



HAL
open science

Évolution de la diversité spécifique du peuplement ligneux dans une succession préforestière de colonisation d'une savane protégée des feux (Lamto, Côte-d'Ivoire)

Jean-Louis Devineau, Charles Lecordier, Roger Vuattoux

► To cite this version:

Jean-Louis Devineau, Charles Lecordier, Roger Vuattoux. Évolution de la diversité spécifique du peuplement ligneux dans une succession préforestière de colonisation d'une savane protégée des feux (Lamto, Côte-d'Ivoire). *Candollea*, 1984, 39 (1), pp.103-134. hal-00434947

HAL Id: hal-00434947

<https://hal.science/hal-00434947>

Submitted on 27 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.

Evolution de la diversité spécifique du peuplement ligneux dans une succession préforestière de colonisation d'une savane protégée des feux (Lamto, Côte-d'Ivoire)

J. L. DEVINEAU
C. LECORDIER
&
R. VUATTOUX

RÉSUMÉ

DEVINEAU, J. L., C. LECORDIER & R. VUATTOUX (1984). Evolution de la diversité spécifique du peuplement ligneux dans une succession préforestière de colonisation d'une savane protégée des feux (Lamto, Côte-d'Ivoire). *Candollea* 39: 103-134. En français, résumé anglais.

On a suivi pendant près de dix-huit ans divers aspects de l'évolution de la diversité spécifique du peuplement ligneux lors d'une succession préforestière correspondant à la colonisation de sites de savane soustraits à l'action des feux de brousse. Trois phases principales y ont été mises en évidence. La première correspond à l'accroissement du couvert ligneux savanicole qui facilite l'implantation massive des espèces forestières, second temps de la succession. Le phénomène principal qui caractérise la troisième phase est l'installation en proportion constante de jeunes individus qui colonisent les sites d'accueil disponibles. Pendant cette dernière période, l'accroissement de dominance de certaines espèces et la modification du statut hiérarchique de certaines autres sont néanmoins les germes de modifications futures.

ABSTRACT

DEVINEAU, J. L., C. LECORDIER & R. VUATTOUX (1984). Evolution of species diversity of trees in a fire protected savanna (Lamto, Ivory Coast). *Candollea* 39: 103-134. In French, English abstract.

The evolution of species diversity of trees has been studied on some savanna plots protected from fire since 18 years. Three main phases were distinguished during the colonisation period. The first phase consists in the increase of savanna trees cover. This facilitates a large implantation of forest species which constitute the second phase. The third phase consists in a constant flow of young individuals establishing on free sites. During this last phase, increase in dominance of some species and change in hierarchical statute of some others provide for future changes in succession process.

Introduction

Depuis 1962, plusieurs parcelles ont été protégées des feux dans la savane préforestière de Lamto (5°02' W., 6°13' N.) en Côte-d'Ivoire (fig. 1). Organisée par R. Vuattoux, cette protection lui a permis de suivre l'évolution des espèces ligneuses.

A Lamto, le climat est surtout caractérisé par une forte variabilité interannuelle du volume et du régime des pluies. Mesurée depuis 1962, la pluviosité a atteint les valeurs extrêmes de 942.7 mm et 1688.6 mm (moyenne: 1219.9), tandis que le nombre de jours de pluie a oscillé de 104 à 157 (moyenne: 118.9). A l'inverse, il existe une grande stabilité de la température moyenne (26.8°C), mais derrière cette constance de la moyenne se cache un régime contrasté où les variations saisonnières et journalières peuvent être importantes, ce qui n'est probablement pas sans répercussions biologiques. L'année apparaît ainsi découpée en deux saisons thermiques: une période chaude qui s'étend de novembre à mai inclus et une période fraîche qui couvre les mois de juin à octobre (LECORDIER, 1974).

