

H.-P. ABELIENC 146

« LES EXTRAITS DE LA REVUE SCIENTIFIQUE »

LA VOÛTE DE LA FORÊT TROPICALE, MILIEU BIOLOGIQUE

PAR

RENAUD PAULIAN



M. CM. XL. V.

EXTRAIT DES N^{os} 3245-3251, JUIN-DÉCEMBRE 1945,
FASCICULE 5, DE LA 83^e ANNÉE DE LA REVUE SCIENTIFIQUE, PAGES 281 A 286.

PUBLIÉS PAR « LES ÉDITIONS DE LA REVUE SCIENTIFIQUE »

LA VOÛTE DE LA FORÊT TROPICALE,

MILIEU BIOLOGIQUE

PAR

RENAUD PAULIAN

SOUS les tropiques, le contraste brutal entre la savane, avec sa faune diversifiée et abondante, et le sous-bois forestier, apparemment azoïque, a toujours frappé les naturalistes.

La forêt, affirment-ils, est sans vie dans ses étages inférieurs. Mais tous, remarquant les fleurs tombées de la voûte, observant accidentellement quelques formes animales remarquables qui provenaient du feuillage ensoleillé des plus hauts arbres, et se souvenant de la richesse faunistique de la savane, ont supposé que la voûte forestière (fig. 1) recélait un monde animal particulier, et tous ont jeté vers elle des regards cupides.

Jusqu'ici, ce monde est demeuré à peu près inconnu. Un de ses éléments, les aquariums artificiels — accumulation d'eau à l'aisselle des feuilles de Broméliacées, de Palmacées ou de Pandanacées, ou dans les creux d'arbres — a été exploré par abattage des arbres, aussi bien en Amérique centrale, par PICADO, CALVERT et WILLIAMS, qu'aux Seychelles et aux Antilles, par SCOTT.

Mais l'étude directe du biotope de la voûte, faune et flore, n'a été entreprise que par bien peu de chercheurs. ALLEE, à Panama, après avoir planté des pitons dans un *Hura crepitans*, parvint à obtenir des enregistrements météorologiques à divers niveaux et jusque dans la voûte ou « canopy ». FAVAREL, par une méthode analogue, fit au Gabon quelques récoltes fragmentaires d'Insectes spectaculaires. HINGSTON, enfin, et les membres de l'Oxford University Expedition, en Guyane anglaise, parvinrent à pénétrer et à circuler dans les plus hauts arbres de la forêt, atteignant une hauteur maximum de 41 mètres. HINGSTON a décrit les méthodes employées, mais les résultats qu'il a obtenus n'ont encore fait l'objet que de publications très-fragmentaires.

Pour le compte de l'Institut Français d'Afrique Noire, et à la demande du professeur MONOD, nous avons sondé la faune de la voûte forestière, en basse Côte d'Ivoire, de juin à septembre 1945. Ce sont les données principales de cet essai que nous voudrions exposer ici. Si nous insistons sur les détails

pratiques de la réalisation, c'est que nous considérons la méthode employée par nous comme à peu près au point, et pensons que ces détails pourront servir à d'autres.

Installation de postes d'observation dans la voûte.

Cette installation n'a été rendue possible que grâce au courage et à l'habileté de Fr. COHIC et de Th. LE STANC, membres de notre mission et stagiaires de l'Office de la recherche scientifique coloniale. Elle s'est faite en plusieurs temps. Une série d'essais malheureux ont porté sur des arbres choisis pour leur haute taille. Dans tous les cas, un grimpeur noir montait un câble jusqu'à la première fourche, y fixait une poulie, et nous nous faisons hisser jusqu'à lui. Mais les arbres choisis tout d'abord ne permettaient pas, même au prix de rudes acrobaties, de dépasser cette première fourche. Ce n'est qu'après plusieurs essais que nous avons pu trouver un *Parinarium tenuifolium* A. Chev. présentant des dispositions favorables. L'installation, une fois réalisée, comprenait une cage mobile (fig. 3) que l'on manœuvrait au moyen d'une corde passant sur une poulie attachée à l'arbre et s'enroulant sur un treuil fixé à terre, une série de voies balisées dans l'arbre, enfin une plate-forme d'observation.

