

PHYTOMASSE ET PRODUCTIVITÉ

par Henri PUIG *, Bernard RIERA *, Jean-Paul LESCURE **

SUMMARY

PHYTOMASS AND YIELD-CAPACITY

The experimental operation set up in the Guianese forest, called ECEREX, enabled to assess the phytomass there and create links between the latter and silvicultural data (breast height and basal area), valid for the station considered.

The distribution of the phytomass within large vegetation groups shows the predominance of Cesalpiniaceae.

Mass yield-capacity is connected to various factors : diameter category, edaphic condition, rainfall cycle, state of evolution of the primary or secondary stand ; the production of litter seems more constant and is estimated at 7.8 t/ha/yr.

The annual primary yield-capacity is 12.3 t/ha/yr, of the same order as annual necromass (11.7 t/ha/yr).

The similarity between these data and those found by other authors is stressed.

RESUMEN

FITOMASA Y PRODUCTIVIDAD

El dispositivo experimental instalado en el bosque de la Guayana, denominado ECEREX, permitió evaluar la fitomasa y establecer relaciones entre ésta y los datos silvícolas disponibles (diámetro a altura de hombre y área basimétrica), válidos para la estación considerada.

La distribución de la fitomasa entre los grandes conjuntos vegetales muestra el predominio de las Cesalpiniáceas.

La productividad ponderal depende de diversos factores : clase de diámetro, condiciones edáficas, periodicidad de las lluvias, etapa de evolución de la masa primaria o secundaria. La producción de hojarasca parece ser más constante y se evalúa en 7,8 T/ha anualmente.

La productividad primaria anual es de 12,3 T/ha anuales, valor bastante similar al de la necromasa anual (11,7 T/ha anuales).

En el presente artículo se subraya la concordancia de estos datos con los datos publicados por otros autores.

INTRODUCTION

Dans le cadre du programme ECEREX, sur la piste de Saint Elie en 1980 (1), la mesure de la phytomasse a

été réalisée sur un ensemble de 25 placettes de 10 × 10 mètres, comprenant 1.412 individus érigés de plus de 1 cm de diamètre à hauteur de poitrine (DBH). Dans cet échantillon, 498 individus de moins de 1 cm de DBH furent pesés en distinguant les feuilles et les parties caulinaires, et 914 individus de plus de 1 cm de DBH l'ont été en séparant feuilles, branches et troncs et en mesurant les principales parties caulinaires. Les poids frais furent

* ECOTROP, UA 1183, Laboratoire de Botanique Tropicale, Université de Paris VI, 12, rue Cuvier, 75005 Paris.

** ORSTOM, Département B, 213, rue Lafayette, 75010 Paris.

transformés en poids de matière sèche après étuvage à 105° jusqu'à poids constant d'échantillons de troncs, branches et feuilles, pour toutes les espèces rencontrées. Ces données ont permis de calculer des relations de dépendance entre les poids mesurés et des paramètres structuraux tels que diamètre à hauteur de poitrine et surface terrière des placettes.

La productivité a été déduite de données d'accroisse-

ment mesurées mensuellement pendant quatre ans, pour 60 arbres de forêt primaire répartis sur quatre parcelles de 2.500 mètres carrés et sur des sols différents, et pour 24 arbres de végétation secondaire (une mesure par quinzaine) répartis sur une parcelle de 1.000 mètres carrés (48,50). La litière a été mesurée pendant quatre ans grâce à 60 collecteurs de 1 mètre carré chacun répartis sur les quatre parcelles précitées (2).

I. — La Phytomasse.

La phytomasse totale épigée mesurée sur l'échantillon (2 500 m²) s'élève à 147 tonnes réparties en 144,5 t de poids caulinaires et 2,5 t de feuillages. Les ligneux érigés représentent 97 % de la phytomasse totale (fig. 1).

