HAL
open science

Étude pondérale des litières d'arbres dans deux types de forêts tropophiles en Côte d'Ivoire

Jean-Louis Devineau

To cite this version:

Jean-Louis Devineau. Étude pondérale des litières d'arbres dans deux types de forêts tropophiles en Côte d'Ivoire. Annales de l'Université d'Abidjan série E (écologie), 1982, 15, pp.27-62. hal-00434458

HAL Id: hal-00434458

https://hal.science/hal-00434458

Submitted on 23 Nov 2009

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.

Etude pondérale des litières d'arbres dans deux types de forêts tropophiles en Côte d'Ivoire

par J.L. DEVINEAU *

SOMMAIRE

I. — INTRODUCTION.

II. — CADRE DE L'ETUDE.

1) La végétation.
2) Le climat.
3) Les sols.
4) Les parcelles étudiées.

III. — METHODES.

1) Les apports de litière.
2) La litière au sol.
3) Les taux de décomposition.

IV. — RESULTATS.

1) Le matériel foliaire des litières
   a) Evolution saisonnière des apports,
   b) Evolution saisonnière du poids de litière au sol,
   c) Evolution saisonnière du taux de décomposition.
2) Le matériel ligneux des litières
   a) Le « petit bois » (diamètre inférieur à deux centimètres) ,
   b) Le « gros bois » (diamètre compris entre deux centimètres et seize centimètres).

V. — DISCUSSION ET CONCLUSIONS.

BIBLIOGRAPHIE.

---

* Laboratoire de Zoologie, Ecole Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cédex 05.

Ann. Univ. Abidjan, Série E (Ecologie), tome XV, 1982.

SUMMARY

Annual litter-fall has been measured in two tropophilous forests in Ivory Coast. The first station, in Lamto (5°02' W, 6°13' N), is located in a *Celtis spp. - Triplochiton scleroxylon* semi-deciduous forest. The second station, in Ouango-Fitini (6°01' W, 9°35' N), belongs to the group of *Anogeissus leiocarpus* dry deciduous forest.

In spite of a longer dry period in Ouango-Fitini, the leaf-fall is similar for the two stations. This probably results from the equivalence of the amount of light available during the growing season, due to a more cloudy climate in Lamto.

In the drier forest, relatively more bark and reproductive organs are produced annually. It is suggested that this may partially explain why the dry forest is comparatively lower than the moist forest.

The rate of litter disappearance, specially the rate of wood disappearance, is higher in the dry forest. That is presumably due to termites.

RESUME

Les chutes annuelles de litière ont été mesurées dans deux forêts tropophiles de Côte-d'Ivoire. La première station à Lamto (5° 02' W, 6° 13' N) est installée dans une forêt semi-décidue à *Celtis spp.* et *Triplochiton scleroxylon*. La seconde, à Ouango-Fitini (6° 01' W, 9° 35' N), appartient au groupe des forêts denses sèches à *Anogeissus leiocarpus*.

Malgré une plus longue saison sèche à Ouango-Fitini, la chute des feuilles est équivalente sur les deux stations. Cela est probablement dû à ce que la somme du rayonnement global arrivant au sol pendant la période de végétation est équivalente pour les deux stations, à cause d'une nébulosité plus grande à Lamto.

Dans la forêt la plus sèche, il est produit annuellement plus d'écorces et plus d'organes reproducteurs. Cela peut partiellement expliquer pourquoi la forêt sèche est relativement plus basse que la forêt semi-décidue.

La vitesse de disparition de la litière, en particulier celle du bois, est plus grande dans la forêt sèche où le rôle des termites paraît fondamental.

I. — INTRODUCTION

C'est à SCHIMPER (1898) que l'on doit l'introduction du terme tropophyte, catégorie de plantes intermédiaires entre xérophytes et hygrophytes.

Le terme de tropophilie désigne depuis : « la biologie d'espèces ou de groupements végétaux dont le cycle annuel comporte deux phases alternantes bien caractérisées, l'une de vie active, pendant la saison humide, l'autre de vie ralentie pendant la période sèche » (SCHNELL, 1971).

De même qu'il existe entre hygrophytes et xérophytes des stades progressifs, le terme de forêt tropophile peut s'appliquer à des formations diverses. C'est ainsi que, parmi les forêts tropicales à rythme saisonniers, SCHIMPER (1903) reconnaît le caractère de tropophilie à ce qu'il appelle des forêts de mousson (*monsoon forests* ou *Monsunwald* dans l'édition originale), formations intermédiaires entre les *rain-forests* d'une part et les *savanna-forests* puis les *thorn-forests* d'autre part.

AUBRÉVILLE (1938) emploie ce terme pour désigner les actuelles reliques de forêts denses sèches, alors que LEBRUN et GILBERT (1954) désignent ainsi des formations qui correspondent aux forêts claires ou savanes boisées de la zone soudanienne, ce que font aussi GERMAIN (1952) et LEWALLE (1972). Le terme a même été appliqué à des forêts du littoral de la mer Caspienne en zone tempérée (TROCHAIN, 1980).

Si l'on reste dans le domaine des formations forestières fermées en zone tropicale (Colloque de Yangambi, 1958), les forêts denses tropophiles se caractérisent par un rythme saisonnier marqué et par la possibilité d'y mettre en évidence une période de production, pendant la saison humide, qui s'oppose à une période de repos, où la production est réduite, pendant la saison sèche. En Côte-d'Ivoire les forêts denses sèches et les forêts denses semi-décidues présentent ce caractère et peuvent donc être considérées comme tropophiles.

Dans ces forêts, l'alternance d'une période sèche et d'une période humide se traduit par un rythme marqué des apports foliaires et du microclimat au sol où la litière subit une période de dessèchement plus ou moins prononcé selon les types forestiers.

Cette alternance, plus ou moins sensible selon l'intensité de la saison sèche, conditionne la dynamique des litières forestières. De nombreux travaux ont en effet montré que le climat a une action importante sur la nature et sur la vitesse de la décomposition des débris végétaux à la surface du sol (THAIUTSA *et al.*, 1979 ; BRINSON, 1977 ; SINGH, 1969 ; LEROUX H., 1980 ; MANGENOT F., 1980).

II. — CADRE DE L'ETUDE

1) *La Végétation.*

Les résultats présentés dans ce travail concernent deux stations, l'une située en moyenne Côte-d'Ivoire (Lamto ; 5° 02' ouest, 6° 13' nord), l'autre située dans le nord-est du pays (Ouango-Fitini ; 4° 01 ouest, 9° 35' nord).

D'après la classification proposée par GUILLAUMET et ADJANOHOUN (1971), Lamto se trouve dans le secteur mésophile du domaine Guinéen et la forêt y est du type semi-décidu à *Celtis-Triplochiton*, alors que Ouango-Fitini est situé dans le domaine soudanais où la forêt, réduite à des îlots forestiers épars au milieu des formations savanicoles, est du type dense-sec à *Anogeissus leiocarpus*.

Les tableaux I et II donnent la liste des espèces les plus fréquentes (espèces présentes sur plus de 10 % des relevés) dans les deux formations.

La flore forestière est moins riche à Ouango-Fitini qu'à Lamto ; on y note la disparition de certaines espèces arborescentes, telles *Celtis zenkeri* et *Triplochiton scleroxylon*, mais également celle de nombreuses espèces lianescentes telles *Griffonia simplicifolia*, *Calycobolus heudelotii*, *Uvaria ovata*, etc. La part des lianes est moindre (21 % des espèces) en forêt dense sèche qu'en forêt semi-décidue (35 %). On remarque aussi l'apparition, dans les forêts de Ouango-Fitini d'espèces à affinité soudanienne : *Anogeissus leiocarpus*, *Saba senegalensis*, *Afraegle paniculata*, *Sorindeia juglandifolia*, *Tamarindus indica*, *Khaya senegalensis*, *Adansonia digitata*, *Combretum nigricans*, *Celtis integrifolia*,...

Dans les deux stations les forêts étudiées sont assez semblables quant à leur architecture. A Ouango-Fitini cependant la forêt est moins haute et présente une stratification plus simple. Les valeurs de la surface terrière, comme du nombre de tiges à l'hectare sont voisines avec environ 2 400 tiges de plus de 5 cm de circonférence (D.B.H.) et une surface terrière de 25 à 30 m² à l'hectare.

Les figures 1 et 2 schématisent la phénologie de la défoliaison et de l'accroissement de surface terrière sur deux parcelles, l'une en forêt à *Celtis spp.* à Lamto, l'autre en forêt *à Anogeissus* à Ouango-Fitini.

Les valeurs relatives au cycle de la foliaison correspondent à des observations mensuelles. Les accroissements d'aires basales ont été suivis grâce à des rubans dendromètres ; l'augmentation annuelle moyenne de surface terrière enregistrée est équivalente dans les deux cas : elle est de l'ordre de 2,4 %.

La lecture des graphiques met en évidence le caractère trophophile des deux formations et donne une idée de la durée de leurs périodes de production et de repos. A Lamto seul le mois de janvier peut être considéré comme une période de repos, alors qu'à Ouango-Fitini cette période comprend janvier et février et sans doute en partie mars, bien qu'à cette époque le pourcentage d'arbres présen-

TABLEAU I

Liste des espèces ligneuses les plus fréquentes en forêt de plateau à Lamto (forêt secondaire du type semi-décidue).

