d'arbres (diamètre ≥ 10 cm) dans une formation homogène. Les courbes obtenues pour les forêts denses tropicales humides ne montrent pas de plateau et il n'est pas possible de définir une aire minimale d'échantillonnage. L'utilisation de termes correcteurs du type Chao (qui prend en compte pour la correction les espèces apparaissant une fois et deux fois seulement dans les relevés) permet parfois d'infléchir la courbe, mais pas toujours (Gimaret-Carpentier *et al.*, 1998). Le nombre d'espèces continue à croître même après plusieurs dizaines d'hectares. La grande richesse floristique est, en effet, l'un des traits fondamentaux de ces formations. Dans la forêt péruvienne de Yanamomo, par exemple, on a dénombré sur 1 hectare près de 300 espèces différentes pour une densité d'environ 600 arbres à l'hectare. Il s'agit là d'un cas extrême, mais des valeurs comprises entre 120 et 200 espèces à l'hectare sont la règle (Pascal, 1988).

Cette étonnante richesse en espèces pose plusieurs types de problèmes.

Sur le plan du fonctionnement de l'écosystème, chaque espèce a-t-elle un rôle distinct, ou y a-t-il des redondances qui permettraient éventuellement de regrouper les espèces dans les modèles ? Comment le couple concurrence entre espèces et sélection permet-il le maintien d'autant d'espèces ? On pourrait s'attendre à ce que beaucoup d'espèces soient éliminées. Il faut donc admettre l'intervention de phénomènes perturbateurs assez fréquents pour créer des niches écologiques différentes. Ou encore que les stratégies de dynamiques, par exemple la formation d'agrégats, favorisent le maintien d'espèces autrement moins compétitives (Goreaud, 2000). Quelles sont les règles qui régissent la richesse en espèces au niveau régional et l'étendue de leur aire de répartition, telle que, par exemple, la loi Rapoport (relations entre la taille des aires de distribution des espèces et la variabilité climatique) (Gentry, 1988 ; Ricklefs, 1987 ; Stevens, 1992) ?

Sur le plan pratique, l'identification d'autant d'espèces suppose l'intervention de botanistes très qualifiés, d'autant plus que le matériel reproducteur de la plante est rarement accessible. Comme ces botanistes sont rares, le développement d'outils d'aide à l'identification est une nécessité.

- *La diversité floristique*

Les histogrammes rang-espèces, dans lesquels les espèces sont classées selon leur abondance décroissante, montrent un autre aspect caractéristique des forêts denses tropicales humides. Un petit nombre d'espèces sont fréquentes, et un grand nombre d'espèces sont peu fréquentes ou rares. Dans l'exemple de la forêt indienne de Uppangala, 4 espèces sont fréquentes, une quinzaine sont moyennement fréquentes et près de la moitié n'apparaissent qu'une fois ou deux fois en 4 hectares, et pas toujours à l'âge adulte (Pascal et Pélissier, 1996). La forêt de Pasoh, en Malaisie péninsulaire, montre une traîne d'espèces peu fréquentes et rares encore plus importante (Kochummen *et al.*, 1990). Sur 50 hectares, tous les individus de plus de 1 cm de diamètre ont été identifiés. Pour certaines espèces, un seul individu a été trouvé en 50 hectares.

À la grande richesse en espèces correspond donc des fréquences très inégales. Cela veut dire que l'essentiel de la structuration et de la biomasse de la forêt est constitué par un nombre relativement réduit d'espèces. À Paracou, par exemple, sur 207 espèces d'arbres, 31 seulement apparaissent plus de 5 fois par hectare (Collinet, 1997). Il y a donc un "décalage" entre richesse et fonctionnement. Les forêts denses tropicales humides pourraient vraisemblablement fonctionner avec un nombre bien moins important d'espèces. Il n'est pas sûr que leur structuration et leur biomasse en soient même affectées, comme le montre, entre autres, l'exemple de la forêt de Bhagvati, en Inde, où l'on retrouve la même hauteur de peuplement, structuration verticale et surface terrière que pour les forêts avoisinantes avec moins de 15 espèces arborescentes (Pascal, 1988). L'avantage à long terme de la grande richesse est plutôt à rechercher au niveau de la résilience de l'écosystème ou de son adaptabilité aux variations climatiques globales.