TABLEAU I
RÉPARTITION SYSTÉMATIQUE
DE LA PHYTOMASSE SÈCHE OBSERVÉE À ECEREX

FAMILLES	% DE LA PHYTOMASSE
<i>Caesalpiniaceae</i>	36,54
<i>Lecythidaceae</i>	9,81
<i>Caryocaraceae</i>	7,91
<i>Humiriaceae</i>	7,54
<i>Lauraceae</i>	7,54
<i>Moraceae</i>	4,41
<i>Burseraceae</i>	3,41
<i>Sapotaceae</i>	3,18
<i>Euphorbiaceae</i>	3,03
<i>Chrysobalanaceae</i>	2,28
<i>Myristicaceae</i>	1,93
<i>Mimosaceae</i>	1,49
<i>Clusiaceae</i>	1,41
<i>Ochnaceae</i>	1,33
<i>Flacourtiaceae</i>	1,22
TOTAL	92,93

Répartition taxonomique de la phytomasse.

La répartition de la phytomasse dans les différents taxons telle qu'elle apparaît sur l'échantillon est présente dans le tableau I. Les *Caesalpiniaceae*, dominantes dans cette forêt, constituent plus d'un tiers de la phytomasse et l'on note que 15 familles à elles seules en représentent plus de 90 %. Dans notre échantillon, les valeurs élevées de la phytomasse des *Caryocaraceae* et des *Humiriaceae* sont dues à la présence de quelques émergents et ne doivent pas abuser le lecteur sur l'importance réelle de ces familles dans le paysage végétal de la région. Inversement, on note qu'un grand nombre d'individus du sous-bois appartenant à quelques familles telles que les *Violaceae*, *Annonaceae*, *Rhizophoraceae*, ne contribuent, du fait de leur taille, que très faiblement à la phytomasse totale.

Traitement des données.

Les relations de dépendance liant les poids de troncs, de branches et de feuilles au diamètre à hauteur de poitrine des individus sont des fonctions puissances du diamètre :

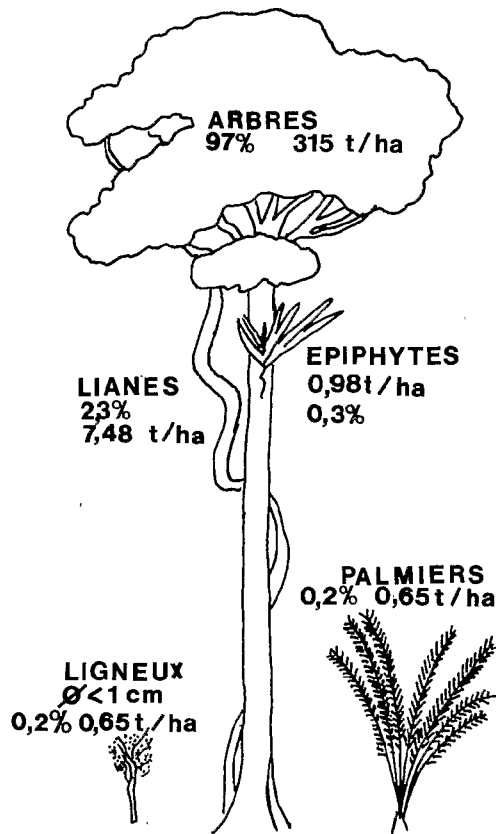
$$P = k D^a$$

k et a étant des constantes calculées qui sont données dans le tableau II.