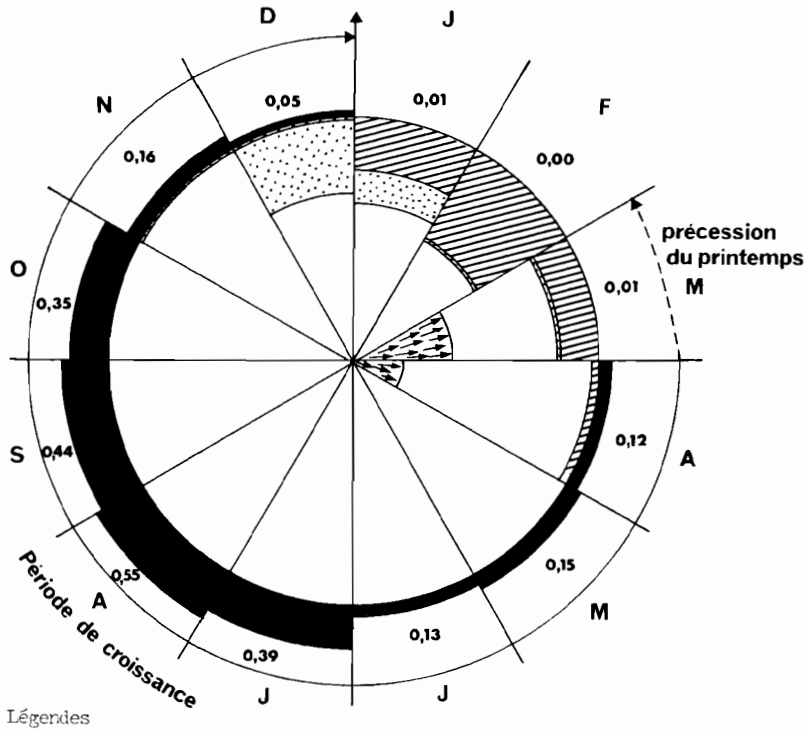
ESPECES	FRÉQUENCE RELATIVE %
Dialium guineense Willd.	95-100
Lecaniodiscus cupanioides Planch. ex Benth	»
Antiaris africana Engl.	90-95
Griffonia simplicifolia (Vahl ex DC.) Baill.	80-90
Calycobolus heudelotii (Bak. ex. Oliv.) Heine	70-80
Alafia barteri Oliv.	60-70
Erythroxylum emarginatum Thonn.	»
Hugonia platysepala Welw. ex Oliv.	»
Millettia zechiana Harms	50-60
Dalbergiella welwitschii (Bak.) Bak.	»
Cola gigantea A. Chev.	»
Diospyros mespiliformis Hochst. ex A. DC.	»
Trichilia prieureana A. Juss.	»
Sterculia tragacantha Lindl.	»
Celtis brownii Rendle	»
Malacantha alnifolia (Bak.) Pierre	»
Holarrhena floribunda (G. Don) Dur. & Schinz.	»
Spondias mombin Linn.	»
Ceiba pentandra (Linn.) Gaertn.	»
Motandra guineensis (Thonning) A. DC.	»
Uvaria ovata (Dunal) A. DC.	40-50
Cremaspora triflora (Thonn.) K. Schum.	»
Canthium hispidum Benth.	»
Chaetacme aristata Planch.	»
Mimusops kummel Bruce ex A. DC.	»
Cnestis ferruginea DC.	»
Agelea obliqua (P. Beauv.) Baill.	»
Rothmannia longiflora Salisb.	»
Celtis zenkeri Engl.	»
Salacia erecta (G. Don) Walp.	»
Triclisia subcordata Oliv.	30-40
Mezoneuron benthamianum Baill.	»
Paullinia pinnata Linn.	»
Dichapetalum guineense (DC) Keay	»
Caloncoba gilgiana (Sprague) Gilg	»
Blighia sapida Konig	»
Antidesma membranaceum Müll. Arg.	»
Mallotus oppositifolius (Geisel) Müll. Arg.	»
Platysepalum hirsutum (Dunn.) Hepper	»
Acacia pennata (Linn.) Willd.	»
Elaeis guineensis Jacq.	»
Ricinodendron heudelotii (Baill.) Pierre ex Pax	»
Baissea zygodioides (K. Schum.) Stapf	30-40
Diospyros abyssinica (Hiern) F. White	»
Lannea nigritana (Sc. Elliot) Keay	»
Dracaena ma Bak.	»
Secamone afzelii (Schultes) K. Schum.	»
Sorindeia warneckei Engl.	»
Morus mesozygia Stapf	»
Pyrenacantha vogeliana Baill.	»

Diospyros monbuttensis Gürke	»
Isolona campanulata Engl. & Diels	»
Ficus exasperata Vahl	»
Microdesmis puberula Hook. f, ex Planch.	20-30
Grewia carpinifolia Juss.	»
Albizia adianthifolia (Schum.) W.F. Wight	»
Cissus petiolata Hook.	»
Olax subscorpioidea Oliv.	»
Aeglopsis chevalieri Swingle	»
Dioscorea bulbifera Linn.	»
Deinbollia pinnata Schum. & Thonn.	
Ficus capensis Thunb.	»
Baphia pubescens Hook.	»
Acridocarpus smeathmannii (DC.) Guill. & Perr.	»
Turraea heterophylla Sm.	»
Landolphia hirsuta (Hua) Pichon	»
Cola millenii K. Schum.	»
Diospyros heudelotii Hiern	»
Blighia unijugata Bak.	»
Eugenia salacioides Laws ex Hutch. & Dalz.	»
Strychnos sp.	10-20
Combretum racemosum P. Beauv.	
Phyllanthus muellerianus (O. Ktze.) Exell	»
Nesogordonia papaverifera (A. Chev.) R. Capuron	
Baissea multiflora A. DC.	»
Strychnos dinklagei Gilg	»
Allophyllus africanus P. Beauv.	»
Tetracera alnifolia Willd.	»
Funtumia elastica (Preuss) Stapf	»
Canthium horizontale (Schum. & Thonn.) Hiern	»
Parquetina nigrescens (Afzel.) Bullock	»
Clausena anisata (Willd.) Hook. f. ex Benth.	»
Ventilago africana Exell	»
Memecylon cinnamomoides G. Don	»
Chlorophora excelsa (Welw.) Benth.	»
Monodora tenuifolia Benth.	»
Triplochiton scleroxylon K. Schum.	»
Triclisia patens Oliv.	»
Chassalia kolly (Schumach.) Hepper	»
Tarenna pavettoides (Harv.) Sim	»

TABLEAU II

Liste des espèces ligneuses les plus fréquentes en forêt dense sèche (région de Ouango-Fitini)

ESPECES	FRÉQUENCE RELATIVE %
Diospyros mespiliformis Hochst. ex. A. DC.	80
Dialium guineense Willd.	50-60
Cola cordifolia (Cav.) R. Br.	»
Anogeissus leiocarpus (DC.) Guill. & Perr.	40-50
Monodora tenuifolia Benth.	»
Canthium multiflorum (Schum. & Thonn.) Hiern	»
Saba senegalensis (A. DC.) Pichon	»
Lecaniodiscus cupanioides Planch. ex Benth.	»
Cassia sieberiana DC.	»
Mimusops kummel Bruce ex A. DC.	30-40
Malacantha alnifolia (Bak.) Pierre	»
Oncoba spinoza Forsk.	»
Albizia zygia (DC) J.F. Macbr.	»
Manilkara multinervis (Bak.) Dubard	»
Antiaris africana Engl.	»
Kigelia africana (Lam.) Benth.	»
Afraegle paniculata (Schum. & Thonn.) Engl.	»
Allophylus africanus P. Beauv.	»
Dichrostachys glomerata (Forsk.) Chiov.	»
Uvaria chamae P. Beauv.	»
Lannea kerstingii Engl. & K. Krause	20-30
Sorindeia juglandifolia (A. Rich) Planch. ex Oliv.	»
Baissea multiflora A. DC.	»
Garcinia afzelii Engl.	»
Mezoneuron benthamianum Baill.	»
Parquetina nigrescens (Afzel.) Bullock	»
Adenia cissampeloides (Planch. ex Benth.) Harms	»
Drypetes floribunda (Müll. Arg.) Hutch.	»
Cassipourea congoensis R. Br. ex DC.	»
Sterculia tragacantha Lindl.	»
Tamarindus indica Linn.	»
Lonchocarpus cyanescens (Schum. & Thonn.) Benth.	»
Ceiba pentandra (Linn.) Gaertn.	»
Khaya senegalensis (Desv.) A. Juss.	»
Ficus exasperata Vahl	10-20
Strophanthus hispidus DC.	»
Dennettia tripetala Bak. f.	»
Securinega virosa (Roxb. ex Willd.) Baill.	»
Ficus capensis Thunb	»
Combretum racemosum P. Beauv.	»
Adansonia digitata Linn.	»
Combretum nigricans Lepr. ex. Guil. & Perr.	»
Oxyanthus racemosus (Schum. & Thonn.) Keay	»
Strychnos nigritana Bak.	»
Blighia unijugata Bak.	»
Celtis integrifolia Lam.	»
Albizia ferruginea (Guill. & Perr.) Benth.	»
Erythrophleum guineense G. Don	»



Légendes

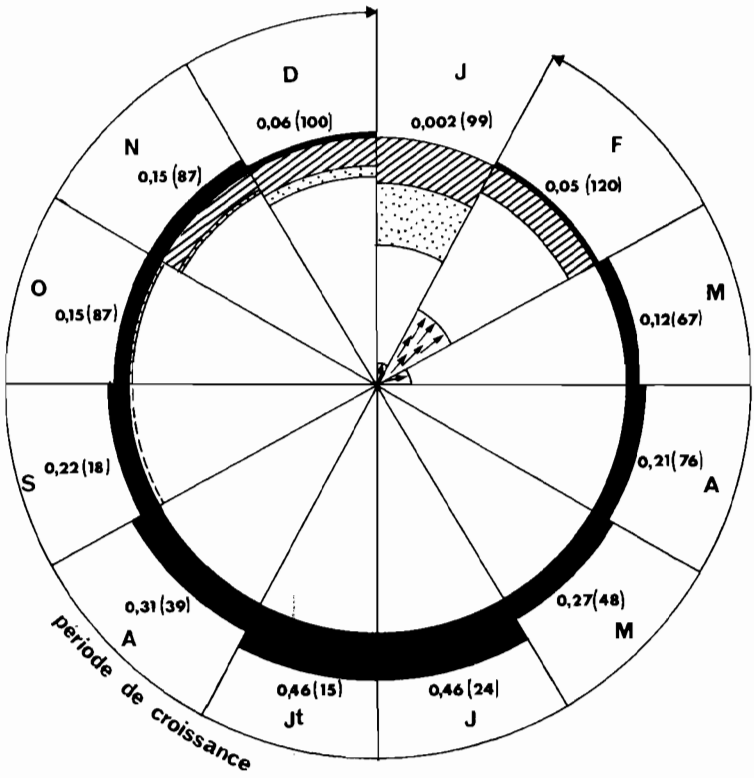
a — accroissements en surface terrière ; pas de figuré : accroissement inférieur à 0,05 %
a = Valeur de l'accroissement en % ;

% d'arbres totalement défeuillés

% d'arbres partiellement défeuillés

% d'arbres présentant une refoliaison

FIG. 1. — Phénologie de la défoliaison et de la croissance cambiale en forêt à *Anogeissus* (Ouango-Fitini).



Mêmes légendes que figure 1

--- quelques cas d'arbres totalement défeuillés

a(b) b = valeur du coefficient de variation en %

FIG. 2. — Phénologie de la défoliaison et de la croissance cambiale en forêt à *Celtis* (Lamto).

tant une foliaison nouvelle soit important : c'est la « précession du printemps » souvent décrite dans les forêts tropicales sèches (CHEVALIER, 1930 ; LEBRUN et al., 1954). On note aussi que la défoliaison est bien plus étalée dans le temps à Lamto qu'à Ouango-Fitini puisque dès septembre des défoliaisons complètes peuvent être observées. C'est là une illustration de la meilleure « *canalisation par le climat* » (SCHNELL, 1971) des rythmes biologiques dans les formations tropicales au fur et à mesure que s'accentue la saison sèche.

2) *Le Climat.*

Il est du type équatorial de transition à deux saisons sèches à Lamto, du type tropical à une seule saison sèche à Ouango-Fitini.

Le volume annuel moyen des précipitations est sensiblement plus important à Lamto (1 246 mm) qu'à Ouango-Fitini (1 043 mm à Bouna, localité voisine). La méthode des intersections, proposée par FRANQUIN (1973), appliquée aux seuls paramètres climatiques, — précipitations et évapotranspiration potentielle (ETP) —, délimite une saison sèche de cinq mois à Ouango-Fitini et d'environ deux mois à Lamto où le mois d'août n'apparaît pas comme une véritable saison sèche (Fig. 3) ; l'analyse faite par LECORDIER (1974) aboutit à la même conclusion.