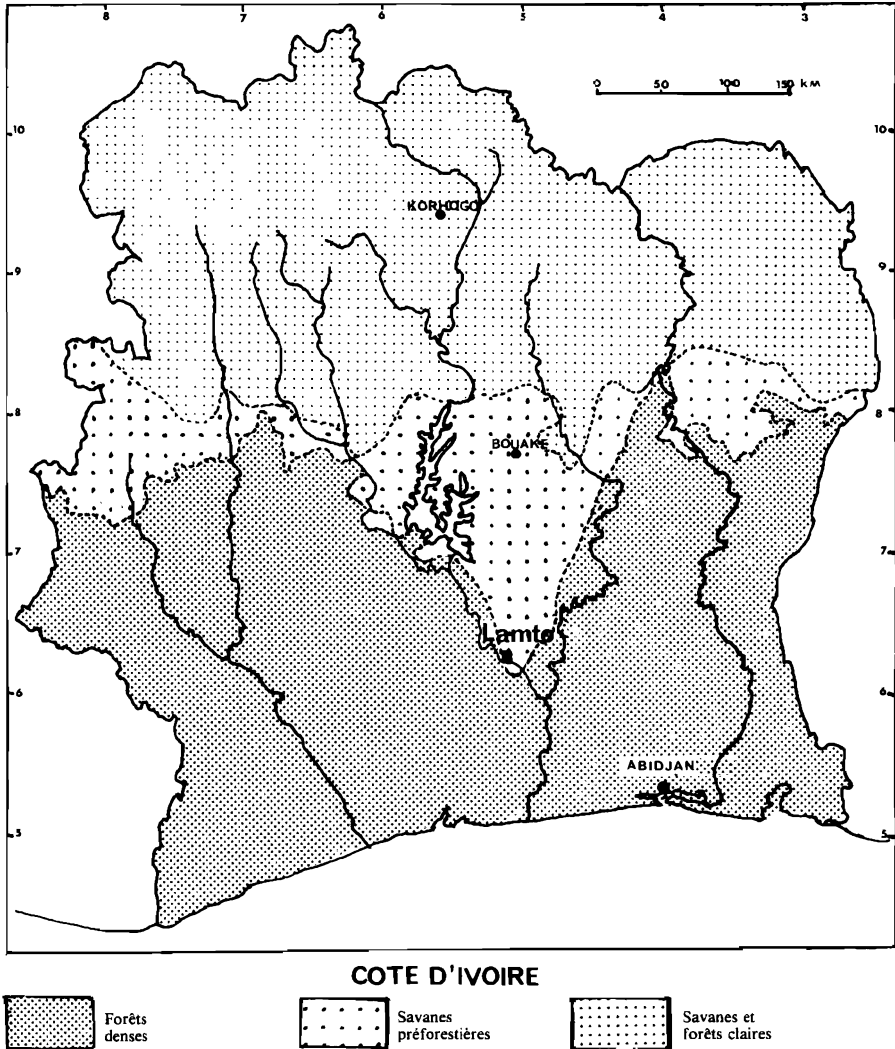


Fig. 1. — Le site de Lamto en Côte-d'Ivoire.

L'affaissement de la pluviosité durant le mois d'août qui apparaît sur la figure 2 ne correspond pas biologiquement à une véritable sécheresse par suite des effets assez complexes, mais compensateurs, d'autres facteurs. La saison humide s'étend de mars à fin novembre et se trouve ainsi couvrir un peu le début et largement la fin de la période chaude. Les effets de la saison sèche se trouvent par là fortement réduits.

Ordinairement, les savanes de la région sont régulièrement parcourues par les feux de brousse (fig. 3). Protégées de l'incendie, elles évoluent avec le temps: leur physionomie et leur flore se modifient (VUATTOUX, 1970, 1976; SPICHTIGER & al., 1973; MENAUT, 1977) (fig. 4). Comme lors de toute succession, la structure de la communauté et, en particulier, les distributions spécifiques se transforment. De telles modifications peuvent porter sur la composition floristique, sur le nom-

bre des espèces présentes ou sur la répartition de leurs fréquences. Pour les apprécier nous avons effectué différentes analyses complémentaires les unes des autres et centrées sur la notion de diversité.

Matériel et méthodes

Huit parcelles d'un quart d'hectare ont été choisies de façon à donner une bonne représentation des divers faciès de savane tels qu'ils ont été décrits par DE LA SOUCHÈRE & al. (1969) puis par CÉSAR & MENAUT (1974).