La cage, carrée, se composait d'un simple plancher en bambou, de 1 m × 1 m, supportant, aux quatre coins, un bambou dressé de 1 m de haut. A 40 et à 70 cm de hauteur, ces bambous étaient réunis par des tronçons de bambou placés horizontalement. Toutes les ligatures étaient en fil de fer. De plus, un câble de sisal enveloppait l'ensemble et formait, sans épissure ni nœuds, deux boucles de 2 m de long au-dessus du garde-fou. C'est à ces deux boucles que s'adaptait la corde de halage. Sur un côté, quelques échelons en corde reliaient entre eux les brins des deux boucles (fig. 3).

Après un premier essai avec passager, au cours duquel l'engrenage du treuil glissa et provoqua la descente précipitée de la cage d'une hauteur de 10 m,

un câble de sûreté fut tendu, parallèlement au trajet parcouru, du haut de l'arbre jusqu'au sol. En tenant ce câble pendant les déplacements verticaux, on disposait d'une sortie de secours en cas d'accident, et on



Fig. 1. — LA VOÛTE DE LA FORÊT, VUE D'AU-DESSUS.

pouvait freiner la rotation de la cage, ce qui n'était pas négligeable.

Avec cet appareil et une équipe de quatre manœuvres bien dressés, il était possible d'atteindre en quelques minutes une hauteur de 37 m. Pendant les manœuvres de montée et de descente, un Européen demeurait en faction près du treuil, pour placer le frein en cas d'accident.

Arrivé là il fallait quitter la cage pour passer dans l'arbre. L'opération, au reste plus impressionnante que dangereuse, consistait à monter sur le garde-fou, à l'extérieur de la cage, à saisir deux petits rameaux



Fig. 2. — LA CAGE, AVANT USAGE.

issus d'une grosse branche horizontale passant à 1^m,60 au-dessus du bord de la cage, et à y monter par un rétablissement.

Dans l'arbre, les voies balisées comprenaient des branches à peu près horizontales et un passage vertical

de 8 m de haut. Le balisage des tronçons horizontaux était assuré par deux câbles, non tendus, fixés aux deux extrémités de chaque tronçon. Au repos, ces deux câbles étaient situés contre la branche. Le long des branches on progressait debout, en tenant l'un des câbles de chaque main. Tout risque de chute était ainsi évité. Des entailles superficielles, dans l'écorce, pour les passages où les branches étaient un peu relevées, assuraient une meilleure prise aux pieds nus. En aucun cas nous n'avons eu à utiliser de ceinture de

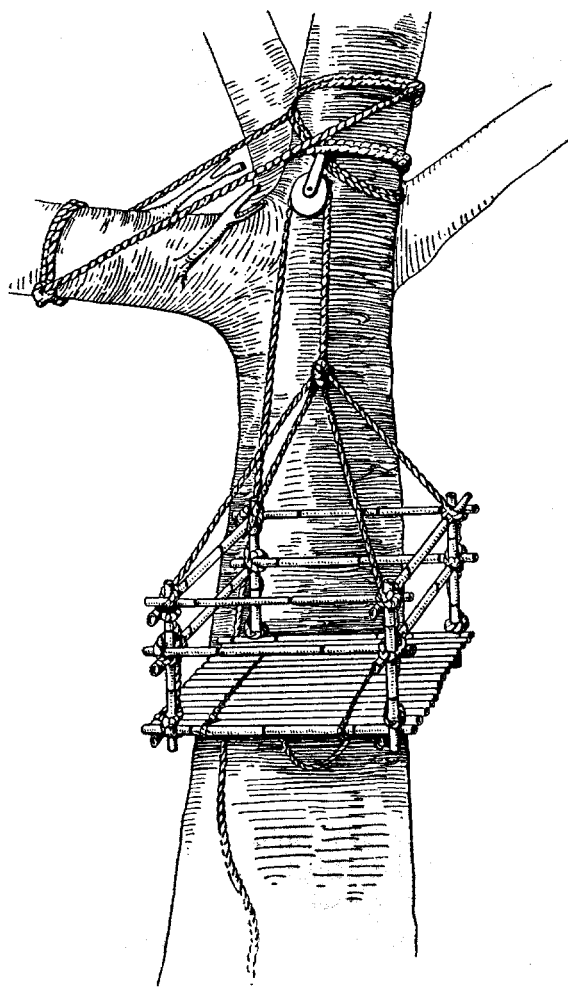


Fig. 3. — LA CAGE, EN PLACE, AU NIVEAU DE LA FOURCHE.

sécurité ou de corde de rappel, ce qui nous a donné une particulière facilité de déplacement.