Il y a une bonne concordance entre cette représentation et les accroissements saisonniers de la surface terrière. A Lamto décembre et janvier sont des mois climatiquement secs, cependant en décembre la végétation bénéficie encore du stock d'eau présent dans le sol. En février la valeur moyenne du volume des précipitations est très proche de ETP/2 et, compte tenu des variations interannuelles de la pluviosité, ce mois est à la limite de la période sèche et de la période semi-humide ; la forte valeur du coefficient de variation interannuel de l'accroissement de surface terrière qui y est observé pourrait en être une conséquence (Fig. 2).

A Ouango-Fitini, novembre, décembre, janvier, février et mars peuvent être considérés comme des mois climatiquement secs. Cependant en novembre et décembre la végétation forestière semble bénéficier encore du stock d'eau du sol.

En 1980, année pendant laquelle les mesures sur les litières présentées ci-dessous, ont été réalisées, le volume des précipitations a été sensiblement égal à la moyenne à Ouango-Fitini (1 088 mm), tandis qu'à Lamto les valeurs enregistrées (1 028 mm) lui sont nettement inférieures. Les répartitions saisonnières des pluies restent cependant tout à fait différentes dans les deux stations et, en particulier, la période sèche demeure plus brève à Lamto (Fig. 3 c et d).

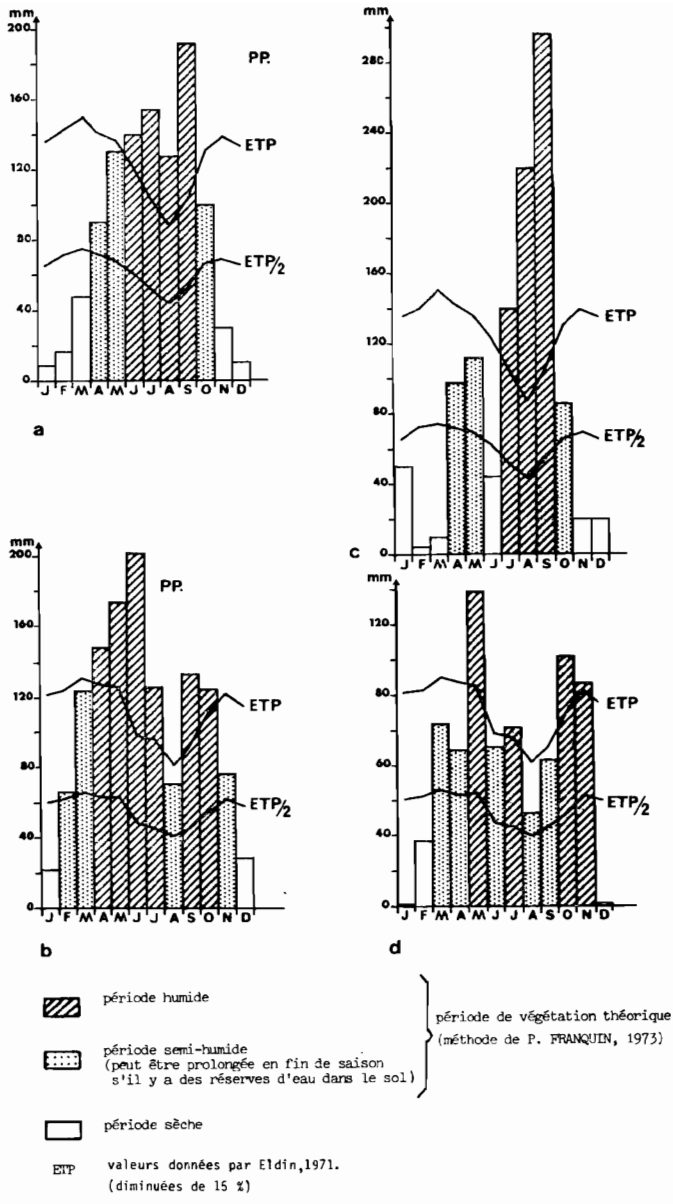


FIG. 3. — Histogrammes de la pluviométrie.

3a : Bouna ; moyennes 1961-1976 selon ASECNA 1973 (moyenne annuelle = 1 043 mm).

3b : Lamto ; moyennes 1965-1980, données de J.-L. TOURNIER (moyenne annuelle = 1 246 mm).

3c : Ouango-Fitini ; année 1980 (total annuel = 1 088 mm).

3d : Lamto ; année 1980 (total annuel = 1 028 mm).

Outre le facteur hydrique, qui détermine la période de végétation, le second facteur climatique qui règle la production végétale est l'énergie solaire disponible pendant cette période de végétation. A Lamto, où la nébulosité est plus forte, la durée moyenne annuelle d'insolation est inférieure d'environ 23 % à ce qu'elle est dans le nord de la Côte-d'Ivoire (tableau III a et b) et on a pu estimer que, corrélativement, le total annuel moyen du rayonnement global au sol y est inférieur d'environ 15 % (tableau III c et d). L'énergie disponible, sous forme de rayonnement global arrivant au sol, pendant la période de végétation (de janvier à décembre à Lamto, d'avril à décembre à Ouango-Fitini) est équivalente pour les deux stations et égale à 500 kilojoules par cm^2 environ.

3) *Les sols*

A Lamto les sols sont issus de granites. Sous forêt, Riou (1974) les classe dans le type ferrallitique moyennement désaturé, groupe remanié, sous-groupe induré. La texture est argileuse, le pH des horizons supérieurs est de 4,8. La somme des bases échangeables est faible (S = 0,83), le taux de saturation (V = 11 %) et le rapport Si O_2/Al_2 O_3 traduisent « *une évolution ferrallitique extrême* ».

A Ouango-Fitini, les sols sont, en majorité, issus de schistes. Sur les parcelles étudiées ils se caractérisent par la présence en surface d'un horizon à éléments grossiers. Il s'agit très probablement de sols ferrallitiques remaniés modaux (PERRAUD, 1971) avec sur l'une des parcelles (forêt à *Anogeissus*) une induration à faible profondeur, affleurant même par endroits. Nous avons, pour les horizons supérieurs (0 à 10 cm), mesuré un pH de 5,1.

4) *Les parcelles étudiées*

Trois parcelles ont été choisies pour y suivre les apports annuels et l'évolution pondérale des litières au sol.

La parcelle choisie à Lamto est située au nord de la réserve dans un îlot forestier dit « forêt de plateau », il s'agit d'une formation probablement assez jeune, mais qui a toutefois atteint un relatif équilibre comme l'indiquent l'architecture, la flore et la structure spécifique du peuplement. Dans les zones les mieux structurées on peut en effet mettre en évidence deux surfaces d'inversion morphologiques * (Fig. 4). Par ailleurs on trouve, à côté d'espèces secondaires

TABLEAU III

a) Durée moyenne de l'insolation à Ferkéssédougou (en heures, mesurée à l'héliographe Campbell). D'après ASECNA, période 1961-1970.

J	F	M	A	M	J	J^t	A	S	O	N	D	TOTAL Année
281,4	246,4	255,0	231,6	254,2	228,1	191,3	151,5	174,0	247,0	259,7	260,6	2780,8

b) Durée moyenne de l'insolation à Lamto (en heures, mesurée à l'héliographe Campbell). Données de J.-L. TOURNIER, moyennes sur 15 ans, 1980.

J	F	M	A	M	J	J^t	A	S	O	N	D	TOTAL Année
217,3	201,7	209,0	213,7	218,4	157,5	131,5	99,8	116,8	171,5	207,4	204,3	2148,9

c) Valeurs estimées * du rayonnement global au sol à Ferkéssédougou et éléments du calcul (d'après les données de MONTENY *et al.*, 1980).

	J	F	M	A	M	J	J^t	A	S	O	N	D
n	9,1	8,8	8,2	7,7	8,2	7,6	6,2	4,9	5,8	8,0	8,7	8,4
N	11,6	11,8	12,1	12,3	12,6	12,7	12,6	12,4	12,2	11,9	11,7	11,6
Rgo	3191	3438	3664	3741	3703	3644	3655	3704	3678	3509	3258	3103
Rg	1883	1970	1985	1938	1960	1841	1668	1525	1650	1892	1863	1747
Rg mens.	58,4	55,2	61,5	58,1	60,8	55,2	51,7	47,3	49,5	58,7	55,9	54,2

* Rayonnement global journalier calculé par la formule de Black

$$Rg = Rgo\ (a \frac{n}{N} + b)$$

Rg = Rayonnement global journalier au sol en Joules cm^{-2} $jour^{-1}$

Rgo = Rayonnement global journalier au sommet de l'atmosphère en Joules cm^{-2} $jour^{-1}$

n = durée moyenne d'insolation mesurée par l'héliographe, en heures

N = durée moyenne du jour, en heures

a = 0,46 ; b = 0,23 (d'après Monteny et al. 1980)

Rg mensuel : Rayonnement global mensuel au sol en Kilojoules cm^{-2} $mois^{-1}$

d) Valeurs du rayonnement global au sol à Lamto, d'après BONY (1977).

	J	F	M	A	M	J	J^t	A	S	O	N	D
Rg mens.	43,9	43,2	55,0	56,1	55,5	47,5	42,4	39,3	43,9	51,5	48,5	42,2

Rg mensuel : Rayonnement global mensuel au sol en kilojoules cm^{-2} $mois^{-1}$

FIG. 4. — Profil architectural de la forêt à *Celtis spp.* (Lamto).

1. *Lecaniodiscus cupanioides*
2. *Rothmannia sp.*
3. *Griffonia simplicifolia*
4. *Chaetacme aristata*
5. *Liane indéterminée*
6. *Anthostema senegalense*
7. *Dialium guineense*
8. *Malacantha alnifolia*
9. *Celtis prantlii*
10. *Cola gigantea*
11. *Spondias mombin*
12. *Milletia zechiana*
13. *Leptonychia pubescens*
14. *Antiaris africana*
15. *Holarrhena africana*
16. *Erythroxylum emarginatum*
17. *Celtis zenkeri*
18. *Motandra guineensis*
19. *Ehretia cymosa*
20. *Liane indéterminée*
21. *Dracaena perrottetii*

caractéristiques (*Spondias mombin, Ceiba pentandra, Holarrhena floribunda,...*) un certain nombre d'espèces qui, à Lamto, sont le signe d'une forêt déjà évoluée (*Celtis zenkeri, Chaetacme aristata, Celtis brownii, Anthostemma senegalense, Drypetes parvifolia,...*). En outre, le peuplement semble avoir atteint un bon niveau d'organisation si l'on en juge par la valeur relativement élevée de l'équitabilité (0,85) (SHANNON *et al.*, 1948 ; DAGET, 1976).

A Ouango-Fitini la première parcelle (WF 1) est caractérisée par l'abondance *d'Anogeissus leiocarpus*. Le niveau d'organisation spécifique du peuplement est médiocre (Equitabilité = 0,71). La flore fait apparaître l'importance des espèces typiquement pionnières dans la région (*Anogeissus leiocarpus, Ficus exasperata, Allophylus africanus*), espèces dont certaines appartiennent aux formations savanicoles (*Diospyros mespiliformis, Acacia sieberiana, Manilkara multinervis, Vitellaria paradoxa, Fagara zanthoxyloides,...*). Le profil architectural (Fig. 5) montre qu'il s'agit d'une formation imparfaitement structurée. Une seule surface d'inversion est décelable ; elle correspond à la mise en place de l'ensemble structural supérieur où domine l'*Anogeissus*. Il s'agit d'un peuplement pionnier en fin d'évolution.