Une seule parcelle (7) est située sur des terres noires provenant d'amphibolites, les sept autres l'étant sur des sols issus de granites. Depuis 1962, quatre des parcelles (1, 2, 4 et 5) sont régulièrement parcourues par des feux allumés tous les ans à la fin du mois de janvier; elles servent de témoins. Trois des quatre autres (3, 7 et 8) sont dans une savane entièrement protégée depuis cette époque. La huitième (6) (fig. 5), isolée au milieu d'une savane brûlée, n'est à l'abri des flammes que depuis 1966 (tabl. 1). Ces parcelles présentaient à l'origine une physionomie homogène. Seule la parcelle 8 est assez particulière: de surface inférieure aux autres, elle est formée d'un dôme rocheux, refuge d'espèces forestières.

L'étude a été limitée aux espèces du peuplement ligneux dans lequel on a distingué les individus jeunes et les individus adultes ainsi que les lianes (VUATTOUX, 1970). Dans la mesure où son but était de déceler et d'apprécier l'évolution du peuplement des espèces ligneuses au sein de chaque parcelle, on a d'abord cherché à savoir comment pouvait se modifier la composition floristique. On s'est intéressé ensuite aux variations qui pouvaient être intervenues globalement dans la structure de chaque peuplement. Puis on a voulu savoir si ces variations étaient le fait de modifications de l'importance relative des espèces et, en particulier, de la dominance des espèces les plus abondantes. Enfin, on s'est inquiété de savoir si, dans chaque succession, l'organisation structurale du peuplement était stable et correspondait éventuellement à un modèle pouvant servir de référence ou si, au contraire, le profil spécifique changeait suffisamment pour être assimilé successivement à différents modèles et quelles étaient les causes des changements.

Une telle analyse, si les résultats successifs sont cohérents, fournit les éléments d'une bonne description de l'évolution d'une communauté.

Les modifications du spectre spécifique ont été appréciées à partir de la présence et de l'absence des espèces dans les relevés, méthode couramment utilisée en phytosociologie. De fait, l'abondance

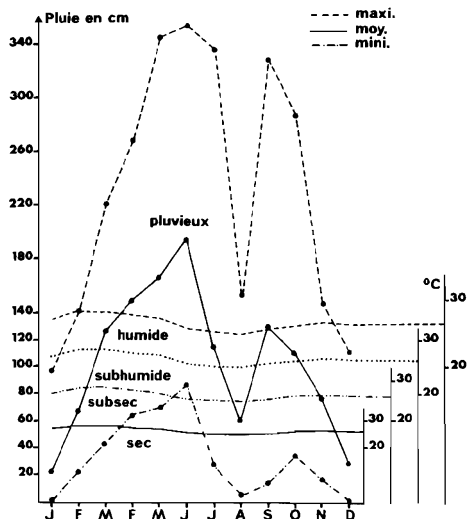


Fig. 2. — La pluviosité à Lamto (1962-1976): moyennes mensuelles et pluviosités mensuelles maximales et minimales observées.



Fig. 3. — Un aspect de la savane à rôniers (*Borassus aethiopum*) brûlée annuellement, à Lamto (cliché J. L. Devineau, 1980).

Fig. 4. — Un aspect de la savane après dix-huit ans de protection contre les feux de brousse (cliché J. L. Devineau, 1980).
On note l'abondance des rôniers morts.



Fig. 5. — Aspect de la parcelle 6 après 15 ans de protection contre les feux (cliché J. L. Devineau, 1980).

<i>Numéro des parcelles</i>	<i>Localisation</i>	<i>Sol</i>	<i>Strate herbacée en 1962</i>	<i>Strate ligneuse en 1962</i>	<i>Traitement depuis 1962</i>
1	plateau	ferrugineux tropical	Loudetia	très peu boisée	brûlée tous les ans
2	haut de pente	ferrugineux tropical	1/2 Andropogonées 1/2 Loudetia	peu boisée	brûlée tous les ans dont trois ans en feux tardifs (1964 à 1966)
4	haut de pente	ferrugineux tropical	Andropogonées	faciès arbustif ouvert	brûlée tous les ans sauf en 1964-1965
5	bas-fond	sol à hydromorphie temporaire	Loudetia	faciès arbustif ouvert	brûlée tous les ans sauf en 1964-1965 et 1968
3	haut de pente	ferrugineux tropical	Andropogonées	faciès arbustif ouvert	protégée depuis 1962
6	haut de pente	ferrugineux tropical	Andropogonées	moyennement boisé	brûlée jusqu'en 1965, protégée depuis
7	haut de pente	terres noires	Andropogonées	faciès arbustif ouvert	protégée depuis 1962 sauf en 1967
8	dôme granitique	—	—	—	protégée depuis 1962 sauf en 1967

Tableau 1. — Caractéristiques des différentes parcelles et traitement par le feu.

d'une ou plusieurs espèces en un lieu, lors de successions, peut être circonstancielle (proximité de porte-graines, avantage au premier occupant, etc...) et amener à séparer ainsi abusivement des relevés appartenant aux mêmes séries évolutives. Le traitement des données en présence-absence atténue ce phénomène et permet une estimation plus globale des affinités floristiques entre relevés (GUINOCHET, 1973; WOODWELL, 1967).