Le passage vertical, heureusement coupé d'un palier formé par une fourche secondaire, fut muni de deux câbles fixés en haut et qui pendaient de chaque côté du tronc. Un câble dans chaque main, il était facile de se hisser jusqu'en haut en utilisant les prises fournies par quelques épiphytes.

Au delà du passage vertical, une dénivellation de 2 m entre la dernière fourche et la plate-forme, était franchie au moyen d'une échelle à barreaux de bois tenue par trois câbles tendus obliquement.

La plate-forme, posée sur deux branches horizontales et appuyée sur d'autres branches, comprenait un

plateau de 2^m,50 × 1 m, formé de bambous placés parallèlement et reliés au moyen de câbles passant alternativement au-dessus et au-dessous des tiges. L'ensemble était légèrement concave et les bords se prolongeaient, vers le haut, par un garde-fou, formé d'un bambou attaché à 60 cm du plancher et porté par trois des côtés. A la plate-forme s'ajoutaient deux étagères fixées à des branches voisines, un abri pour enregistreur météorologique, et, à une fourche proche, une poulie et un câble permettant de hisser jusqu'à la plate-forme les objets nécessaires. Comme la plate-forme, située à 45 m du sol, servait à des stations prolongées (l'une d'elles dura dix-sept heures et occupa toute une nuit), le plancher fut recouvert d'un tapis assez épais de *Palisota* croissant dans les pistes de forêt du voisinage.

Dans toute cette installation nous n'avons fait usage que des ressources locales. Des pitons de fer dont nous disposions n'ont servi qu'incidemment, sans jamais nous permettre une ascension un peu considérable. Une échelle en duralumin, modèle de spéléologie, de 15 m, tout en rendant de précieux services, s'est révélée d'un emploi fort périlleux, la fixation des échelons ne résistant pas aux effets de la température tropicale.

De la plate-forme, de l'étage moyen et du sol, nous avons pu obtenir des enregistrements météorologiques et faire des récoltes méthodiques. En particulier nous avons continuellement chassé, pendant des nuits entières, simultanément au sol et sur le mirador.

Caractères physiques de la voûte.

Au point de vue climatique, la voûte est caractérisée par des variations quotidiennes de température et d'humidité nettement plus fortes (graphiques, fig. 5) que celles que l'on peut observer au sol, en sous-bois (graphique, fig. 6). Mais ces variations sont atténuées par rapport aux variations au sol, en clairière (graphiques, fig. 4). Il semble que l'abri formé par la partie supérieure, pourtant très-interrompue et très-légère, des frondaisons soit plus efficace que les abris météorologiques, pour freiner les variations brusques de température dues aux alternances de soleil et d'ombre. Sans doute aussi le volume d'air sous-jacent fonctionne-t-il comme un volant sur les variations de température. Les variations d'humidité montrent les mêmes relations avec le niveau. Nous n'avons pu déterminer avec exactitude les variations diurnes d'éclaircissement; mais, de mesures isolées, nous pouvons déduire qu'à l'ombre la luminosité du sous-bois, au sol, est environ cent fois plus faible que celle de la voûte. D'autre part la durée de la période éclairée (celle pendant laquelle notre cellule photoélectrique quittait le zéro) est bien plus longue dans la voûte

qu'au sol. Nous n'avons pas de données anémométriques, mais il est certain que l'absence, très-nette au sol, de tout autre mouvement de l'air que des mouvements verticaux de haut en bas et de bas en haut, n'est pas la règle dans la voûte, où les courants horizontaux se font sentir.

Caractères biologiques de la voûte.

McLEAN, au Brésil, et AUBREVILLE, à la Côte d'Ivoire, ont montré que, du point de vue sylvicole, qui était le leur, il y avait une certaine concordance botanique et écologique entre la voûte et le sol, les étages arbustifs moyens (8 à 20 m) s'opposant aux deux autres. Du point de vue phytosociologique cette opposition prend l'aspect d'une sorte de lutte : les essences de la voûte sont des essences de lumière dont les pousses naissant au sol ont gardé les mêmes besoins; les essences de l'étage moyen, au contraire, sont des essences d'ombre. Et il s'établit une alternance, dans le temps, entre les formes de la voûte et les formes de l'étage moyen.