Notons à ce propos que, dans les environs de Ouango-Fitini, l'*Anogeissus* paraît très caractéristique des stades pionniers de la reconstitution forestière, mais qu'il ne se maintient dans les stades évolués qu'à la faveur de chablis. L'appellation de forêt dense sèche à *Anogeissus*, généralement utilisée pour les formations forestières de cette région, serait donc, sans doute, à revoir.

La seconde parcelle (WF_2) paraît mieux structurée (Fig 6) : une seconde surface d'inversion y est perceptible, signe d'un sous-bois mieux organisé ; la flore est plus forestière et il s'y trouve en particulier : *Lecaniodiscus cupanioides, Malacantha alnifolia, Mimusops kummel, Monodora tenuifolia, Drypetes floribunda.* L'organisation spécifique du peuplement est meilleure que dans la forêt à *Anogeissus* (équitabilité = 0,84).

III. — METHODES

1) *Les apports de litière*

Les récoltes ont été réalisées sur chaque parcelle grâce à 15 collecteurs de 0,80 m × 0,80 m. Au laboratoire le matériel a été trié en ses différentes fractions : feuilles, bois, organes floraux, fruits, etc. et séché à 60 °C.

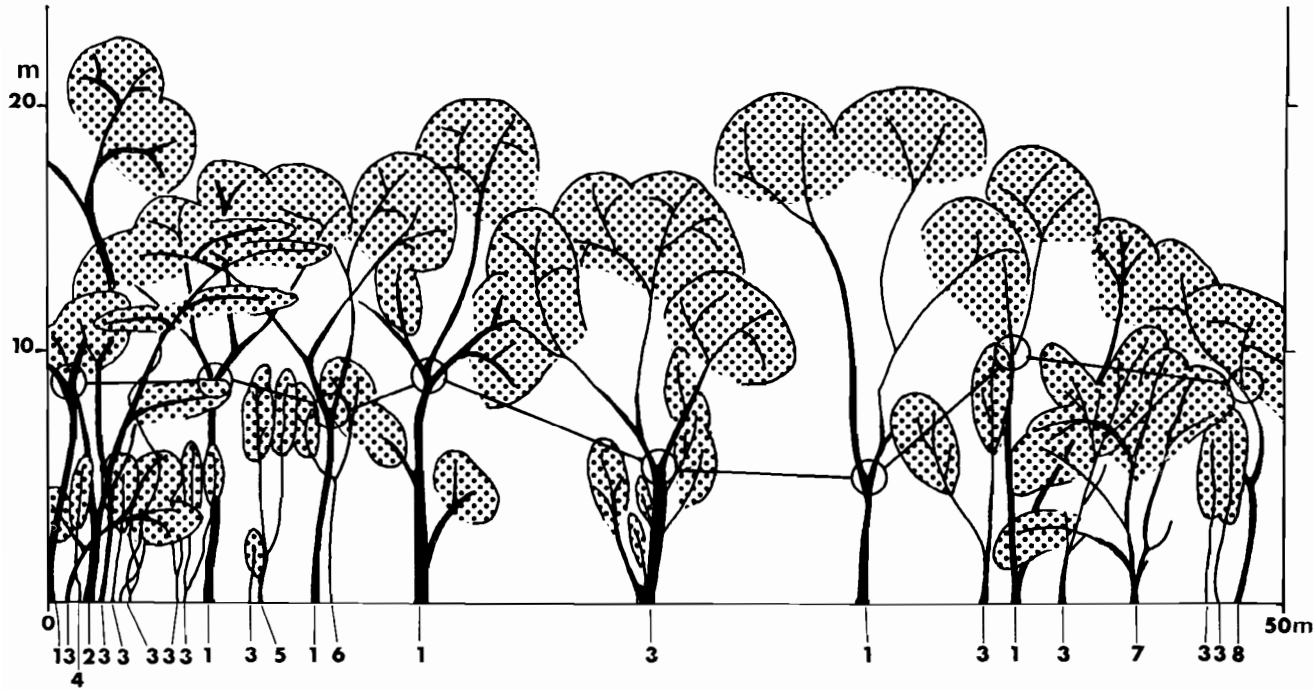


FIG. 5. — Profil architectural de la forêt dense sèche à *Anogeissus* (Ouango-Fitini)

1. *Anogeissus leiocarpus*
2. *Acacia sieberiana*
3. *Diospyros mespiliformis*
4. *Ziziphus mucronata*
5. *Sorindeia juglandifolia*
6. *Vitellaria paradoxa*
7. *Cassia sieberiana*
8. *Malacantha alnifolia*

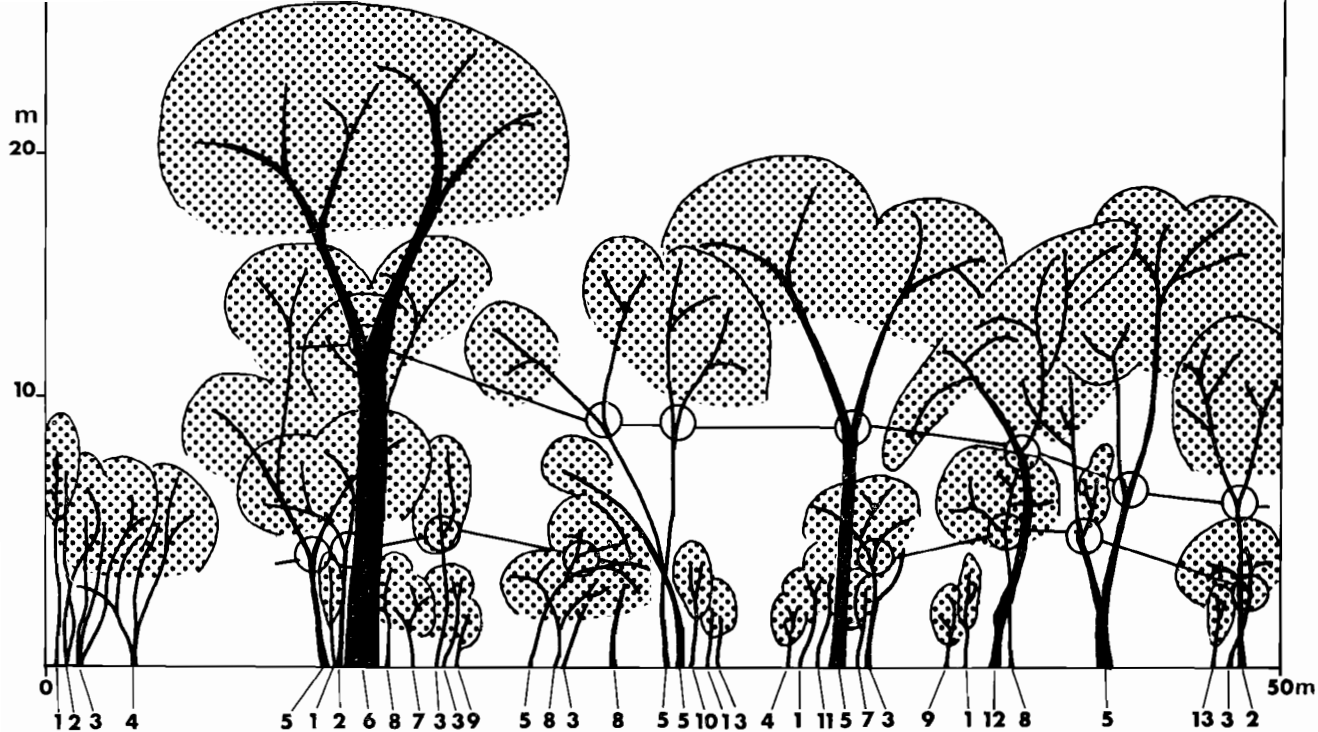


Fig. 6. — Profil architectural de la forêt dense sèche à *Afraegle* (Ouango-Fitini)

1. *Diospyros mespiliformis*
2. *Malacantha alnifolia*
3. *Lecaniodiscus cupanioides*
4. *Canthium multiflorum*
5. *Afraegle paniculata*
6. *Khaya senegalensis*
7. *Drypetes floribunda*
8. *Mimusops kummel*
9. *Monodora tenuifolia*
10. *Kigelia africana*
11. *Oncoba spinosa*
12. *Tamarindus indica*
13. *Manilkara multinervis*

2) *Litière au sol*

L'évolution saisonnière de la répartition horizontale et du poids de la litière au sol a été suivie sur chacune des parcelles grâce à des relevés trimestriels réalisés sur des surfaces unitaires de 1 m^2. Lors de chacun de ces relevés trois bandes de 8 m^2 ont été prélevées ce qui représente un échantillonnage d'une surface totale de 24 m^2. On dispose en outre de quelques relevés réalisés à des dates intermédiaires dans le cadre des études de faune du sol sur des superficies de 1/16 m^2 *. Le matériel récolté a été trié en ses divers composants : feuilles, bois (de diamètre inférieur à 2 cm) écorces, fruits et organes floraux, fractions fines, puis séché. Ce matériel correspond à ce qui est classiquement appelé l'horizon A_0. Les fractions fines, constituées essentiellement par du matériel foliaire ou ligneux fragmenté, peuvent être considérées comme de la litière en partie décomposée et donc assimilées à une couche F. Le reste, qui est du matériel organique non ou peu fragmenté, représente la couche L.

Les gros bois, de diamètre compris entre 2 et 16 cm, ont été échantillonnés sur trois lignes de six carrés, de 25 m^2, soit une surface totale échantillonnée de 450 m^2 par parcelle. Le matériel récolté est trié en trois fractions :

a) bois encore bien constitué dont la forme initiale n'est pas altérée,

b) bois décomposé où l'on distingue deux catégories que nous appellerons :
De_1, qui est du bois peu dense, friable et qui est le résultat d'une décomposition proprement dite ;
De_2, qui est « un squelette » de bois dur, probablement le résultat d'une « érosion » du matériel ligneux le moins dur, c'est vraisemblablement l'œuvre des termites.

c) Ecorces.

3) *Taux de décomposition.*

Nous avons déterminé le taux mensuel de décomposition à partir des chutes et du poids de litière au sol. Pour ce faire nous avons analysé les courbes cumulées des chutes et les courbes de l'évolution du poids de litière au sol en les ajustant à divers modèles. D'une manière générale il est possible de décomposer les cycles saisonniers en une succession de deux ou trois modèles simples. L'intérêt de procéder ainsi est double : en premier lieu cela permet de pallier

* J.-M. LEROUX, communication personnelle.

le défaut de régularité dans nos prélèvements (défaut dû à l'éloignement des stations et à leur difficulté d'accès à certaines époques de l'année) ; en second lieu cela permet de mettre en évidence des périodes qui se distinguent par un fonctionnement du système différent.

Lors du calcul des courbes de régression, le nombre de points utilisés peut être faible, et parfois même égal au minimum (3) ; pour être significative la valeur du coefficient de régression doit être élevée : supérieure à 0,997 pour 3 points, à 0,988 pour 4 points, etc., pour un risque 0,05.