Pour comparer les relevés deux à deux, nous avons utilisé la corrélation de points. La formule du coefficient de corrélation de points

$$r = \frac{ad - bc}{[(a + b)(a + c)(b + d)(c + d)]^{0.5}}$$

[où a = nombre d'espèces présentes dans les deux relevés; b = nombre d'espèces présentes seulement dans le premier; c = nombre d'espèces présentes seulement dans le second; d = nombre d'espèces absentes dans les deux relevés; $a + b + c + d = P$ = nombre total d'espèces recensées dans l'ensemble des relevés] dérive directement du coefficient de corrélation linéaire et peut prendre toutes valeurs de -1 à $+1$. Dans le premier cas extrême, il n'y a aucune espèce simultanément présente ou absente dans les deux relevés, dans le second cas les espèces sont soit présentes, soit absentes dans les deux relevés qui sont alors strictement semblables. Comme le coefficient de corrélation de points se rattache au χ^2 , on peut en apprécier le degré de signification en le comparant aux valeurs prises par le second avec un degré de liberté aux seuils choisis ($\sqrt{\chi^2/P}$). Ce test est toutefois très sensible à la présence d'une seule espèce dans le cas de peuplements spécialement pauvres. Cet effet "dichotomique" peut faire varier beaucoup le degré de similitude exprimé par les coefficients obtenus alors que les milieux observés ne montrent pas de différence physiognomique. Il y a donc lieu d'être très prudent lors des interprétations et de tenir compte de la signification biologique éventuelle de quelques espèces qui interviennent fortement dans les résultats des calculs effectués dans ce cas précis.

Regroupées dans des matrices de similitude, les valeurs calculées du coefficient de corrélation de points ont permis, en utilisant la moyenne arithmétique, de tracer des dendrogrammes qui soulignent les ressemblances entre les différents relevés et précisent l'évolution des peuplements étudiés.

La structure d'un peuplement est directement liée à la distribution des abondances de ses espèces composantes. Pour une même hiérarchie, ces espèces peuvent présenter des importances relatives très diverses. Cette diversité d'abondance entre les espèces d'un peuplement, dans des hiérarchies identiques ou différentes, permet d'évaluer globalement d'éventuelles variations de la structure d'une communauté dans le temps. Toutefois la complexité de ces variations en rend l'appréciation et surtout la comparaison impossibles en dehors d'une représentation synthétique. Parmi les diverses expressions synthétiques de la diversité spécifique (PIÉLOU, 1966, 1975; MARGALEF, 1968; PEET, 1974; DAGET, 1976; BLONDEL, 1979) une des plus simples et des plus usitées est l'indice de Shannon ($I_s = -\sum p_i \log_2 p_i$, ou encore, en utilisant directement les effectifs: $I_s = \log_2 Q - q_i \log_2 q_i/Q$). Cet indice varie en fonction du nombre d'espèces recensées et des effectifs de chacune de ces espèces, ce qui rend son utilisation peu sûre dans la comparaison de milieux à richesse spécifique très dissemblable. De plus, ses variations, comme celles des autres indices d'ailleurs, ne sont pas linéaires. Pour apprécier des différences de diversité spécifique, il paraît plus judicieux d'utiliser l'équitabilité, qui doit à sa qualité de rapport (entre la diversité observée et la diversité maximale théorique) d'être un terme de comparaison plus rigoureux.