Cette opposition se retrouve à l'examen le plus superficiel de l'aspect de la végétation et de la faune. Les épiphytes de l'étage moyen, peu développés dans la région considérée, comprennent des Fougères et l'Aroïdée *Culcasia scandens*; ceux de l'étage de la voûte sont extrêmement développés et comprennent aussi bien des plantes strictement épiphytes : *Landolphia*, *Ficus*, Orchidées, *Rhipsalis*, certaines Fougères, que des plantes poussant aussi sur le sol normal : *Urera*, *Palisota*. Dans des régions où la forêt est en quelque sorte écrasée au sol, où elle a moins de hauteur et comprend des arbres plus écartés, ou dans les stations humides à arbres isolés, comme sur le sommet de l'Orombo Boka, à 500 m, certains de ces épiphytes de la voûte : *Urera*, *Rhipsalis*, Fougères, poussent sur des arbres bas et forment un revêtement aux *Elæis*, etc. Ainsi, dans la forêt dense, le facteur réglant la répartition verticale des épiphytes est-il avant tout l'éclaircissement. Mais nous n'avons pu observer une stratification des épiphytes aussi nette que celle constatée en Guyane et décrite par l'*Oxford University Expedition*, sans doute parce que le milieu sylvatique africain est infiniment moins homogène que le milieu sud-américain. Il n'y a qu'une opposition entre les pistes de forêt, l'étage moyen et la voûte. La lumière semble donc agir par tout ou rien. Mais il est fort possible qu'il ne s'agisse là que d'une apparence. En effet, sur les parties moyennes de la forêt, l'humus est limité à de petites poches sur des fourches, et à de très-faibles accumulations sur les amoncellements de brindilles mortes installées de-ci de-là. Sur les branches maîtresses supportant la végétation de la voûte, il existe au contraire une énorme masse d'humus, qui a bien souvent une