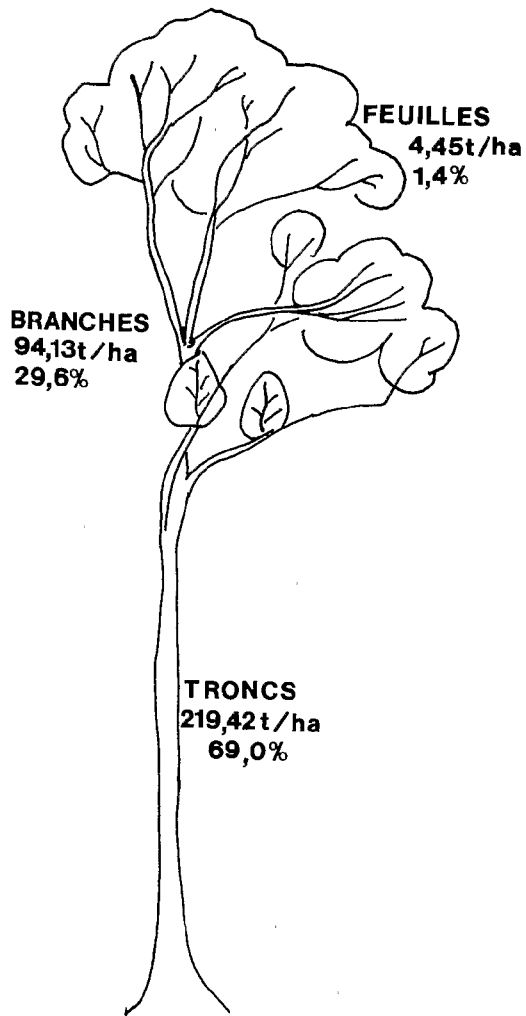
TABLEAU II
RELATIONS ALLOMÉTRIQUES CALCULÉES SUR L'ÉCHANTILLON

P	Effectif	P = k D ^a			P = k (D ² H) ^a		
		k	a	R	k	a	R
Pf	914	0,00873	2,1360	0,91	0,00017	0,7587	0,93
Pt	418	0,04585	2,7098	0,97	0,00096	0,9819	0,92
Pc	914	0,04863	2,7632	0,97	0,00031	0,9759	0,98
PT	914	0,05635	2,7248	0,97	0,00039	0,9626	0,98

PHYTOMASSE MOYENNE
325t / ha



TYPES BIOLOGIQUES



PARTIES DE L'ARBRE

FIG. 1. — Poids et pourcentages de phytomasse moyenne pour les types biologiques (côté gauche) et les différentes parties de l'arbre (côté droit).

La relation liant la phytomasse d'une parcelle à sa surface terrière (ST) est de la forme :

$$P = a ST + b$$

a et b étant des constantes calculées, indiquées dans le tableau III.

Les relations du premier type nous ont permis de calculer les phytomasses des 10 bassins versants d'ECEREX, d'une part, et des deux principaux types de drainage observés dans les sols de la région (3), d'autre part. Ces extrapolations, ramenées à l'hectare, sont indiquées dans le tableau IV.

TABLEAU III

RÉGRESSIONS LINÉAIRES ENTRE PHYTOMASSE ET SURFACE TERRIÈRE DES PLACETTES

$$P = aS + b.$$

	a	b	R
Pf	0,0115	+ 30	0,84
Pt	1,1409	- 1.276	0,91
Pc	1,7831	- 2.525	0,94
PT	1,7945	- 2.496	0,94

TABLEAU IV
 PHYTOMASSES ESTIMÉES (kg/ha) ET DRAINAGE
 (% DE LA SURFACE EN DVL), POUR LES DIFFÉRENTES PARCELLES ÉTUDIÉES À ECEREX
 ET POUR LES ARBRES DE PLUS DE 20 cm DE DBH

Parcelle	PT	Pc	PT	Pf	Surface ha	% DVL
A	346.150	343.005	237.509	5.249	1,24	0
B	336.543	334.256	230.701	4.937	1,76	10
C	360.185	358.797	246.574	5.073	1,72	100
D	371.746	371.425	254.243	4.988	1,60	60
E	313.459	312.668	214.517	4.307	1,80	57
F	287.942	284.837	197.694	4.473	1,72	0
G	270.223	285.573	185.626	4.270	1,80	0
H	327.437	324.540	224.546	4.960	1,28	0
I	286.790	283.436	196.972	4.518	1,28	60
J	262.907	259.325	180.707	4.242	1,60	2
Inventaire	441.404	438.749	302.491	6.407	1,00	100
DVL	395.958	394.179	271.189	5.650	5,12	100
DVB	245.237	243.054	168.249	3.710	8,88	0
ARBOCEL	309.502	306.535	212.398	4.739	25,00	?

A... J = bassins versants.
 Inventaire = parcelle d'inventaire.
 DVL = phytomasse moyenne sur sol à drainage vertical libre.
 DVB = phytomasse moyenne sur sol à drainage vertical bloqué.