L'équitabilité renseigne sur la distribution des abondances des espèces dans le peuplement et, par conséquent, sur la structure de ce dernier. Une faible équitabilité traduit une répartition très irrégulière des effectifs entre les espèces et souligne des phénomènes de forte dominance. Cet indice n'indique cependant pas si, d'un stade à l'autre d'une succession, ce sont les mêmes espèces qui dominent. La comparaison des rangs des espèces entre les stades successifs de la série apporte une réponse à cette question. Parmi différentes méthodes, on a choisi, pour comparer des relevés deux à deux, d'utiliser la corrélation de rangs de Spearman (corrélation linéaire entre les rangs des espèces). On peut ainsi apprécier des modifications d'un relevé à l'autre ou d'un stade à l'autre de la succession. On peut aussi mesurer les effets du temps en comparant au relevé initial des relevés de moins en moins anciens. Toutes les combinaisons étant possibles, on peut préciser l'époque de départ d'une évolution ou les moments de ses variations.

Toutefois la corrélation de Spearman ne renseigne pas sur les modifications éventuelles de la hiérarchie des espèces composantes d'un peuplement étudié sur plusieurs stades d'une succession. Pour parvenir à ce résultat, on a utilisé le coefficient de concordance des rangs de Kendall (SIEGEL, 1956), qui permet l'étude globale d'un ensemble de relevés. Fondé lui aussi sur la comparaison des rangs des espèces, il rend compte des variations dans les rapports de dominance entre les espèces d'un peuplement. Donnant un indice de similitude globale entre relevés, il peut fournir une mesure de la diversité beta au sens de WHITTAKER (1965, 1972). Il convient mieux à l'étude de l'évolution des structures spécifiques le long d'un gradient spatial ou temporel qu'un indice qui ne prend en compte que la présence ou l'absence des espèces. Il se calcule soit directement à l'aide de la formule:

$$W = \frac{\frac{\Sigma(R_j - \Sigma R_j)^2}{N}}{\frac{k^2(N^3 - N) - k\Sigma \Sigma(t^3 - t)}{12 \quad 12}}$$

où: R_j = somme des rangs de chacune des espèces, N = nombre d'espèces, k = nombre de relevés, t = nombre d'espèces *ex aequo* dans un même rang et dans un même relevé, soit en utilisant tous les coefficients de corrélation de rangs de Spearman obtenus avec tous les relevés de la série étudiée à partir de la relation

$$r_s = \frac{kW - 1}{k - 1}$$

où \bar{r}_s est la moyenne de ces coefficients.

Dans la mesure où l'on peut rejeter l'indépendance des relevés, testée à l'aide de χ^2 (indépendance si $X^2 < \chi^2$ au seuil choisi et avec un seul degré de liberté, avec $X^2 = k(n-1)W$), on apprécie le degré de concordance des rangs par l'écart entre W et 1 qui est la valeur que prend le coefficient lorsque toutes les espèces sont rangées dans le même ordre dans tous les relevés.

Que la hiérarchie d'une communauté demeure constante ou varie au cours du temps, que les espèces composantes restent les mêmes ou changent, le type d'organisation, c'est-à-dire l'arrangement des relations entre les espèces, peut ou non se modifier lui aussi. Pour décrire le plus complètement possible l'évolution d'un peuplement, il est donc nécessaire de connaître l'état de son organisation à chaque stade étudié. L'équitabilité fournit bien des indications sur la constitution d'un peuplement, mais elle n'en précise pas le type. Une telle étude des états successifs de la structure ne paraît possible qu'en se référant à un terme de comparaison assez facilement utilisable. On a donc procédé à des ajustements des distributions observées à différents modèles bien connus et plus ou moins largement usités, méthode qui permet l'examen d'un bon nombre de modifications au sein d'une communauté. Ces modèles — de Motomura, de Preston, de Mac-Arthur I, de Mandelbrot, de Paréto — s'appuient tous sur la distribution des fréquences des espèces en fonction de leurs rangs dans la hiérarchie de la communauté (cf. DAGET, 1976, en ce qui concerne les trois premiers; FRONTIER, 1976, au sujet de celui de Mandelbrot. Le modèle de Paréto (PACÉ & al., 1968; BERTALANFFY, 1968) a été utilisé par ROLLET (1974) pour étudier les distributions de circonférence des arbres dans diverses forêts tropicales; de la forme $y = ax^{-\alpha}$ soit, après transformation, $\log y = \log a - \alpha \log x$, il s'applique à certains phénomènes économiques comme la répartition du nombre de revenus y supérieurs à x , ce qui correspond à une répartition des ressources entre les individus d'une communauté classés dans les différentes catégories d'une certaine hiérarchie).