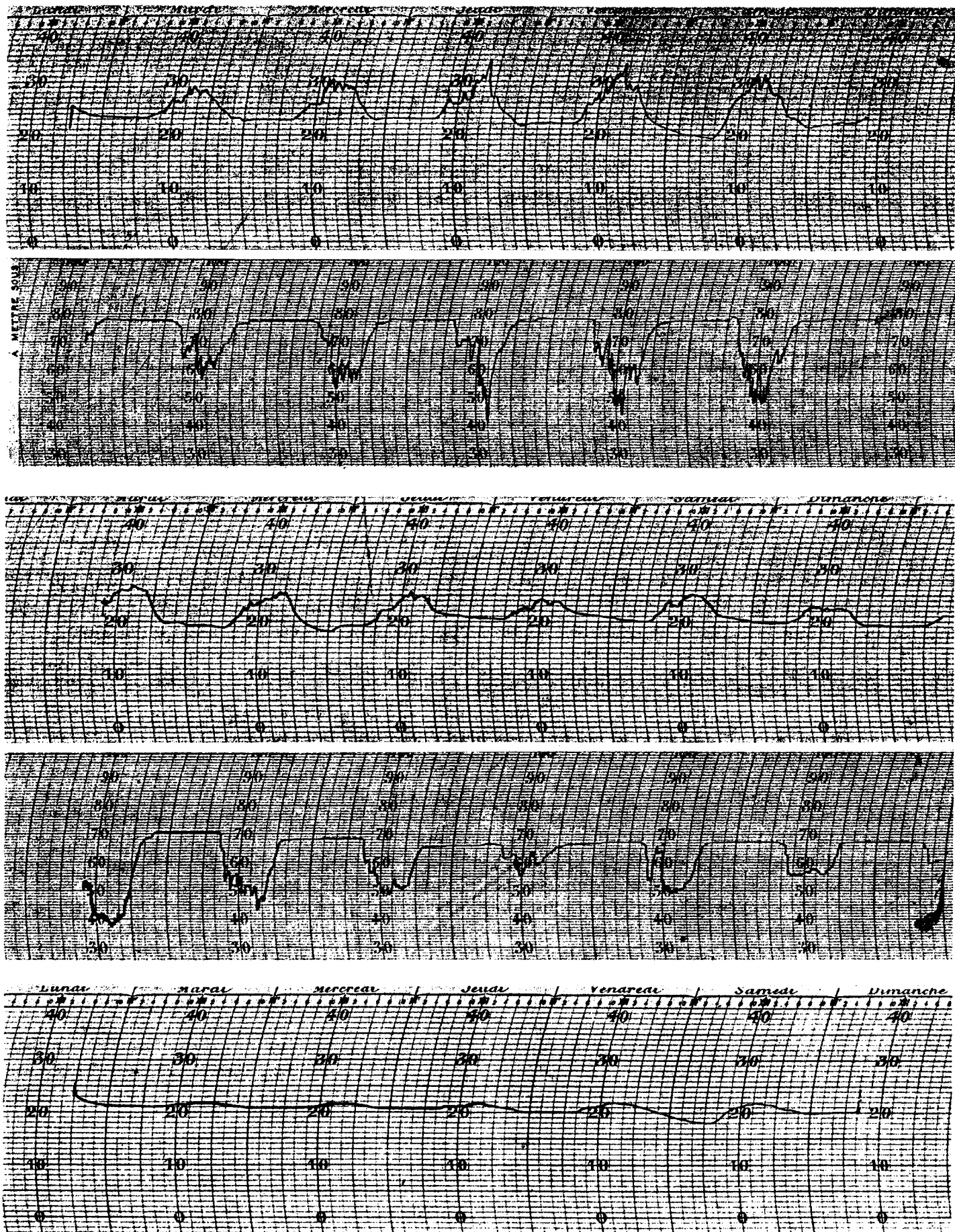


Fig. 4 (en haut). — ENREGISTREMENTS DE LA TEMPÉRATURE ET DE L'HUMIDITÉ, AU SOL, EN CLAIRIÈRE, DU 30 JUILLET AU 5 AOÛT, AU BANCO. Par suite d'un réglage défectueux, la courbe d'hygrométrie donne des valeurs absolues fausses, dans cet enregistrement et celui de la fig. 5.

Fig. 5 (au milieu). — ENREGISTREMENTS DE LA TEMPÉRATURE ET DE L'HUMIDITÉ, A 45 MÈTRES DE HAUT, DANS LA VOÛTE, DU 2 AU 8 SEPTEMBRE.

Fig. 6 (en bas). — ENREGISTREMENT DE LA TEMPÉRATURE AU SOL, EN FORÊT, DU 30 JUILLET AU 5 AOÛT, AU BANCO.

douzaine de centimètres d'épaisseur et qui s'étale sur des mètres de longueur. On comprend fort bien que des plantes du sol (*Palisota* ou *Urera*, pour lesquelles sans doute, comme le suggère McLEAN pour toute la flore forestière tropicale, l'alimentation minérale ne joue qu'un rôle négligeable) puissent prospérer sur cette couche d'humus née de la voûte même. Plus bas, la vie de ces plantes serait bien précaire.

On retrouve donc, dans la voûte, l'aspect des pistes éclairées et des clairières.

La faune fournit des données analogues. La faune des Vertébrés de la voûte est très-pauvre, rien de comparable à l'abondance d'Oiseaux vus par HINGSTON, en Guyane. Pourtant certains *Psittacidæ*, les Nectariniens, et surtout le groupe des *Musophagidæ*, bien représentés dans la voûte, ne pénètrent jamais en dessous; les *Bucerotidæ*, au contraire, vivant dans la voûte, nichent dans l'étage moyen, comme quelques rares Rapaces nocturnes et les Pics. Les Singes y sont assez nombreux: Cercopithèques, en bandes, Colobes, et accidentellement de petites tribus de Chimpanzés; ils sont surtout actifs le soir et le matin, et ne pénètrent pratiquement pas dans l'étage moyen. Les Chauves-Souris de la voûte ne paraissent pas différer de celles de la forêt, sauf par la présence de Roussettes frugivores.

D'en haut, toutes les nuits nous avons entendu l'appel d'un *Hyperolius*, que nous n'avons jamais pu capturer; et nous avons capturé un petit Gecko, qui manque complètement à mi-hauteur.