La rareté d'une espèce peut correspondre à plusieurs situations. Elle peut résulter naturellement de la compétition entre les espèces présentes et de leurs différences de tempéraments. On peut aussi y voir un phénomène historique : telle espèce autrefois plus fréquente se trouve aujourd'hui désavantagée par rapport à d'autres par suite de changements climatiques, par exemple. Cette espèce se maintient encore, mais sa population diminue. Cette rareté peut exister depuis longtemps. Par quels mécanismes l'espèce n'est-elle pas éliminée ? Il n'y a pas pour l'instant de réponse satisfaisante à cette question.

La rareté, ou la faible fréquence, de nombreuses espèces appelle d'autres questions : comment se faire une idée de la population de ces espèces ? Quel est par exemple l'histogramme de leurs classes de diamètre (qui renseigne souvent sur leur tempérament) ? Comment établir des relations entre hauteur et diamètre ? Faut-il pouvoir les paramétrer, il devient pratiquement impossible d'utiliser ces espèces dans la modélisation de la dynamique de la forêt.

NOTIONS SUR LA DYNAMIQUE FORESTIÈRE

Il n'est pas question ici d'aborder tous les mécanismes intervenant dans la dynamique forestière. Nous voudrions simplement attirer l'attention sur les variations locales de cette dynamique et l'interaction des phénomènes à différentes échelles de temps et d'espace.

Le chablis et les phases sylvigénétiques

Le chablis, ou la chute d'un ou plusieurs arbres, constitue le phénomène dynamique le plus évident à l'échelle de la parcelle. La proportion en surface de forêt dense tropicale humide affectée chaque année par les chablis a fait l'objet de nombreuses études (Hartshorn, 1978 ; Riéra et Alexandre, 1988 ; Durieu de Madron, 1993...). Elle est en moyenne de 1 %, avec des variations du simple au triple selon les forêts. Certains auteurs ont déduit de ces pourcentages des taux de renouvellement ("turn over") de la formation (Hartshorn, 1978).

Après la création d'un chablis, la surface affectée se reconstitue progressivement en passant par des phases successives d'évolution, dites phases sylvigénétiques (Oldeman, 1990). En réalité, les mécanismes de fermeture de la trouée vont dépendre de la taille de celle-ci. Pour les petites trouées (inférieures à 200 m²), ce sont les individus déjà présents au moment de la chute (ou leurs descendants) qui vont effectuer le comblement. Il n'y a généralement pas intervention d'espèces héliophiles. Lorsque les trouées sont plus importantes (plusieurs centaines à quelques milliers de m²), les modifications des conditions locales sont également plus importantes. Dans ce cas, des espèces héliophiles assurent les premiers stades du comblement. Souvent, ces espèces sont déjà présentes à l'état de graines en attente dans le sol. L'importance relative des espèces héliophiles varie avec la surface de la trouée. Oldeman (1990) a appelé "éco-unité" la portion de forêt qui est affectée par un même chablis à un instant donné et qui va évoluer progressivement vers le comblement, en passant par différentes phases sylvigénétiques. La généralisation de cette vision conduit à considérer l'ensemble de la forêt comme une mosaïque d'éco-unités à des stades différents de leur évolution dynamique. Le pourcentage des différentes phases a également été calculé pour mesurer le "turn over" de la formation (Torquebiau, 1981). Le chablis est considéré dans cette vision comme le moteur exclusif de la sylvigénèse.