Le taux de décomposition D a été calculé par périodes de trente jours à partir des valeurs des apports et de la litière obtenues grâce aux courbes de régression

$$L_1 + C - L_2 = D \text{ (t/ha)}$$

où L_1 et L_2 correspondent au poids de litière en place aux temps t_1 et t_2 et C aux apports entre ces deux dates. On peut aussi calculer un taux relatif

$$D\ \% = \frac{L_1 + C - L_2}{L_1 + C} \times 100$$

IV. — **RESULTATS**

1) *Le matériel foliaire des litières*

a) Evolution saisonnière des apports

A Ouango-Fitini comme à Lamto le rythme de la chute des feuilles est net (Fig. 7 à 9). Le phénomène est cependant plus accentué à Ouango-Fitini. Ainsi pendant la période de défoliaison de novembre à mars, 75 % des feuilles tombent à Lamto, 85 % sur WF_1 et 88 % sur WF_2 à Ouango-Fitini.

Les apports annuels de feuilles sont d'environ 5 t/ha dans la forêt à *Celtis* de Lamto et dans la forêt à *Anogeissus* de Ouango-Fitini ; ils sont légèrement supérieurs (6,8 t/ha) dans la forêt à *Afraegle* de Ouango-Fitini qui représente un faciès relativement humide de la forêt dense sèche (tableau IV). Les valeurs trouvées à Lamto en 1980 correspondent bien à celles obtenues en 1973, année où, pour une pluviométrie voisine de la moyenne (1 263 mm), le poids de feuilles retourné annuellement au sol variait de 5,0 t/ha pour les faciès de forêt de plateau à *Celtis*, à 7,6 t/ha pour les faciès de galerie forestière les plus humides (DEVINEAU, 1976). Il semble donc que les

apports annuels de feuilles soient très semblables à Lamto et à Ouango-Fitini. La part des feuilles dans l'ensemble des fractions récoltées est de 69 % pour WF_1 et de 50 % pour WF_2 à Ouango-Fitini, valeurs sensiblement inférieures à celles trouvées à Lamto (80 %). La différence provient de la part plus importante des écorces, fruits et organes floraux dans les deux forêts de Ouango-Fitini. Sur la parcelle WF_2, les fortes valeurs obtenues pour les fruits et organes floraux sont dues aux fruits d'*Afraegle paniculata,* espèce qui assure la majorité du recouvrement sur la parcelle.

L'analyse des courbes cumulées des apports (Fig. 7a, 8a et 9a) met en évidence pour les trois stations l'existence d'une période de chute intense, correspondant à la défoliaison, du début de novembre à la fin de février pour les deux stations de Ouango-Fitini, du début de décembre à la fin d'avril pour la forêt à *Celtis* de Lamto.

Sur la parcelle à *Anogeissus* de Ouango-Fitini, entre la fin de février et le début de novembre, période où les chutes se ralentissent, la courbe s'ajuste avec un très bon coefficient de corrélation à une fonction puissance, ce qui suggère un type de fonctionnement unique pendant toute cette période ; la chute des feuilles est probablement ici consécutive à l'éloignement de l'apex dû à la croissance terminale.

La chute des feuilles, massive pendant la saison sèche, se poursuit avec une intensité variable pendant la saison humide. Nous avons montré ailleurs (DEVINEAU, 1976) que, chez certaines espèces, une meilleure alimentation du sol en eau coïncidait avec un apport de feuilles au sol plus important. L'abscission du matériel foliaire qui constitue généralement une réponse aux contraintes du milieu peut donc aussi être liée à la croissance ; c'est ce que souligne TOMLINSON (in : ADDICOTT, 1976) « ... ; *abscission is a phenomenon of growth. ... In an evergrowing tree, like Rhizophora, phenologic studies have shown that abscission is a very important process in maintaining a constant number of leaves in each shoot. During periods of rapid growth there is a rapid leaf loss ; during periods of slow growth there is a slow leaf loss.* » Ce phénomène est ordinairement attribué à des relations hormonales au sein de la plante et en particulier au fait que le faible taux d'auxine dans les feuilles les plus éloignées de l'apex est un facteur favorable à l'abscission.

Sur les deux autres parcelles, en revanche, les ajustements sont moins simples et exigent de subdiviser la période de chute ralentie. Dans la forêt à *Afraegle* de Ouango-Fitini, il existe ainsi deux phases. L'une, de fin février à fin juin, s'ajuste à une fonction puissance et peut être interprétée comme précédemment. L'autre, de juillet à mi-décembre, correspond à un ralentissement des apports pendant la saison des pluies ; son interprétation est plus délicate car il peut s'agir soit d'un arrêt de croissance terminale (dû par exemple à un

TABLEAU IV

a) Valeurs annuelles des apports ; année 1980 (en t/ha).

		Feuilles	Pétioles	Bois	Ecorces	Fruits et Org. flo.	TOTAL
Lamto forêt à Celtis	$\bar{x}$	4,76	0,18	0,92	0,01	0,07	5,94
	cv	31,8	62,7	98,0	157,0	96,1	39,1
Ouango -fitini forêt à Anogeissus	$\bar{x}$	4,92	0,10	0,95	0,44	0,78	7,19
	cv	17,5	178,1	52,1	190,0	80,8	21,1
Ouango -fitini forêt à Afraegle	$\bar{x}$	6,83	0,07	1,44	0,20	5,01	13,55
	cv	10,8	119,6	84,5	99,3	65,9	27,8

$\bar{x}$: moyenne
cv : coefficient de variation ($\frac{\sigma}{\bar{x}}$ x 100 ; σ = écart type)

x : moyenne

cv : coefficient de variation ($\frac{\sigma}{x} \times 100$; σ = écart type)

b) Comparaison des valeurs moyennes (probabilités pour que les moyennes comparées soient différentes *).

Feuilles

	WF_1.	WF_2.
LAM	0,93	1,00
WF_1		1,00

Bois

	WF_1.	WF_2.
LAM	0,88	0,96
WF_1		0,86

Ecorces

	WF_1.	WF_2.
LAM	1,00	1,00
WF_1		0,52

Pétioles

	WF_1.	WF_2.
LAM	0,99	0,99
WF_1		0,80

Fruits

	WF_1.	WF_2.
LAM	1,00	1,00
WF_1		1,00

* Le nombre d'échantillons étant relativement faible (10 à Lamto, 15 à Ouango-Fitini) les valeurs moyennes ont été comparées deux à deux à l'aide d'un test non paramétrique (rang)
LAM : Lamto; WF_1 : Ouango-Fitini forêt à Anogeissus;
WF_2 : Ouango-Fitini forêt à Afraegle.

engorgement du sol en eau), soit d'une modification de la réaction à l'éloignement de l'apex.

A Lamto on distingue aussi deux périodes : l'une, de mi-avril à septembre, peut correspondre à la croissance apicale, l'autre de septembre à fin novembre, correspond aux premières défoliaisons de quelques espèces particulièrement sensibles aux assèchements climatiques (Fig. 2 et DEVINEAU, 1976).

b) Evolution saisonnière du poids de litière au sol.

Sur chacune des trois stations on note des variations hautement significatives du poids de feuilles au sol au cours du cycle saisonnier (Tableau V).

La répartiton de la litière au sol est toujours assez hétérogène comme l'indiquent les valeurs du coefficient de variation (écart-type/moyenne) (Fig. 10). Deux remarques peuvent être faites. La première concerne la maille de l'échantillonnage : sauf exception une maille de 4 m^2, obtenue par regroupements monogames de placettes (GODRON, 1971), donne une valeur du coefficient proche du minimum. La seconde concerne l'augmentation du coefficient au cours de l'année ; les valeurs les plus faibles sont en effet enregistrées après la chute des feuilles, les plus fortes avant la chute correspondant au cycle suivant. L'« hétérogénéité » de la répartition horizontale de la litière augmente donc pendant la période de décomposition. C'est ainsi que pour la maille 1 m^2 le coefficient de variation passe entre janvier et octobre, dans la forêt à *Celtis*, de 22 % à 59 %, dans la forêt à *Anogeissus* de 38 % à 80 %, dans la forêt à *Afraegle* de 9 % à 45 %, pour la maille 4 m^2 il passe de 18 % à 57 % dans la forêt à *Celtis* et de 32 % à 57 % dans la forêt à *Anogeissus* (le calcul n'a pu être effectué dans la forêt à *Afraegle* où l'échantillonnage était plus réduit).

Si la tendance semble être une augmentation de l'hétérogénéité pendant la période de décomposition il y a cependant deux exceptions ; à Lamto en mai et à Ouango-Fitini (forêt à *Anogeissus*) en juillet, on enregistre une diminution de la valeur du coefficient pour les mailles supérieures à 2 m^2.

Les maximums de poids de litière de feuilles au sol s'observent à la fin de la saison sèche, après la période de défoliaison. Les valeurs trouvées sont alors identiques dans la forêt à *Celtis* de Lamto et dans la forêt à *Anogeissus* de Ouango-Fitini. Elles sont supérieures dans la forêt à *Afraegle*. Les valeurs minimales sont enregistrées en fin de saison pluvieuse (octobre, novembre) ; à cette époque le poids de

TABLEAU V

a) Comparaison des variations saisonnières du poids de feuilles au sol (en t/ha).

LAMTO, FORET A CELTIS				
Date	01/80	05/80	07/80	10/80
$\bar{x}$	3,33	3,02	1,84	1,11
F	35,25			
NDL_1	3			
NDL_2	92			
D	++			

OUANGO-FITINI, FORET A ANOGEISSUS				
Date	01/80	04/80	07/80	10/80
$\bar{x}$	3,12	2,51	1,30	0,59
F	28,47			
NDL_1	3			
NDL_2	92			
D	++			

OUANGO-FITINI, FORET A AFRAEGLE				
Date	02/80	04/80	07/80	10/80
$\bar{x}$	5,08	3,52	2,39	0,67
F	123,51			
NDL_1	3			
NDL_2	28			
D	++			

b) Comparaison des variations saisonnières du poids au sol (en t/ha).

LAMTO, FORET A CELTIS				
Date	01/80	05/80	07/80	10/80
$\bar{x}$	1,49	1,47	1,99	1,17
F	2,52			
NDL_1	3			
NDL_2	91			
D	-			

OUANGO-FITINI, FORET A ANOGEISSUS				
Date	01/80	04/80	07/80	10/80
$\bar{x}$	0,97	0,77	0,75	0,58
F	2,68			
NDL_1	3			
NDL_2	92			
D	-			

OUANGO-FITINI, FORET A AFRAEGLE				
Date	02/80	04/80	07/80	10/80
$\bar{x}$	0,78	0,51	1,23	0,80
F	1,35			
NDL_1	3			
NDL_2	28			
D	-			

c) Comparaison des poids de feuilles et de bois au sol entre stations (en t/ha).