Une succession concerne en réalité l'ensemble de l'écosystème. Il n'est bien entendu pas réaliste de penser en conduire à bien une étude globale. Il est donc nécessaire d'étudier des "fractions

homogènes“ de la communauté, mais que peuvent être ces “fractions homogènes“? C'est là un problème souvent débattu (voir par exemple GODRON, 1971, 1975). L'homogénéité peut se concevoir au niveau spatial, mais aussi à celui de l'organisation et du fonctionnement. Un élément homogène se définit à une certaine échelle ou vis-à-vis de tel ou tel facteur ou série de facteurs du milieu. Cela n'exclut ni une certaine hétérogénéité à l'intérieur de l'élément considéré ni, au contraire, l'inclusion de cet élément dans un ensemble plus vaste (HARPER, 1977). On peut donc concevoir une diversité à différentes échelles et, plus généralement, au sein d'une communauté, pour divers éléments dont les constituants ont des exigences fonctionnelles identiques.

Le niveau de perception le plus immédiat pour l'étude de la végétation est la station. Celle-ci peut se définir à partir d'une homogénéité mésologique. Cependant, il peut être judicieux de fractionner la communauté végétale en ensembles d'espèces ou d'individus qui ont les mêmes exigences vis-à-vis des facteurs du milieu.

On peut ainsi traiter séparément peuplement herbacé et peuplement ligneux, ce qui semble se justifier dans l'optique d'une étude de diversité comme le montrent les travaux de différents auteurs: “herb diversity patterns do not run parallel to those of trees and shrubs“ (WHITTAKER, 1977).

De la même manière, il peut être intéressant de considérer séparément les divers ensembles ou strates qui constituent une forêt (PEET, 1978).

Evolution floristique

Les parcelles ont d'abord été comparées l'une à l'autre à l'issue de chaque recensement à l'aide de la corrélation de points (fig. 6). Cette comparaison fait apparaître que le temps n'a pas modifié les peuplements de façon uniforme. Il augmente la similitude entre certains ou, au contraire, en différencie d'autres.

Chaque parcelle, à chaque recensement, a ensuite été comparée à chacune des autres parcelles lors de chacun des recensements successifs. Compte tenu de la totalité des espèces recensées sur l'ensemble des parcelles durant toute la période d'observation, y compris les espèces éphémères, on peut dire que toutes les parcelles — sauf la parcelle 8 — avaient des peuplements assez voisins au début de l'expérience, que les parcelles 5, 6, 7 et 3 ont évolué différemment, que ce sont elles qui ont connu la plus forte évolution et que cette évolution a commencé plus ou moins tôt selon la parcelle.

La corrélation de points indique une nette évolution floristique de l'ensemble du peuplement ligneux des parcelles protégées de l'incendie. Cette évolution est cependant relativement lente au début; de fait, des différences significatives n'apparaissent qu'après une douzaine d'années de protection. L'évolution floristique s'accélère ensuite assez brusquement entre la neuvième et la douzième années.

La flore des parcelles protégées (3, 6 et 7) évolue par conséquent pour se rapprocher de la flore forestière de la parcelle 8, alors que les parcelles brûlées annuellement (1, 2, 4 et 5) restent relativement semblables à elles-mêmes. Deux parcelles se distinguent cependant. La parcelle 5 dont la flore, bien que toujours proche de la flore savanicole des parcelles 1, 2 et 4, présente, au cours du temps, une évolution notable qui est l'expression de l'installation de quelques espèces forestières ou de lisière. La parcelle 3 évolue fortement, mais semble suivre une voie originale: on y note en effet la présence d'un noyau d'espèces liées à la proximité d'un campement habité (*Mangifera indica*, *Psidium guajava*, *Azadirachta indica*, *Citrus* sp. ...), espèces que l'on ne retrouve pas dans la flore forestière non anthropisée de la région.