Autres processus dynamiques : problèmes d'échelles d'espace et de temps

La dynamique forestière, en réalité, ne passe pas uniquement par le phénomène de chablis. Durieu (1993), par exemple, a montré que près d'un grand arbre sur deux mourait sur pied. L'ou-

verture du peuplement entraînée par sa disparition est parfois minime. L'arbre est simplement remplacé à terme par son voisin immédiat. C'est le phénomène de substitution (Pascal, 1995). S'il n'y a pas de voisins dans un rayon de 2 à 3 mètres, les arbres les plus proches développent des branches pour occuper l'espace libéré. D'autres mécanismes plus complexes apparaissent dans les zones plates ou à pentes faibles. Chaque grand arbre organise avec le temps son voisinage en tenant à distance ses voisins. Le résultat de ce processus donne une régularité significative de la distribution spatiale des grands arbres (Pascal, 1995 ; Péliissier, 1997). On pourrait multiplier les exemples. Il serait aussi nécessaire de tenir compte du rôle de la multiplication végétative, peu visible en forêt pour les non-spécialistes, mais qui concerne près du quart des espèces (Prosperi, communication personnelle).

Ce qu'il est important de comprendre, c'est que les différents processus impliqués dans la dynamique forestière ne sont pas équiprobables. Leurs fréquences relatives varient en fonction de la topographie, du type de sol, des conditions du drainage, de l'exposition au vent, etc. Les chablis, par exemple, sont plus fréquents sur les pentes fortes, les sols peu profonds et les zones mal drainées. La mortalité sur pied des grands arbres est plutôt la règle dans les zones à faibles pentes bien drainées, etc. La forêt ne fonctionne pas de la même façon selon ces différentes conditions. Ceci gouverne en grande partie les variations observées dans la densité, la surface terrière, la composition floristique et les indices de diversité (Gimaret-Carpentier *et al.*, 1998). À cela doit être ajouté le rôle de la faune et des microorganismes du sol qui interviennent dans la dispersion et le succès de la régénération.

Un premier niveau d'hétérogénéité, celui du milieu local, est responsable de la diversité bêta (c'est-à-dire la diversité observée au sein d'un même massif forestier) et des variations structurales et dynamiques du peuplement au sein du massif (voir Paget, 1999 ; Sabatier *et al.*, 1997, par exemple). C'est ce niveau qui nécessite souvent la mise en place d'un échantillonnage stratifié pour l'analyse des phénomènes. À ce premier niveau d'hétérogénéité s'en surimpose un deuxième, correspondant à la mosaïque des phases sylvigénétiques, dont l'expression peut d'ailleurs être modulée en fonction de l'hétérogénéité du milieu local.

Il faut ajouter à cela un troisième niveau d'hétérogénéité, induit par des phénomènes intervenant à une autre échelle d'espace et de temps, comme les glissements de terrain, les dégâts occasionnés par le passage de cyclones et parfois même les incendies, favorisés, notamment, par les épisodes El Niño. Ces phénomènes affectent généralement des surfaces beaucoup plus grandes, de l'hectare à plusieurs centaines d'hectares. Les processus de reconstitution de la forêt sont variables, mais ils font en général intervenir des espèces héliophiles et même le plus souvent des pionnières. On assiste dans certains cas à de véritables successions secondaires avec succession d'espèces aux tempéraments différents : pionnières, héliophiles post-pionnières, semi-tolérantes à l'ombre, sciaphiles. Il arrive fréquemment que la forêt n'ait pas fini de se régénérer avant qu'un nouvel accident intervienne. C'est le cas extrême des îles Salomon où la forêt est maintenue dans un état perpétuel de régénération par le passage trop rapproché des cyclones (Whitmore, 1974). Ces phénomènes constituent un troisième niveau dynamique qui interagit avec les deux précédents.

Ainsi, à un instant donné, dans un endroit donné, peuvent agir ces trois niveaux de dynamique qui s'expriment à des échelles de temps et d'espace très différentes. À cette complexité, il faut encore ajouter celle liée aux différences des dynamiques spatiales propres à chaque espèce et les ajustements progressifs de l'écosystème aux changements climatiques (avancée ou recul de la forêt, modification de la composition floristique, etc.). Ces ajustements s'effectuent à une échelle de temps beaucoup plus longue. On comprend donc facilement la difficulté de l'observation de la dynamique forestière à l'échelle humaine (la plupart des dispositifs permanents n'ont que quelques années ou quelques dizaines d'années au mieux). C'est la raison pour laquelle de

nombreuses équipes se sont investies dans la modélisation de la dynamique forestière qui permet, en simplifiant l'écosystème, d'explorer les effets de tel ou tel mécanisme en maintenant les autres constants, ou encore d'en simuler les interactions, dont les résultantes sont le plus souvent imprévisibles sans cela.