POIDS DE FEUILLES AU SOL JANVIER-FEVRIER 1980			
Station	LAM	WF_1	WF_2
$\bar{x}$	3,33	3,12	5,08
F	13,4	WF_2 différ.	
NDL_1	2		
NDL_2	53		
D	++		

POIDS DE FEUILLES AU SOL OCTOBRE 1980			
Station	LAM	WF_1	WF_2
$\bar{x}$	1,11	0,59	0,67
F	5,77	LAM différent	
NDL_1	2		
NDL_2	53		
D	++		

POIDS DE BOIS AU SOL ANNEE REGROUPEE			
Station	LAM	WF_1	WF_2
$\bar{x}$	1,53	0,77	0,83
F	23,21	LAM différent	
NDL_1	2		
NDL_2	220		
D	++		

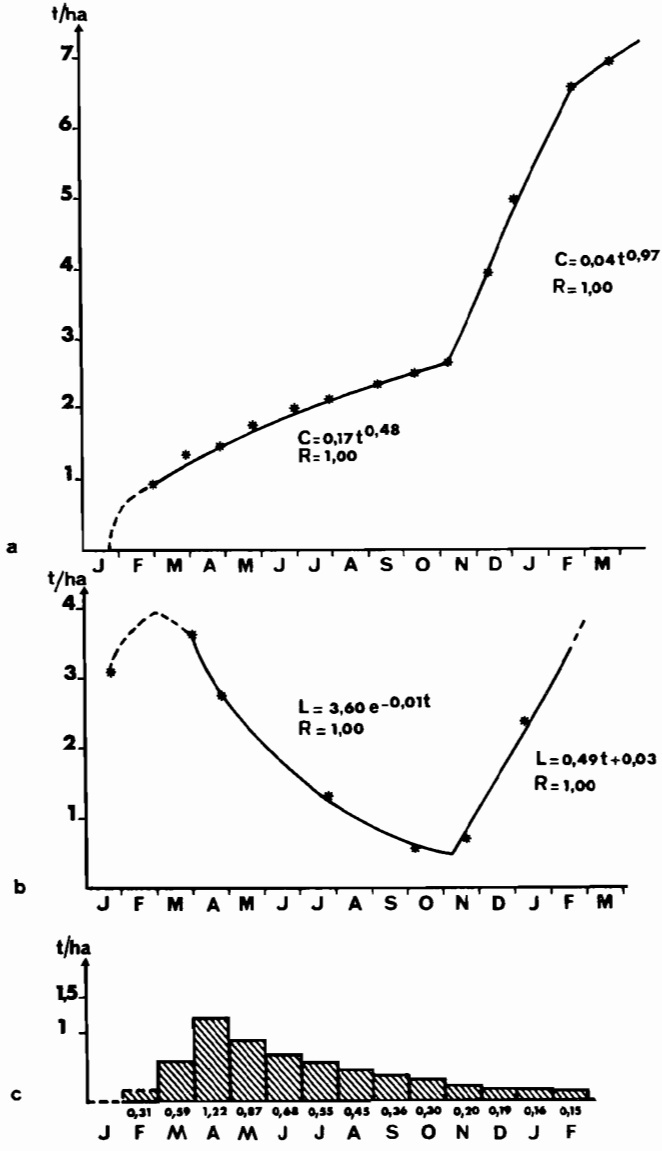


FIG. 7. — Evolution saisonnière des litières de feuilles en forêt dense à *Anogeissus* (Ouango-Fitini, 1980).

7a : Chute des feuilles (courbe cumulée).
7b : Evolution du poids de litière de feuilles au sol.
7c : Valeurs mensuelles calculées du taux absolu de décomposition.

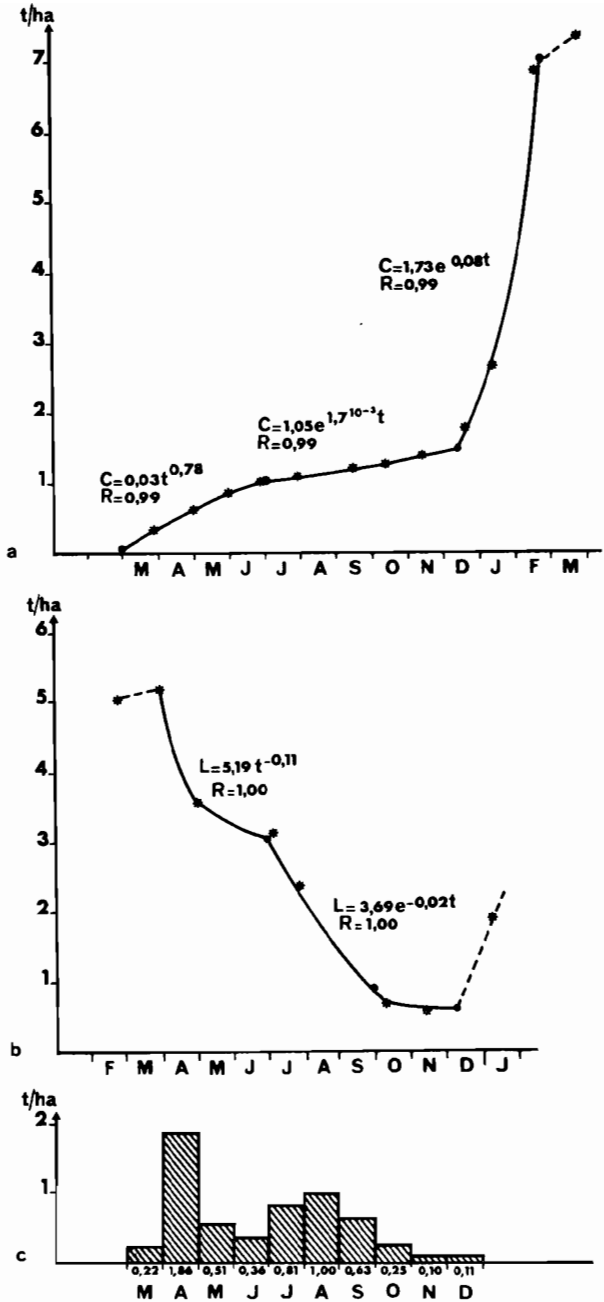


FIG. 8. — Evolution saisonnière des litières de feuilles en forêt dense sèche à *Afraegle* (Ouango-Fitini, 1980).

8a : Chute des feuilles (courbe cumulée).
8b : Evolution du poids de litière de feuilles au sol.
8c : Valeurs mensuelles calculées du taux absolu de décomposition.

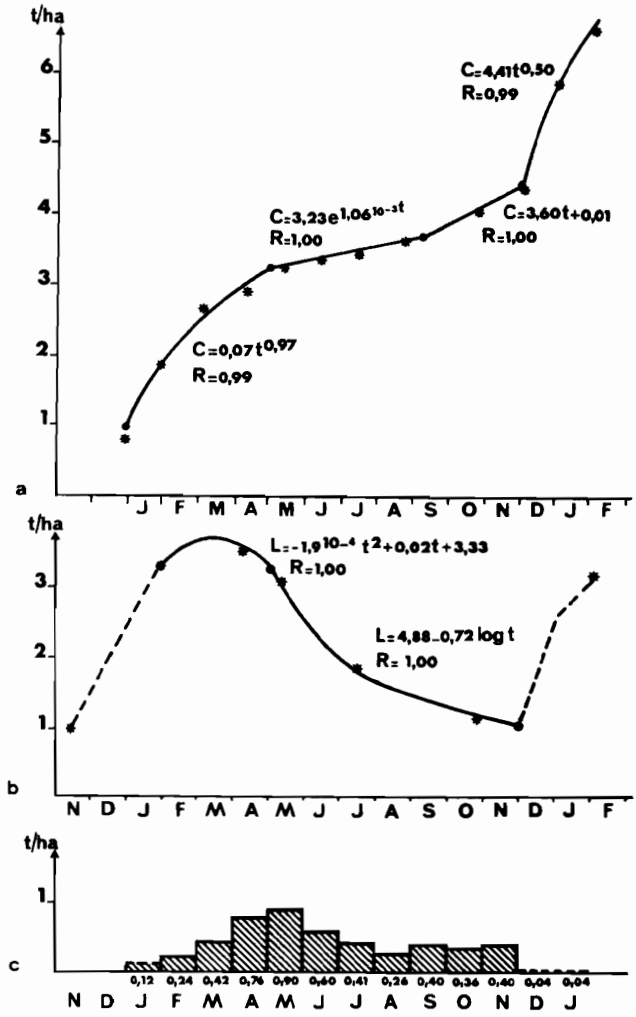


FIG. 9. — Evolution saisonnière des litières de feuilles en forêt dense semi-décidue à *Celtis* (Lamto, année 1980).

9a : Chute des feuilles (courbe cumulée).
9b : Evolution du poids de litière de feuilles au sol.
9c : Valeurs mensuelles calculées du taux absolu de décomposition.

litière au sol est plus important à Lamto qu'à Ouango-Fitini. Entre février et octobre le taux relatif de décomposition (D %) est de 89 % à Ouango-Fitini, aussi bien sur WF_1 que sur WF_2), alors qu'à Lamto la valeur correspondante est de 79 %. Ces valeurs sont proches ; elles indiquent cependant que, — du moins pendant l'année d'observation —, la disparition de la litière est un peu moins rapide à Lamto.

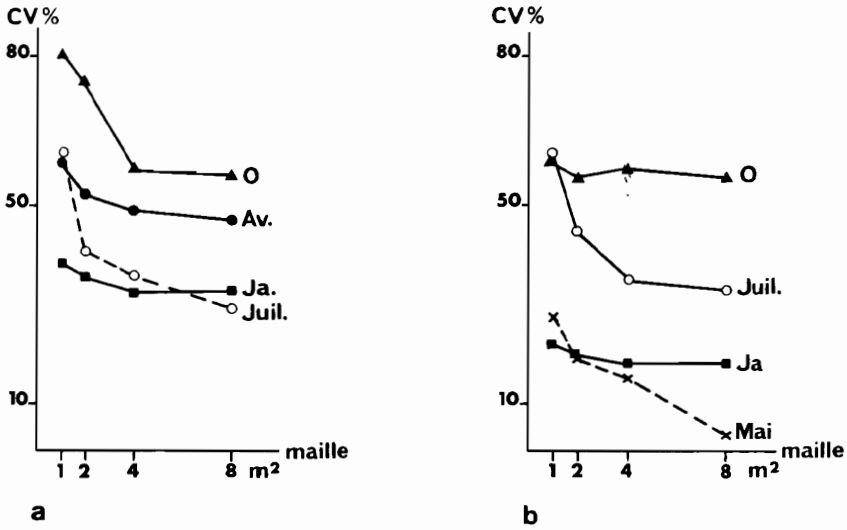


FIG. 10. — Evolution du coefficient de variation en fonction de la maille d'échantillonnage de la litière de feuilles à divers époques de l'année.
10a : Ouango-Fitini, forêt à *Anogeissus*.
10b : Lamto, forêt à *Celtis*.

L'évolution du poids de litière au sol suit une périodicité très semblable à celle de la défoliaison (Fig. 7b, 8b et 9b). On distingue essentiellement une période d'accumulation de litière qui correspond à la période de défoliaison et une période de disparition entre les dates de la défoliaison. Les valeurs extrêmes calculées sont pour la forêt à *Anogeissus* de 3,9 t/ha en février et de 0,5 t/ha en octobre. pour la forêt à *Afraegle* de 5,2 t/ha en mars et de 0,6 t/ha en novembre et pour la forêt à *Celtis* de 3,7 t h/ha en février et 1,1 t/ha en novembre.