Les Crapauds, si abondants au sol, ne pénètrent pas en hauteur. Nulle part, en forêt dense, nous n'avons trouvé de phytotelmes (aquariums naturels occupant les cavités des végétaux) susceptibles de recevoir la ponte de Batraciens arboricoles. Et nous n'avons jamais trouvé de ponte de ces animaux à l'aisselle d'une branche ou sur une feuille, comme cela se produit en Amérique tropicale; or nous avons travaillé au moment où bon nombre d'espèces dispersaient leurs pontes dans les moindres trous d'eau du sol.

Avec les Arthropodes, infiniment plus nombreux et variés, la distinction entre les différents étages prend une netteté particulière.

Au sol, l'opposition entre les pistes et les clairières d'une part, le sous-bois d'autre part, est extrêmement nette. La faune du sous-bois est relativement pauvre, formée d'espèces fort peu spectaculaires: Isopodes Eubélides, Araignées Pholcides aux appendices parfois allongés, Thomisides, *Machilis*, quelques *Paronella*, Termites, Fourmis du genre *Cremastogaster*, Charançons Zygopides ou Cryptorhynchides, Blattes aux couleurs ternes, Mantres aplaties et grises, Sauterelles brunes ou vertes, à élytres marqués de petites taches rappelant des moisissures sur une feuille, Réduvides grisâtres, Laminaires bruns. Cette faune remonte le

long des troncs et des branches de l'étage moyen, en se raréfiant vers le haut; certains milieux, par exemple les touffes d'épiphytes ou les amas de brindilles mortes, plus favorables à la vie, renferment une faunule plus riche et plus variée; dans les amas de brindilles les *Émésites*, au corps filiforme et aux très-longues pattes, les *Ariamnes*, à l'abdomen démesurément allongé, rampent sur le bois. Des Tipulides de petite taille, aux pattes annelées de blanc et de brun, dansent entre les racines. Les papillons sont rares, leurs couleurs sont assez ternes; ils sont bruns ou jaunâtres, clairs, sou-

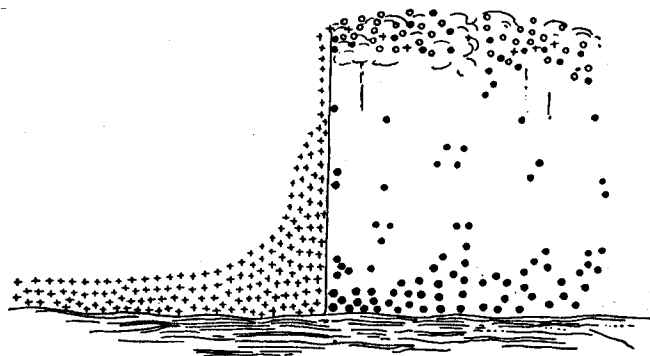


Fig. 7. — SCHÉMA DES RELATIONS EXISTANT ENTRE LA FAUNE DE LA CLAIRIÈRE, A GAUCHE, ET CELLE DE LA VOÛTE ET DU SOL FORESTIER, A DROITE.

vent avec une bande blanche transverse. Leur vol est assez court, ils se posent sur le sol où contre les troncs où ils sont en général invisibles. Les écorces abritent une riche faune spéciale.

Sur les pistes et en clairière, les *OEcophylles* abondent; les herbes et les arbustes portent des Blattes à couleurs vives, des Mantres au corps étroit, vertes ou veinées de jaune, des Charançons très-divers, des Sauterelles et des Criquets de toutes sortes, des Réduves variés de noir, de rouge, voire de blanc, des Callichromines aux teintes vives. Les Papillons: Acréides, Papilionides, Piérides et Lycénides, ont des coloris brillants, un vol rapide et soutenu; des Salticides aux nuances éclatantes et des Thomisides jaunes et blancs se promènent sur les feuilles. Des Odonates, Libellules, *Æschnes*, Lestides, passent au vol. Les arbres morts ou malades sont attaqués par des Scolytes et des Platypodides.

Quelques Fourmis comme les *Polyrhachis*, hantent les deux milieux.

Dans la voûte on retrouve certains éléments du sol des sous-bois: Campodées, Symphyles, Isopodes, quelques Collembolés; mais ils y sont rares et appartiennent aux formes qu'on trouve également dans les touffes d'épiphytes de l'étage moyen.