CONCLUSIONS

Les inquiétudes actuelles sur les changements climatiques et l'érosion de la biodiversité ont sensibilisé l'opinion sur le rôle important joué par les forêts denses tropicales humides. En dépit des résolutions prises au niveau international, leur destruction continue à un rythme toujours soutenu. Il y a naturellement de bonnes raisons économiques à cela : les pays où elles se trouvent sont généralement des pays pauvres qui ne peuvent se passer de leur exploitation. Mais il y a aussi des questions de savoir-faire. On ne sait pas trop gérer ces formations de façon durable. Il s'agit en effet d'écosystèmes fragiles, dont l'essentiel des réserves en éléments se trouve stocké dans le vivant et non pas dans le sol comme en forêt tempérée, d'où l'importance de la préservation de l'humus. Comme beaucoup de structures complexes, elles sont facilement déstabilisées. Cet inconvénient est partiellement pallié par une grande richesse spécifique qui permet la coexistence d'espèces de tempéraments très variés et augmente donc la résilience du système. Intervient également une modulation fine de la dynamique forestière en fonction des conditions du milieu, et des processus de régénération différents selon les échelles d'espace concernées. On ne sait cependant pas trop comment ces formations réagiront aux changements climatiques prévus par certains scénarios.

Face à ces enjeux, les scientifiques disposent depuis une vingtaine d'années d'outils nouveaux (informatique, télédétection, recherche isotopique, analyses génétiques, etc.). Des réseaux de dispositifs permanents ou de sites-ateliers se mettent en place et les bases de données se structurent et s'harmonisent progressivement. La modélisation, par sa capacité à simuler des scénarios de dynamique naturelle, ou consécutive à l'exploitation, constitue un outil privilégié, particulièrement adapté à la demande des gestionnaires. Elle permet, aussi, de s'affranchir des contraintes d'échelles de temps à l'œuvre dans la dynamique forestière. Elle ne peut toutefois s'appuyer que sur les données et les connaissances que l'on possède et une partie de ses résultats ne sont pas vérifiables à court terme.

Enfin, on l'a bien vu lors de la Conférence de Rio en 1992, la grande richesse des forêts denses tropicales humides est source de conflits : les pays riches ont des forêts pauvres en espèces, et certains pays pauvres, des forêts riches. Le contrôle de ce patrimoine génétique est naturellement un enjeu économique majeur du début du XXI^e siècle.

Jean-Pierre PASCAL
Directeur de Recherche
CNRS
BP 316
F-97379 KOUROU CEDEX
(pascal.jp@kourou.cirad.fr)