La phytomasse moyenne dans l'ensemble des parcelles étudiées dans le cadre du programme ECEREX est de 318 t/ha plus ou moins 17 %. Les valeurs moyennes de la phytomasse pour les différentes parties de l'arbre et pour les différents types biologiques sont donnés par la figure 1. La phytomasse est fortement influencée par les types de drainage, le drainage vertical libre permettant à la forêt de réaliser une phytomasse supérieure de 40 % à celle de la forêt sur sol à drainage vertical bloqué (3).

La répartition de la phytomasse en fonction des classes de DBH est indiquée dans le tableau V qui montre que la plus petite classe de diamètre (0-9,9 cm) représente moins de 2,5 % de la phytomasse totale et que les individus de moins de 20 cm n'en représentent que 10 %. Cette indication permet d'améliorer l'estimation de la phytomasse à partir d'un inventaire forestier qui ne prend pas en compte les petites classes de diamètre.

La répartition de la phytomasse en fonction des surfaces terrières de placettes de 100 m² (fig. 2), montre que des placettes de surfaces terrières équivalentes, d'environ 0,4 m²/100 m², présentent des phytomasses assez

différentes. On constate que les valeurs les plus faibles sont réalisées sur les placettes portant le plus grand nombre d'individus, c'est-à-dire constituées d'arbres plus petits en moyenne, et inversement. On peut donc en déduire qu'à surface terrière égale, une phase dynamique de végétation réalise une plus faible phytomasse qu'une phase homéostatique ; le diamètre moyen d'une parcelle peut ainsi servir de marqueur des phases sylvigénétiques.

TABLEAU V
 RÉPARTITION DE LA PHYTOMASSE
 EN FONCTION DES CLASSES DE DBH

Classes	% de la phytomasse totale
0- 9,9 cm	2,38
10-19,9 cm	7,65
20-39,9 cm	18,59
> 40 cm	71,38
	} 90 %

LA PRODUCTIVITÉ

La productivité est entendue ici au sens de Lemée (1975) :

Productivité nette =
accroissement pondéral annuel + production de litière.

L'accroissement pondéral annuel peut se calculer d'après les données d'accroissement diamétral et les relations allométriques entre diamètre et phytomasse établies précédemment.

Croissance des arbres.

Les arbres de forêt primaire.

Leur accroissement moyen est très faible (0,79 ‰) et inférieur à ceux rapportés dans la littérature pour des forêts comparables (4, 5, 6, 7). Des différences de croissance apparaissent entre les taxons, certains ont un accroissement diamétral relativement rapide (1,14 ‰ pour *Virola michelli*), pour d'autres il est plus lent (0,51 ‰ pour *Eperua falcata*).

Les accroissements moyens annuels par classe de diamètre sont donnés dans le tableau VI, la tendance générale montre un accroissement plus fort dans les classes de petit diamètre que dans les classes de diamètre élevé. Cependant, cette tendance n'est pas absolue et présente quelques exceptions (classes de 20 à 29,9 et de 40 à 49,9) qui pourraient s'expliquer, d'une part, par la présence dans ces classes d'individus ayant atteint leur taille maximale et ayant cessé de croître et, d'autre part, par une concurrence plus aiguë pour l'occupation de l'espace et l'utilisation de l'énergie dans les strates où sont représentées ces classes de diamètre. Ces deux phénomènes conjoints abaissent la moyenne de l'accroissement annuel dans ces classes.