Evolution de la diversité

Evolution au cours du temps des parcelles brûlées tous les ans

Les parcelles 1, 2 et 4, brûlées tous les ans, ont évolué peu ou lentement (fig. 7). On décèle cependant chez elles des tentatives évolutives, mais elles sont rapidement et fortement contrariées; c'est ainsi que, sur la parcelle 1, la diversité spécifique, faible au départ, baisse jusqu'à un niveau très bas (fig. 8). Une légère remontée lors du relevé 3 s'explique par une baisse des effectifs de *Annona senegalensis* (moindre dominance). La progression de cette espèce est responsable de la

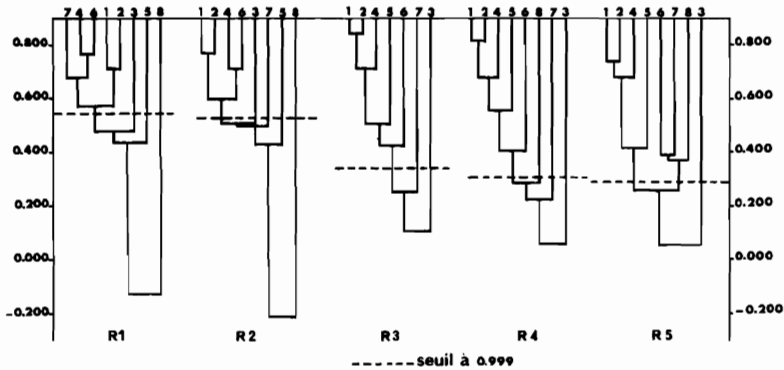


Fig. 6. — Evolution de la composition floristique dans les parcelles (moyenne arithmétique).

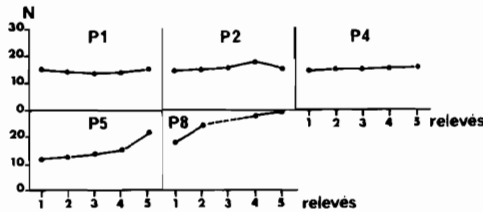


Fig. 7. — Evolution de la richesse spécifique de l'ensemble du peuplement ligneux sur les parcelles brûlées tous les ans.

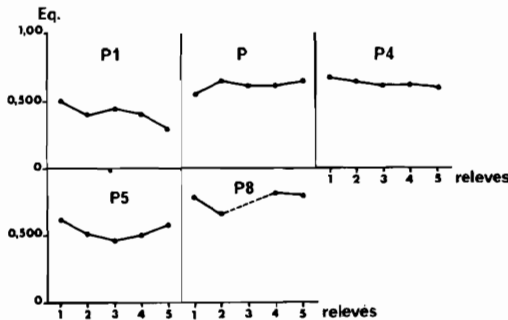


Fig. 8. — Evolution de l'équitabilité de l'ensemble du peuplement ligneux sur les parcelles brûlées tous les ans.

baisse de la diversité spécifique, les autres espèces ayant des effectifs très stables. L'évolution est ainsi marquée par une composition floristique (spectre spécifique) instable et une "colonisation" conjointe des rôniers et de *Annona senegalensis*.

Sur la parcelle 2, la diversité spécifique, moyenne au départ, s'élève un peu à partir du relevé 2 et reste ensuite à peu près stable. Cela s'explique par le fait que la dominance indiscutable, mais pas très accentuée, de *Piliostigma thonningii*, est tempérée par l'importance plus ou moins conjointe de *Borassus aethiopum*, *Annona senegalensis*, *Pseudarthria hookeri* et *Ficus capensis*, cette

dernière tendant à s'implanter. Sauf pour cinq d'entre elles, qui restent stables, la densité des espèces varie, mais a plutôt tendance, globalement, à s'accroître.

Sur la parcelle 4, la diversité spécifique, moyenne au début, diminue progressivement. La raison peut en être recherchée dans le fait que, si la plupart des espèces ont des effectifs relativement stables, *Annona senegalensis* et *Ptilostigma thonningii* voient les leurs augmenter, bien qu'irrégulièrement. De plus dans le relevé 5, la densité de *Pseudarthria hookeri* a très fortement diminué.

Sur la parcelle 5, contrairement à ce qui se passe sur les autres parcelles brûlées, la richesse spécifique croît et, entre les relevés 2 et 5, le nombre d'espèces fait plus que doubler (avec onze espèces nouvelles dans le relevé 5) (fig. 7). La diversité spécifique, moyenne au départ, diminue et devient faible lors du relevé 3; elle remonte ensuite faiblement, mais sans atteindre son niveau du début. Cela peut s'expliquer par la dominance de deux espèces: *Borassus aethiopum* et *Ptilostigma thonningii* au départ, *Bridelia ferruginea* et *Ptilostigma thonningii* ensuite, les effectifs du rônier s'étant stabilisés. Cet effet de dominance est atténué dans le relevé 5 par l'apparition de nombreuses espèces venant enrichir le spectre spécifique et dont l'une, *Phoenix reclinata*, est relativement bien représentée alors que la densité, globalement, ne s'est pas tellement accrue.