Dans la forêt à *Anogeissus* l'évolution du poids de litière au sol entre avril et novembre suit une loi exponentielle, et, dans la forêt à *Celtis* de mai à novembre une loi logarithmique. En revanche dans la forêt à Afraegle de Ouango-Fitini il n'a pas été possible de décrire

la période de décomposition par une seule loi ; cependant de bons ajustements ont été obtenus en la divisant en trois périodes, — de fin mars à fin juillet, d'août à début octobre, d'octobre à la mi-décembre —, pendant lesquelles la décomposition semble obéir à des lois différentes.

c) Evolution saisonnière du taux de décomposition

Dans les deux forêts de Ouango-Fitini les histogrammes des taux de décomposition indiquent que les valeurs les plus élevées se trouvent en avril. Ce mois a été caractérisé par le début des pluies, avec une alternance de périodes sèches et humides particulièrement favorables, on le sait, à l'action des micro-organismes du sol. La différence principale entre ces deux forêts est que le taux de décomposition semble bien plus lié aux conditions climatiques, en particulier à la pluviosité, sur la parcelle à *Afraegle* que sur la parcelle à *Anogeissus* (Fig. 7c et 8c). Le taux de décomposition, dans la forêt à *Anogeissus*, reste relativement important pendant la saison sèche, ce qui pourrait être mis en relation avec l'importance des termites sur cette station. Ce n'est pas le cas dans la parcelle à *Afraegle* où, après la valeur importante d'avril, le taux de décomposition suit de près les fluctuations de la pluviosité puis devient très faible pendant la saison sèche. Un lien identique avec la pluviosité, ainsi que de très faibles valeurs du taux de décomposition pendant la saison sèche, sont aussi à noter dans la forêt à *Celtis* de Lamto (Fig. 9c).

Il existe, pour étudier les vitesses de décomposition des litières, diverses méthodes (GLOAGUEN *et al.*, 1980), parmi lesquelles la méthode des sacs. Nous l'avons employée à Lamto, pendant les mois de mars, avril et septembre, octobre, novembre, et, à Ouango-Fitini de février à novembre.

Des sacs de 20 × 20 cm à maille de 1 × 1 cm ont été remplis avec environ 6 g de matériel foliaire. A chaque fois trois lots étaient mis en place : deux lots de litière monospécifique (*Albizia zygia* et *Malacantha alnifolia*, espèces présentes à Lamto et à Ouango-Fitini), et un lot de litière mélangée provenant des chutes du mois précédent sur la station concernée.

Cette expérience a permis de faire deux remarques : — l'emploi de litière monospécifique n'est pas favorable car il semble exister des préférences des insectes pour telle ou telle espèce (MATSUMOTO *et al.*, 1979). Ainsi *Albizia zygia* présente, à Ouango-Fitini et même à Lamto, un taux de disparition, et en particulier un taux de consommation par les termites, bien plus élevé que les deux autres lots ;

— le poids de litière mis dans les sacs doit correspondre par unité de surface au poids de la litière au sol et ne pas constituer d'amas, car ceux-ci sont attaqués préférentiellement, par les termites. Cela pose des problèmes en fin de saison des pluies où le poids de litière au sol devient très faible.

Malgré les précautions prises, l'expérience sur la parcelle à *Anogeissus* a été perturbée par les termites avec une attaque préférentielle manifeste de l'insecte sur les sacs surtout en fin de saison lorsque le poids de litière environnante est faible. En mars et avril, où l'action des termites a été moins importante dans les sacs, le taux de décomposition obtenu est alors de l'ordre de 20 % (perte de poids en un mois).

Un résultat clair de l'expérience est de montrer l'action bien plus grandes des termites sur la disparition de la litière dans la forêt à *Anogeissus* que dans les deux autres milieux.

A Lamto, les pertes de poids enregistrées pour les mois étudiés sont de 20 % en mars, de 28 % en avril, de 32 % en septembre, de 29 % en octobre et de 23 % en novembre.

2) *Le matériel ligneux des litières*

a) Le petit bois (diamètre inférieur à deux centimètres).

Il n'a pas été possible de mettre en évidence une périodicité dans les chutes de bois ni de les réduire à des modèles simples de manière satisfaisante ; comme par ailleurs les variations du poids de bois au sol au cours de l'année ne sont pas significatives (tableau Vb), on admet que le taux de disparition annuel est égal aux chutes.

La part relative du bois dans les apports annuels est semblable dans les trois stations. Elle correspond à environ 20 % du poids de feuilles. La forêt à *Afraegle* présente la valeur absolue la plus forte. En revanche le poids de bois au sol est significativement plus fort dans la forêt de Lamto que dans les forêts de Ouango-Fitini.

On peut considérer que les variations observées dans les chutes de bois sont aléatoires et que les apports sont continuels et sans variations saisonnières ; comme le poids de litière ligneuse est constant, on peut appliquer le cofficient K préconisé par Olson (1963), soit $K = {}^{L}/_{x}$, où L est l'apport de litière pendant l'intervalle de temps considéré (ici un an) et x le poids de litière en place. Les valeurs trouvées sont de K = 0,59 pour la forêt à *Celtis* de Lamto, de K = 1,23 pour la forêt à *Anogeissus* de Ouango-Fitini et de K = 1,67 pour la forêt *Afraegle*. La disparition du bois semble donc nettement moins rapide à Lamto qu'à Ouango-Fitini. L'application de la formule

t = 3/K donne le temps nécessaire à une décomposition de 95 % (OLSON *op. cit.*), on obtient 5 ans pour Lamto et environ 2 ans pour les deux forêts de Ouango-Fitini.

La répartition du bois au sol est plus hétérogène que celle des feuilles ; le coefficient de variation est de 69 % dans la forêt à *Celtis*, 63 % dans la forêt à *Anogeissus* et 87 % dans la forêt à *Afraegle* pour la maille 1 m². Pour minimiser les valeurs du coefficient sans trop augmenter la surface de l'échantillon, la maille de 8 m² semble être la meilleure ; pour cette maille le coefficient est de 46 % dans la forêt à *Celtis*, 32 % dans la forêt à *Anogeissus* et 36 % dans la forêt à *Afraegle* (Fig. 11).

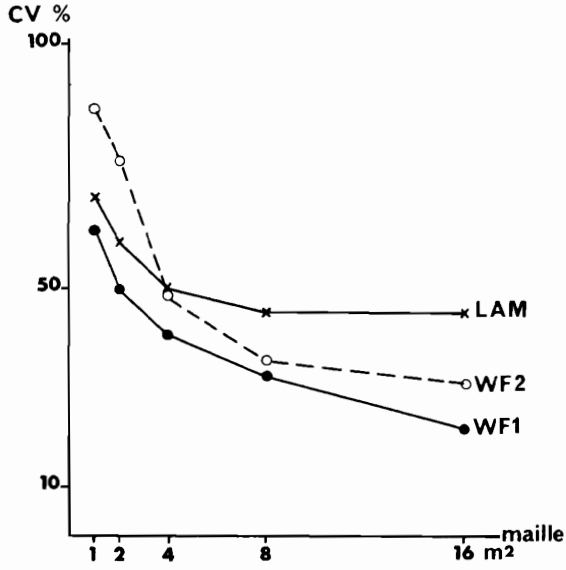


FIG. 11. — Evolution du coefficient de variation en fonction de la maille d'échantillonnage du petit bois (diamètre inférieur à 2 cm) au sol.
LAM = Lamto, forêt à *Celtis*.
WF_1 = Ouango-Fitini, forêt à *Anogeissus*.
WF_2 = Ouango-Fitini, forêt à *Afraegle*.

b) Le gros bois (diamètre compris entre deux et seize centimètres).

Avec la maille d'échantillonnage utilisée (25 m²) la répartition du matériel ligneux de gros diamètre (compris entre deux et seize centimètres) est très hétérogène ; les coefficients de variation obtenus sont, pour la plupart des composants, supérieurs à 100 %.

Les différences qui concernent le poids total au sol (compris entre 10 et 13 t/ha) ou le poids de bois encore bien constitué (compris entre 3,5 et 5 t/ha) ne sont pas significatives (tableau VI). En revanche le poids de bois en décomposition (catégorie De_1) au sol est supérieur dans la forêt à *Celtis* de Lamto, — avec, il est vrai, un seuil de sécurité moindre (90 %) que celui couramment exigé —, ce qui confirme que la vitesse de décomposition du matériel ligneux y est plus faible. Quant au poids des écorces, il est supérieur à Ouango-Fitini, ce qui correspond au poids supérieur observé dans les chutes. Enfin le poids de bois décomposé, de la catégorie De_2, sur le sol est plus important à Ouango-Fitini qu'à Lamto où cette catégorie n'a pas été rencontrée.

TABLEAU VI

Poids du matériel ligneux au sol (en t/ha) :
(Bois de diamètre compris entre 2 et 16 cm)

	Bois Constitué	De_1	De_2	Ecorces	TOTAL
Lam	5,2	4,8	0	1,0	11,0
WF_1	3,5	2,5	0,4	3,7	10,1
WF_2	4,9	2,3	0,1	6,0	13,3
NDL_1	2	2	-	2	2
NDL_2	50	50	-	50	50
F	0,43	2,62	-	2,30	0,97
P (F)	0,35	0,92	-	0,89	0,61

WF_1 : forêt à Anogeissus de Ouango-Fitini
WF_2 : forêt à Afraegle de Ouango-Fitini
LAM : forêt à Celtis de Lamto
NDL_1, NDL_2 : nombre de degré de liberté
F : F de l'analyse de variance
P (F) : probabilité pour qu'au moins une des moyennes soit différente des autres
De_1, De_2 : Bois décomposé

V. — DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Il existe généralement une diminution de la production foliaire des faibles vers les fortes latitudes et, plus précisément, le poids de feuilles qui tombe annuellement au sol dans divers écosystèmes forestiers semble pouvoir être mis en relation avec l'énergie disponible pendant la période de végétation (JORDAN, 1978).

Les valeurs des chutes de feuilles mesurées à Ouango-Fitini et à Lamto sont très semblables. Etant donnée la position géographique des deux stations et leur losalisation en deux points éloignés d'un gradient climatique à durée de saison sèche croissante, on aurait pu s'attendre à des apports de feuilles sensiblement inférieurs à Ouango-Fitini. Il semble qu'il n'en soit rien, mais nous avons montré que, pendant la période de végétation, la valeur du rayonnement global arrivant au sol devait être semblable sur les deux stations. Une meilleure transmission du rayonnement atmosphérique compenserait en quelque sorte une période de végétation plus courte.

Pourrait-on, pour expliquer la similitude de ces valeurs, faire intervenir un critère d'odre édaphique ? Certes, les sols ont une importance fondamentale sur la répartition de la végétation et, en Côte-d'Ivoire, de nombreux auteurs ont insisté sur les différences entre les végétations sur sols issus de schistes et celles sur sols issus de granites (LENEUF *et al.*, 1959). La différence essentielle entre ces sols est en fait leur capacité de rétention en eau, qui peut influer sur la période de végétation. Nous avons tenu compte de cet aspect car les périodes de végétation mises en évidence sont des périodes réelles déterminées à partir de l'observation de la défoliaison et de la croissance cambiale. Il ne semble pas en revanche qu'une plus ou moins grande « fertilité » des sols puisse avoir une conséquence importante sur la production ni même sur la composition floristique de formations forestières évoluées. Citons à ce propos LEMÉE (1959) : « *Hors des sols dont l'oligotrophie est extrême, il ne semble pas que la richesse nutritive du sol joue un rôle important dans la différenciation des groupements forestiers ; en Côte-d'Ivoire la forêt semi-décidue se trouve floristiquement semblable sur les pentes des collines amphibolitiques et sur les granites leucocrates* » et JORDAN (1981) : « *It must be concluded that biomass, productivity and nutrient cycling do not vary greatly between oligotrophic and eutrophic forests* ».