Les accroissements en diamètre varient aussi en fonction des types de sol ; ils sont plus élevés (0,91 ‰) sur les sols hydromorphes de bas-fonds que sur les sols à drainage vertical libre (0,69 ‰). L'examen des pourcen-

TABLEAU VI
ACCROISSEMENT MOYEN
PAR CLASSE DE DIAMÈTRE

Classe de diamètre	% d'accroissement à partir du diamètre initial
0- 9,9	0,72
10-19,9	0,90
20-29,9	0,43
30-39,9	0,74
40-49,9	0,46
50-59,9	0,68
60	0,22

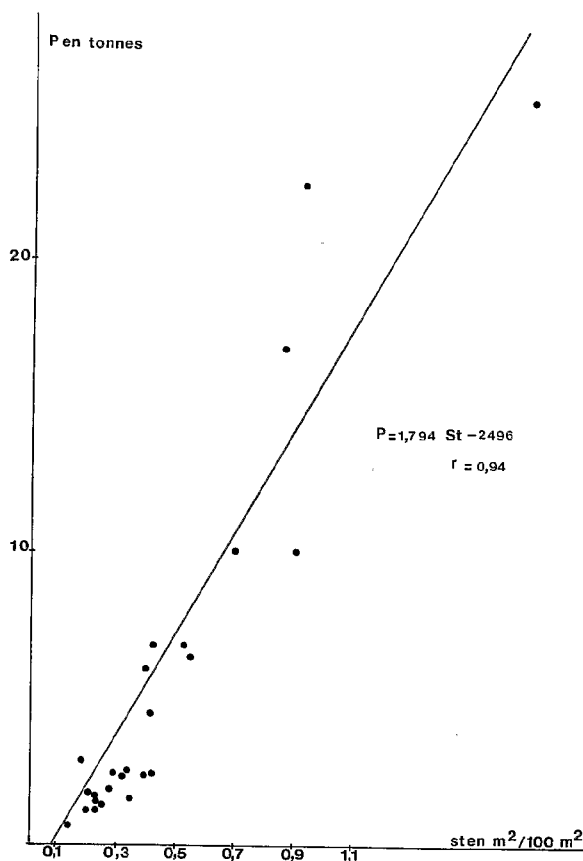


FIG. 2. — Répartition de la phytomasse en fonction des surfaces terrières de placettes de 100 m².

tages d'accroissement moyen mensuel, montre que, sur les sols hydromorphes de bas-fonds, l'accroissement se poursuit, même en saison sèche, grâce aux réserves en eau du sol maintenues par la présence d'une nappe peu profonde, tandis qu'il est ralenti par la sécheresse édaphique des autres types de sol.

Il est cependant intéressant de noter que la surface terrière est plus élevée sur les sols à drainage vertical libre (jusqu'à 46 mètres carrés/hectare) que sur les sols hydromorphes (jusqu'à 40 mètres carrés pour les parcelles étudiées). C'est en effet sur les sols à drainage vertical libre que l'on rencontre en plus grande abondance des arbres de très forts diamètres tels que *Caryocar spp.*, *Ocotea rubra*, *Peltogyne pubescens*, *Dycorinia guyanensis*, etc.

La fréquence plus élevée des chablis sur les sols hydromorphes explique une meilleure pénétration de la lumière favorisant la croissance plus rapide des arbres d'une part, et la limitation de la surface terrière des placettes liée à la chute des arbres d'autre part.

Sur le plan général la figure 3 montre que le pourcentage d'accroissement moyen, tous taxons confondus subit une périodicité inféodée à la pluviométrie. Les accroissements les plus faibles se superposent aux pério-