BIBLIOGRAPHIE

- BRUNIG (E.F.). — Some observations on the status of heath forests in Sarawak and Brunei. *In* : Proceedings of the Symposium on recent advances in tropical ecology. Varanasi. — 1968. — Vol. 2, pp. 451-457.
- CHEVOLOT (M.). — Dynamique spatiale des populations d'Angélique (*Dicorynia guianensis* Amshoff) en forêt littorale guyanaise. — Université Montpellier II ; Cirad-Forêt, 2001. — 30 p. (DEA Biologie de l'Évolution et Écologie).
- COLLINET (F.). — Essai de regroupement des principales espèces structurantes d'une forêt dense humide d'après l'analyse de leur répartition spatiale (forêt de Paracou - Guyane). — Université Claude Bernard - Lyon 1, 1997. — 313 p. (Thèse).
- DURIEU DE MADRON (L.). — Mortalité, chablis et rôle des trouées dans la sylvigénèse avant et après exploitation sur le dispositif d'étude sylvicole de Paracou - Guyane française. — École nationale du Génie rural, des Eaux et des Forêts, 1993. — 203 p. (Thèse de Doctorat).
- DIGGLE (P.J.). — Statistical analysis of Spatial point Patterns. — New-York : Academic Press, 1983. — 148 p.
- GENTRY (A.H.). — Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. — *Annals of the Missouri Botanical Garden*, vol. 75, 1988, pp. 1-34.
- GIMARET-CARPENTIER (C.). — Analyse de la biodiversité à partir d'une liste d'occurrence d'espèces : nouvelles méthodes d'ordination appliquées à l'étude de l'endémisme dans les Ghâts occidentaux. — Université Claude Bernard - Lyon 1, 1999. — 313 p. (Thèse).
- GIMARET-CARPENTIER (C.), PELISSIER (R.), PASCAL (J.-P.), HOULLIER (F.). — Sampling strategies for the assessment of tree species diversity. — *Journal of Vegetation Science*, vol. 9, 1998, pp. 161-172.
- GOREAUD (F.). — Apport de l'analyse de la structure spatiale en forêt tempérée à l'étude et la modélisation des peuplements complexes. — École nationale du Génie rural, des Eaux et des Forêts, 2000. — 361 p. (Thèse de Doctorat en Sciences forestières).
- GOREAUD (F.), PELISSIER (R.). — On explicit formulas of edge effect correction for Ripley's K-function. — *Journal of Vegetation Science*, vol. 10, 1999, pp. 433-438.
- HARTSHORN (G.S.). — Tree falls and tropical forest dynamics. *In* : Tropical trees as living systems / P.B. Tomlinson, M.H. Zimmermann Eds. — Cambridge University Press, 1978. — pp. 617-638.
- KOCHUMMEN (K.M.), LAFRANKIE (J.V.), MANOKARAM (N.). — Floristic composition of Pasoh Forest Reserve, a lowland rain forest in Peninsular Malaysia. — *Journal of Tropical Forest Science*, 3, 1990, pp. 1-13.
- LOFFIEIER (M.E.). — Sylviculture et sylvigénèse en forêt sempervirente du Coorg (Sud-Ouest de l'Inde). — *Institut français de Pondichéry, Travaux de la Section scientifique et technique*, tome XXVI, 1989, 211 p.
- MORAVIE (M.-A.), PASCAL (J.-P.), AUGER (P.). — Investigating canopy regeneration processes through spatial individual-based models : Application to a wet evergreen forest. — *Ecological Modelling*, 104, 1997, pp. 241-260.
- OLDEMAN (R.A.A.). — L'Architecture de la forêt guyanaise. — Mémoire ORSTOM n° 73, 1974.
- OLDEMAN (R.A.A.). — Forests : element of silvology. — Berlin, Heidelberg : Springer Verlag, 1990. — 624 p.
- PAGET (D.). — Étude de la diversité spatiale des écosystèmes guyanais. Réflexion méthodologique et application. — École nationale du Génie rural, des Eaux et des Forêts, 1999. — 155 p. (Thèse de Doctorat en Sciences forestières).
- PASCAL (J.-P.). — Quelques exemples de problèmes posés à l'analyste et au modélisateur par la complexité de la forêt tropicale humide. — *Revue d'Écologie (La Terre et la Vie)*, vol. 50, n° 3, 1995, pp. 237-249.
- PASCAL (J.-P.). — Wet evergreen forests of the Western Ghats of India. — *Institut français de Pondichéry, Travaux de la Section scientifique et technique*, tome XX bis, 1988, 345 p.
- PASCAL (J.-P.), PELISSIER (R.). — Structure and floristic composition of a tropical evergreen forest in south-west India. — *Journal of Tropical Ecology*, 12, 1996, pp. 191-214.
- PELISSIER (R.). — Hétérogénéité spatiale et dynamique d'une forêt dense humide dans les Ghâts occidentaux de l'Inde. — Institut français de Pondichéry, Publications du Département d'Écologie, tome 37, 1997.
- RICKLEFS (R.E.). — Community diversity : relative roles of local and regional processes. — *Science*, 235, 1987, pp. 167-171.
- RIÉRA (B.), ALEXANDRE (D.). — Surface des chablis et temps de renouvellement en forêt dense tropicale. — *Acta Ecologica*, vol. 9, n° 2, 1988, pp. 211-220.
- RIPLEY (B.D.). — The second order analysis of stationary point process. — *Journal of Applied Probability*, vol. 13, 1976, pp. 255-266.