D'autres éléments vivent aussi dans les pistes et les clairières: *OEcophylles*, dont les colonnes ou les individus errants pénètrent sous bois, mais dont les nids se localisent aux clairières et à la voûte; Scolytes du bois mort.

Mais la plus grande partie de la faune est formée d'espèces qui manquent aux deux autres milieux : larves et adultes d'Ascalaphides, Mantispides, Embioptères, fort nombreuses Sauterelles Phanéroptères et Conocéphalides, aux teintes d'un vert tendre varié de petites taches brunâtres ou blanchâtres, Mantilles vertes tachées de jaune (fig. 8), Bruchides. Et, si la lumière conditionne la localisation des espèces dans les trois milieux considérés, il n'est pas sans intérêt d'indiquer que c'est surtout la nuit que tous ces animaux sont en mouvement. La chasse à la lampe fournit des résultats surprenants.

On peut alors indiquer, de façon fort schématique que la forêt de la Basse Côte d'Ivoire comprend trois milieux bien différents : les clairières, le sol du sous-bois, la voûte. Chacun de ces milieux possède une faune particulière; les deux premiers sont contigus et le passage de l'un à l'autre s'opère brutalement, sur une distance de moins d'un mètre; les deux derniers sont séparés par toute la hauteur de la futaie. La voûte, sans envoyer d'éléments constitutifs vers les deux autres milieux, reçoit du sol les formes capables de remonter le long des arbres, en y abandonnant de petites colonies; des clairières elle reçoit quelques formes qui s'élèvent jusqu'à elle, en remontant les murailles de verdure qui en bordent les défrichements. Ces relations peuvent se schématiser comme il est indiqué sur la figure 7.

Il est fort remarquable que, à la saison considérée,

nous n'ayons pas trouvé, dans la voûte, les grosses formes : Cétoines, Buprestes, Cérambycides, Papilionides, que l'on voit arriver au vol, dans les clairières,

venant d'en haut. A moins d'invoquer un phénomène saisonnier (parfaitement possible, puisque nous avons pu assister, dans les derniers jours de notre séjour, à l'éclosion massive de très-nombreuses formes), il faut admettre, et nous y serions porté, que la région supérieure des murailles de verdure enfermant les clairières, abrite une faune particulière, différente de la faune du reste de la voûte forestière. Compte tenu des particularités micrométéorologiques des clairières, telles que SELTZER a pu les établir en Europe et telles que nous les avons observées en Afrique, et en notant que les formes considérées ont besoin, pour la ponte et le développement des jeunes, des ressources alimentaires spéciales des clairières, cette localisation pourrait s'expliquer assez simplement.

En tout cas, la prochaine expédition qui s'attachera à étendre et à compléter ces premières recherches, devra étudier spécialement les charnières entre les trois milieux essentiels et, plus particulièrement, la face verticale

de la végétation bordant la clairière. On poursuivrait cette étude dans d'excellentes conditions en utilisant une échelle verticale portée sur chariot. Avec cet appareil, que préconise HINGSTON, l'opération serait aisée, car la muraille a rarement plus d'une quinzaine de mètres de haut.

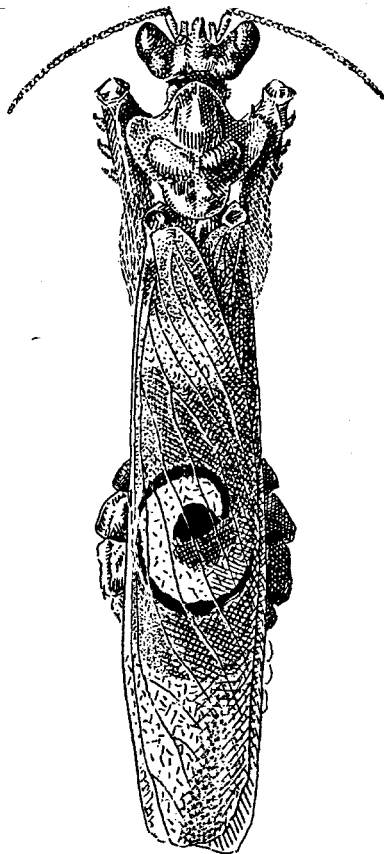


Fig. 8. — UNE MANTE CARACTÉRISTIQUE A LA FOIS DE LA VOÛTE ET DE LA SAVANE : *Pseudocreobot'a ocellata* BEAUV.