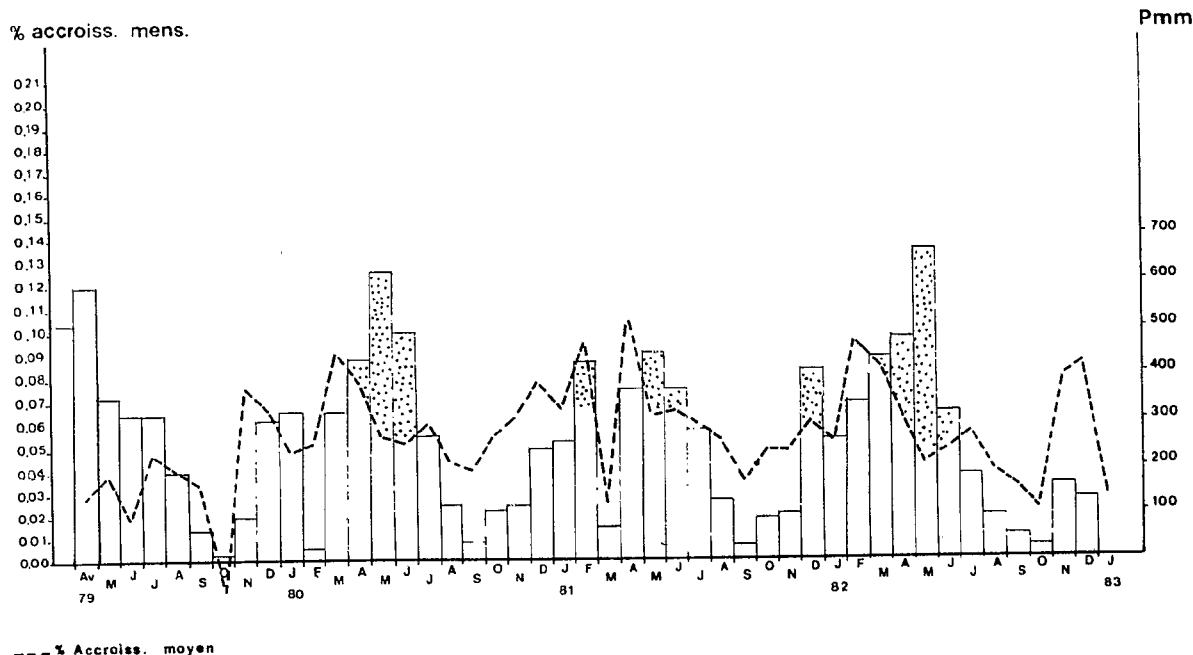


FIG. 3. — Pourcentages d'accroissements mensuels moyens des arbres de forêt primaire (60 individus) et pluviométrie mensuelle en mm.

des les plus sèches (août à novembre). Dès la reprise des pluies, parfois même la précédant légèrement, on observe des accroissements relativement élevés. La figure 3 permet aussi de constater qu'un excès d'eau (plages en pointillés) provoque une diminution de l'accroissement particulièrement sensible au cours des mois d'avril, mai et juin de 1980, 1981 et 1982.

Les arbres de forêt secondaire.

Le tableau VII montre l'évolution de l'accroissement moyen annuel des arbres de forêt secondaire entre 6 et 9 ans. Il permet de constater une diminution générale de

l'accroissement moyen qui, de 7,6 % à 6 ans, tombe à moins de 4 % à 9 ans. Ce sont les *Vismia* spp. et *Cecropia obtusa* qui sont le plus affectés. Malgré cette réduction de leur vitesse de croissance entre 6 et 9 ans, leur pourcentage d'accroissement est en moyenne six fois et demi plus élevé qu'en forêt primaire. La périodicité de leur accroissement est corrélée de la même manière à la pluviométrie.

La surface terrière augmente (21,5 m²/ha à 6 ans, 24,3 m²/ha à 9 ans), tandis que le nombre d'individus supérieur à 5 cm de diamètre diminue parallèlement (283 à 244 sur 1.000 m² pour la même période), à la suite de la mortalité des espèces les moins compétitives et les moins longévives telles que *Cecropia obtusa*.

TABLEAU VII.

ÉVOLUTION DE L'ACCROISSEMENT MOYEN ANNUEL PAR TAXON EN VÉGÉTATION SECONDAIRE ENTRE 6 ET 9 ANS

Taxon	6 ans	7 ans	8 ans	9 ans*
<i>Cecropia obtusa</i>	2,5 %	1,4 %	0,4 %	0,3 %
<i>Cecropia sciadophylla</i>	6,2 %	5,2 %	4,1 %	2,3 %
<i>Tapirira guianensis</i>	10,3 %	8,9 %	7,0 %	5,3 %
<i>Lactia procera</i>	11,2 %	9,9 %	9,9 %	7,9 %
<i>Vismia</i> spp.	4,7 %	3,2 %	2,1 %	0,8 %
<i>Parkia nitida</i>	10,7 %	5,6 %	7,7 %	6,9 %
Moyenne	7,6 %	5,7 %	5,2 %	3,9 %

* Données portant sur 11 mois seulement.