Si ces formations forestières étaient défrichées puis cultivées cette relative indépendance de la production vis-à-vis de la fertilité des sols disparaîtrait ; en effet dans un milieu oligotrophe les éléments nutritifs sont immédiatement recyclés dans la végétation forestière et ne sont pas

incorporés au sol. De ce fait si la forêt est défrichée le stock d'éléments nutritifs est rapidement dilapidé.

Si la part de l'énergie reçue et assimilée est semblable dans les deux écosystèmes étudiés, — forêt dense semi-décidue de Lamto et forêt dense sèche de Ouango-Fitini — son devenir semble un peu différent. Une plus grande part est en effet réservée dans la forêt dense sèche à la fabrication d'écorces et de matériel de reproduction (fleurs et fruits).

Le rôle du matériel de reproduction est clair, mais en revanche on ne connaît pas précisément celui des écorces. On leur attribue généralement un rôle de protection contre les feux ou la dessication ; rappelons aussi l'interprétation de JORDAN (1981 *op. cit.*) concernant l'épaisseur importante des écorces dans des forêts sur milieu oligotrophe : « *The thick bark inhibits diffusion of nutrients out from the phloem and subsequent loss by stem flow* ».

On ne possède que peu de renseignements sur le phénomène d'abscission des écorces (ADDICOTT, 1976). Il est clair cependant que la chute des écorces contribue au recyclage plus rapide des éléments nutritifs et qu'en outre l'énergie dépensée pour la fabrication de ce matériel ne contribue pas à l'élaboration de la biomasse stockée.

Les valeurs de surface terrière des forêts de Lamto et de Ouango-Fitini sont semblables, ainsi que leur taux d'accroissement annuels (DEVINEAU *et al.*, 1981). En revanche les forêts de Ouango-Fitini sont moins hautes que celles de Lamto. Dans ces deux stations les valeurs semblables de la production foliaire suggèrent que l'énergie assimilée est équivalente. Le volume des échanges entre les divers systèmes producteurs, en particulier entre le racinaire et l'aérien, est probablement équivalent lui aussi. Il est donc vraisemblable que le cambium, voie obligée de ces échanges (OLDEMAN, 1972), soit de même importance, ce qui pourrait expliquer la similarité des surfaces terrières des deux types de forêts étudiés. Le défaut d'énergie stockée dissipée en énergie de « protection » et de reproduction se traduit vraisemblablement par un défaut de biomasse et en conséquence, les aires basales étant semblables, par un défaut de croissance en hauteur et par une modification de l'architecture forestière. Il reste, bien entendu, le système racinaire, qui n'a pas été étudié ici. Une plus grande efficacité de la formation du matériel racinaire, qui conduirait à une augmentation relative de la biomasse racinaire aux dépens de la biomasse aérienne, se traduirait par des modifications architecturales analogues.

Bien que voisines, les vitesses de disparition des litières sont sensiblement plus rapides à Ouango-Fitini qu'à Lamto. En première aanlyse il semble que, dans cette différence, le rôle des termites soit fondamental, du moins dans la forêt à *Anogeissus*. Les travaux effectués sur la faune du sol permettront de préciser ce point.

KILBERTIUS *et al.* (1980) ont étudié la vitesse de décomposition de la sciure de bois de Hêtre (*Fagus sylvatica*) dans diverses forêts de Côte-d'Ivoire et en particulier dans la forêt à *Celtis* de Lamto sur des sites voisins de nos parcelles d'étude. Les résultats obtenus à Lamto sont semblables à ceux trouvés dans d'autres forêts denses humides (81,7 ± 7,9 % de décomposition en 10 mois). Dans d'autres expériences ces auteurs ont comparé les vitesses de disparition de la sciure en présence et en absence de la faune du sol. Un des résultats a été de montrer que la faune du sol pouvait ralentir la vitesse de décomposition en s'attaquant à la microflore. Bien entendu, s'agissant de la litière elle-même, d'autres processus pourraient être invoqués qui agiraient en sens inverse : fragmentation, etc. (MANGENOT, 1980). Ceci souligne la complexité des chaînes trophiques à l'intérieur de ces biocénoses et, partant, l'intérêt de leur étude.

BIBLIOGRAPHIE

ADDICOTT (F.T.), 1976. — Abscission strategies in the behavior of tropical trees. in TOMLINSON (P.B.), ZIMMERMAN (M.H.), éd. Tropical trees as living systems. Cambridge University Press, 381-397.

AUBREVILLE (A.), 1938. — La forêt coloniale. Les forêts de l'Afrique occidentale française. *Ann. Acad. Sci. Col.*, 9, 244 p.

BONY (J.P.), 1977. — Bilan radiatif du rayonnement solaire au-dessus d'une savane de moyenne Côte-d'Ivoire (Lamto). Thèse 3e cycle ; Université de Paris-Sud : Orsay, 144 p. (Publication de l'Ecole Normale Supérieure, Paris).

BRINSON (M.M.), 1977. — Décomposition and nutrient exchange of litter in an alluvial swamp forest. *Ecology*, 58 (*3*), 601-609.

CHEVALIER (A.), 1930. — Sur les trois périodes de réveil de la nature au Sénégal. *C.R. Acad. Sc. Paris*, CXC, 1444-1446.

CLOAGUEN (J.C.), TOUFFET (J.), 1980. — Vitesse de décomposition et évolution minérale des litières sous climat atlantique. I. Le Hêtre et quelques Conifères. *Œcol. Plant*, 15 (*1*), 3-26.

DAGET (J.), 1976. — Les modèles mathématiques en écologie. Masson, Paris, 180 p.

DEVINEAU (J.L.), 1976. — Données préliminaires sur la litière et la chute des feuilles dans quelques formations forestières semi-décidues de moyenne Côte-d'Ivoire. *Œcol. Plant.*, 11 (*4*), 375-395.

DEVINEAU (J.L.), 1980. — Couvert angulaire et architecture forestière. Etudes en Côte-d'Ivoire. *Ann. Univ. Abidjan*, E, 13, 7-37.

DEVINEAU (J.-L.), MENAUT (J.-C.), 1981, *in* LEGRIS (P.) *et al.* — Etude comparative de formations ligneuses en zone tropicale sèche d'Asie et d'Afrique occidentale. II, Côte-d'Ivoire. *DGRST*, n° 7970023, 6-61, Ronéot.

FRANQUIN (P.), 1973. — Analyse agroclimatique en région tropicale ; méthode des intersections et période fréquentielle de végétation. *Agr. Trop.*, 6-7, 665-681.

GERMAIN (R.), 1952. — Les associations végétales de la plaine de la Ruzizi (Congo belge) en relation avec le milieu. *Publ. INEAC*, Sc., 52, 321 p.

GODRON (M.), 1971. — Essai sur une approche probabiliste de l'écologie des végétaux. Thèse Montpellier, CRNS N° 2820, 247 p.

GUILLAUMET (J.L.), ADJANOHOUN (C.), 1971. — La végétation de Côte-d'Ivoire *In* Le milieu naturel de la Côte-d'Ivoire. *Mém. ORSTOM*, 50, 157-263.

JORDAN (C.F.), MURPHY (P.G.), 1978. — A latitudinal gradient of wood and litter production and its implication regarding competition and species diversity in trees. *Amer. Midl. Naturalist*, 92 (*2*), 415-434.

JORDAN (C.F.), HERRERA (R.), 1981. — Tropical rain forests : are nutrients really critical. *Am. Nat.*, 117 (*2*), 167-180.

KILBERTIUS (G.), KIFFER (E.), MANGENOT (F.), ARNOULD (M.F.), 1980. — Activités biologiques dans les sols tropicaux (Guyane française et Rép. de Côte-d'Ivoire). III. Décomposition des tissus lignifiés. *Bois et forêts des tropiques*, 190, 3-15.

LEBRUN (J.), GILBERT (G.), 1954. — Une classification écologique des forêts du Congo. *Publ. INEAC*, Sc, 63, 89 p.

LECORDIER (C.), 1974. — Le climat de la région de Lamto. In Analyse d'un écosystème tropical humide : la savane de Lamto. I. Les facteurs du milieu. *Bulletin de liaison des chercheurs de Lamto*, numéro spécial, 45-103.

LEMEE (G.), 1959. — Effets des caractères du sol sur la localisation de la végétation en zones équatoriales et tropicales humides. *Coll. UNESCO*, Sols et végétations des régions tropicales. Abidjan.

LENEUF (N.), MANGENOT (G.), 1959. — Un exemple de relation entre les sols et la végétation dans les tropiques humides : la Côte-d'Ivoire. *1re Coll. Soc. Bot. France*, Paris.

LEROUX (H.), 1980. — Contribution à l'étude des matières organiques sous forêt claire (savane) de Côte-d'Ivoire en fonction des principaux facteurs de pédogenèse. Thèse, Université d'Abidjan.

LEWALLE (J.), 1972. — Les étages de végétation du Burundi occidental. *Bull. Jard. Bot. Nat. Belgique*, 42, 1-247.

MANGENOT (F.), 1980. — Les litières forestières, signification écologique et pédologique. *R.F.F.*, 32 (*4*), 339-355.

MATSUMOTO (T.), ABE (T.), 1979. — The role of termites in an equatorial rain forest ecosystem of West Malaysia. *Œcologia*, 38 (*3*), 261-274.

MONTENY (B.A.), LHOMME (J.P.), 1980. — Eléments de bioclimatologie. ORSTOM, Adiopodoumé. Côte-d'Ivoire.

OLDEMAN (R.A.A.), 1972. — L'architecture de la forêt guyanaise. Thèse, Montpellier, France.

OLSON (J.S.), 1963. — Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology*, 44, 322-331.

PERRAUD (A.), 1971. — Les sols. In : le milieu naturel de la Côte-d'Ivoire. *Mém. ORSTOM*, 50, 265-391.

RIOU (G.), 1974. — Les sols de la savane de Lamto. In Analyse d'un écosystème tropical humide : la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire) : I. Les facteurs physiques du milieu. *Bulletin de liaison des chercheurs de Lamto* ; numéro spécial, 3-44.

SCHIMPER (A.F.W.), 1898. — Pflanzengeographie. Iéna.

SCHIMPER (A.F.W.), 1903. — Plant geography upon a physiological basis. Traduction (W.R.) Fisher, (P). Groom ; Balfour (I.B.) éd., Oxford.

SCHNELL (R.), 1971. — Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. Gauthiers-Villars, Paris, 2 tomes, 951 p.

SHANNON (C.E.), WEAWER (W.), 1948. — The mathematical theory of communication. Urbana University Press. Illinois, 117-127.

SINGH (K.P.), 1969. — Studies in decomposition of leaf litter of important trees of tropical deciduous forest at Varanasi. *Trop. Ecol.*, 10, 292-311.

THAIUTSA (B.), GRANGER (O.), 1979. — Influence du climat sur la rapidité de décomposition de la litière forestière. *Unasylva*, 31 (*126*), 28-35.

TROCHAIN (J.L.), 1980. — Ecologie végétale de la zone intertropicale non désertique. Ed. Université Paul Sabatier. Toulouse, France, 458 p.