- ROLLET (B.). — L'Architecture des forêts denses humides. — Nogent-sur-Marne : Centre technique forestier tropical, 1974. — 298 p.
- SABATIER (D.), GRIMALDI (M.), PREVOST (M.F.), GUILLAUME (J.), GODRON (M.), DOSSO (M.), CURMI (P.). — The influence of soil cover organisation on the floristic and structural heterogeneity of a guianan rain forest. — *Plant Ecology*, vol. 131, 1997, pp. 81-108.
- STEVENS (G.C.). — The elevational gradient in altitudinal range : an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. — *American Naturalist*, vol. 140, 1992, pp. 893-911.
- TORQUEBIAU (E.). — Analyse architecturale de la forêt de Los Tuxtlas (Veracruz). — Montpellier : Université des Sciences et Techniques du Languedoc, 1981. — 185 p. (Thèse).
- TRAISSAC (S.). — Dynamique spatiale de *Vouacapoua americana* (Aublet), arbre de forêt à répartition agrégée. — Université Claude Bernard - Lyon 1, 2003. — 216 p. (Thèse).
- TRAISSAC (S.). — Étude de la dynamique de la répartition spatiale de *Vouacapoua americana* (Aublet), arbre de forêt tropicale guyanaise. — Université Claude Bernard - Lyon 1, 1998. — 36 p. (Mémoire de DEA).
- WHITMORE (T.C.). — Change with time and the role of cyclones in Tropical Rain Forest on Kolombangara, Solomon Islands. — *Commonwealth Forestry Institute Paper 46*, Oxford, 1974.

NOTIONS SUR LES STRUCTURE ET DYNAMIQUE DES FORÊTS TROPICALES HUMIDES (Résumé)

Les forêts denses tropicales humides constituent le type d'écosystème terrestre le plus complexe de la planète. Elles sont actuellement le sujet de questions majeures, comme le piégeage du carbone émis par pollution atmosphérique et effet de serre, ou encore l'érosion de la diversité qu'elles renferment, avec la perte concomitante de molécules aux propriétés pour le moment encore largement inconnues. La compréhension de leur dynamique pour faciliter leur gestion devient donc un objet d'étude prioritaire qui dépasse le simple intérêt scientifique. Dans ce bref exposé, sont analysés d'abord quelques-uns des traits essentiels de la structuration du peuplement arborescent : paramètres non spatialisés (distribution des classes de diamètre, densité, surface terrière), structures spatiales (verticales et horizontales, globales ou spécifiques), richesse et fréquence des espèces. Dans la deuxième partie, après une description de quelques mécanismes à l'œuvre dans la dynamique forestière, l'accent est mis plus particulièrement sur les variations induites par l'hétérogénéité du milieu et sur les échelles de temps et d'espace des processus impliqués.

ELEMENTS ON THE STRUCTURE AND DYNAMICS OF TROPICAL RAIN FORESTS (Abstract)

Dense tropical rainforests are the most complex type of terrestrial ecosystem on the planet. They are currently the topic of much debate in connection with a number of major issues e.g., the sequestration of carbon arising from atmospheric pollution and the greenhouse effect, and the depletion of the pool of diversity they represent, with the concomitant loss of molecules whose properties are still largely unknown.

As a result, understanding their dynamics with a view to better management has become a priority research area for reasons beyond just scientific curiosity. This brief presentation begins with a description of some of the essential features in the structuring processes of the arborescent population – non spatial parameters (diameter class distribution, density, basal surface), spatial structures (vertical and horizontal, overall and specific), wealth and incidence of species. The second part describes a number of mechanisms at work in the forest dynamics and then focuses more specifically on the variations brought about by the heterogeneity of the environment and on the time and space scales of the processes involved.