La litière.

La production de litière est de 7,8 t/ha/an ; l'étude détaillée montre que les variations entre les quatre parcelles sont inférieures à 2 % (49). La figure 4 permet d'observer une périodicité dans la production de chaque élément de la litière. La chute maximale de feuilles se situe en juillet-août précédant légèrement la saison sèche. La production des fleurs est maximale en octobre-novembre et celle des fruits en février-mars. L'élimination relative du feuillage, les arbres n'étant à de rares exceptions près jamais totalement dépourvus de feuilles, évite probablement aux individus de perdre trop d'eau au cours de la saison sèche ; il est aussi possible que la violence des averses en fin de saison des pluies entraîne une chute accrue des feuilles. Le déterminisme complexe

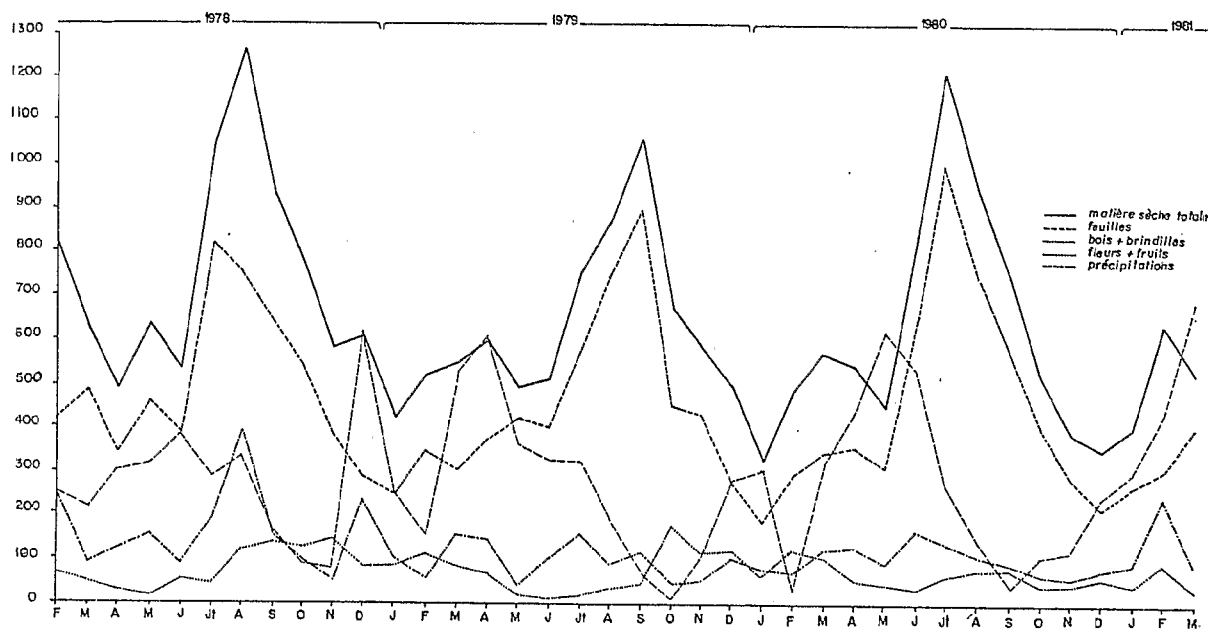


FIG. 4. — *Détail de la production de litière de février 1978 à mars 1981 pour les différents constituants.*

de la chute de litière est difficile à réduire à l'action de tel ou tel facteur isolé ; il semble qu'il faille le rechercher dans un faisceau de causes endogènes et exogènes.

La productivité.

On peut calculer la productivité selon la définition précitée de LEMÉE (8). L'accroissement pondéral annuel

est de 4.429 kg de matière sèche, et la litière de 7.787 kg. La productivité primaire annuelle est alors égale à 12.316 kg de matière sèche.

Cette valeur est du même ordre de grandeur que celle de la nécromasse annuelle : 11.726 kg. La forêt étudiée étant une forêt primaire, donc en équilibre, la concordance de ces deux valeurs montre l'homogénéité des résultats obtenus.

III. CONCLUSION

En ce qui concerne la phytomasse et la productivité, les données observées et mesurées en Guyane sont de même ordre de grandeur que celles citées pour l'ensemble du bassin amazonien (notamment, Ohler, pour le Surinam, Klinge, Fittkau pour le Brésil et Jenny pour la Colombie (9, 10, 11, 12, 13, 14).

Par ailleurs, on observe une nette périodicité de

l'accroissement des arbres liée à la pluviométrie tant en forêt primaire qu'en végétation secondaire. Les différents taxons présentent des variations spécifiques d'accroissement individuel et annuel, confirmant les observations de GAZEL (4) en Guyane et de SCHULZ (7) au Surinam.

BIBLIOGRAPHIE

- (1) LESCURE (J. P.), PUIG (H.), RIERA (B.), LECLERC (D.), BEECKMAN (F.) et BENETEAU (A.), 1983. — La phytomasse épigée d'une forêt dense en Guyane française. *Acta Oecologica* (Oecol. Gener.), 4 : 237-251.
- (2) PUIG (H.), 1979. — Production de litière en forêt guyanaise : résultats préliminaires. *Bul. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 115 (3-4) : 338-346.
- (3) LESCURE (J. P.) et BOULET (R.), 1985. — Relationships

- between soil and vegetation in a tropical rain forest in French Guiana. *Biotropica*, 17 (2) : 155-164.
- (4) GAZEL (M.), 1983. — Croissance des arbres et productivité des peuplements en forêt dense équatoriale de Guyane. Rapport O.N.F., 302 p.
- (5) PRÉVOST (M. F.) et PUIG (H.), 1981. — Accroissement diamétral des arbres en Guyane : observations sur quelques arbres de forêt primaire et de forêt secondaire. *Adansonia*, 2 : 147-171.
- (6) PUIG (H.) et PRÉVOST (M. F.), 1986. — Périodicité de l'accroissement chez quelques arbres de Guyane. Mémoires du Museum National d'Histoire Naturelle, Ser. A, Zoologie, tome 132 : 149-171.
- (7) SCHULZ (J. P.), 1960. — Ecological studies in rain forest in northern Suriname. Verhand. Kon. Ned. Akad. Wetensch. Afd. Natuurk., 2, 53 (1) : 1-267.
- (8) LEMEE (G.), HUTTEL (C.) et BERNHARD-REVERSAT (F.), 1975. — Recherches sur l'écosystème de la forêt sub-équatoriale de basse Côte-d'Ivoire. *Revue d'Écologie (La Terre et la Vie)*, 29 : 169-264.
- (9) FITTKAU (E. J.) et KLINGE (H.), 1973. — On biomass and trophic structure of the Central Amazonian rain forest ecosystem. *Biotropica*, 5 (1) : 2-14.
- (10) KLINGE (H.) et HERRERA (R.), 1978. — Biomass studies in amazon caatinga forest in southern Venezuela. 1 : Standing crop of composite root mass. *Tropical Ecology*, 19 (1) : 93-110.
- (11) KLINGE (H.) et RODRIGUES (W. A.), 1968. — Litter production in a area of amazonian terra firme forest, part 1 et 2. *Amazoniana* 1 : 287-302, 303-310.
- (12) KLINGE (H.) et RODRIGUES (W. A.), 1974. — Phytomass estimation in a central amazonian rain forest. In : I.U.F.R.O. Biomass studies, Orono, Maine, Univ. Press : 339-350.
- (13) KLINGE (H.), RODRIGUES (W. A.), BRUNIG (E.) et FITTKAU (E. J.), 1974. — Biomass and structure in a central Amazonian rain forest. In : MEDINA (E.) et GOLLEY (F.) (eds), *Trends in tropical ecology* : 115-122, Springer Verlag, New-York.
- (14) OHLER (F. M. J.), 1980. — Phytomass and mineral content in untouched forest. CELOS rap. n° 132, Univ. Suriname, 43 p.