Il faut se rappeler ici l'histoire un peu particulière de cette parcelle qui a été protégée du feu pendant les trois années qui ont immédiatement précédé l'expérience. En outre un élément favorable à l'installation d'espèces sensibles au feu a renforcé l'effet de ces trois années: il s'agit de la présence de deux très grosses termitières mortes et effondrées qui forment de petites buttes sur lesquelles, en pleine savane brûlée, peuvent s'installer des espèces forestières. La conjugaison de ces deux facteurs explique la présence d'une telle proportion d'espèces forestières sur cette parcelle brûlée tous les ans depuis 1969. De fait, sur le côté d'une des anciennes termitières se trouvaient, en 1962, des buissons de *Ptilostigma thonningii* qui se sont développés à la faveur des trois années de protection. Certains ont donné des pieds de grande taille qui résistent maintenant au feu et ont constitué un bosquet très serré sous lequel la strate graminéenne est presque éliminée. Des espèces forestières, profitant en outre d'un microclimat plus favorable, à l'ombre de ce bosquet, se sont installées. Toutes les jeunes pousses observées sont effectivement situées sous ces arbustes qui recouvrent quelques dizaines de mètres carrés et constituent une micro-enclave de savane très boisée au milieu d'une zone à *Loudetia simplex* restée pauvre en arbres et arbustes. Ceci montre que la protection accidentelle de parcelles de savane peut jouer un rôle dans la colonisation de celles-ci par des espèces ligneuses et leur transformation en savane de type boisé. Cela montre aussi que les conclusions concernant la diversité ne valent que pour un niveau d'hétérogénéité et ne préjugent pas, en particulier, des modalités spatiales de l'évolution constatée.

Evolution au cours du temps des parcelles protégées du feu

Les parcelles 3 et 7 sont protégées depuis 1962, mais la parcelle 7 a brûlé accidentellement en 1967; la parcelle 6 est protégée depuis 1966.

L'analyse porte d'une part sur la totalité du peuplement ligneux, d'autre part sur ses divers composants considérés séparément. On a distingué les "arbres adultes", les jeunes arbres, les nanophanérophytes (arbustes ou buissons de moins de 2 m) et les lianes, choix guidé par la présence au début de l'expérience d'un tapis graminéen d'une hauteur d'environ 2 m. Par rapport à cette strate herbacée, trois comportements compétitifs des appareils aériens des ligneux peuvent être en effet distingués. Celui des arbres qui, à l'état jeune, "traversent" la strate puis ensuite réitèrent (OLDEMAN, 1974) au-dessus; celui des nanophanérophytes qui réitèrent à l'intérieur de la strate et enfin celui des lianes qui, par leur stratégie de croissance (priorité donnée à l'allongement de l'axe au détriment de la construction du tronc, ce qui entraîne le besoin d'un support) méritent une place à part.

Enfin, pour mieux préciser la signification de l'évolution observée par rapport à la dynamique forêt-savane, les espèces ont été distinguées en fonction de leur appartenance à la flore savanicole ou à la flore forestière.

Evolution de la richesse spécifique

En savane protégée de l'incendie, l'enrichissement en espèces ligneuses est important (fig. 9). Après quinze ans de protection, le nombre d'espèces a été multiplié par cinq et même par sept selon les parcelles. Assez lente au début, l'augmentation de la richesse spécifique s'accélère après six

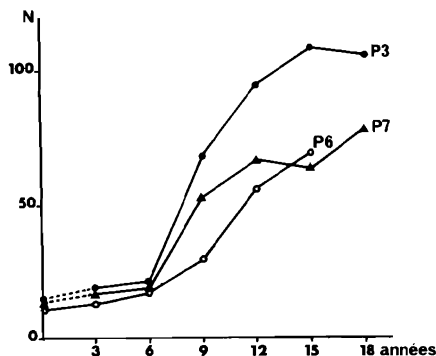


Fig. 9. — Evolution de la richesse spécifique de l'ensemble du peuplement ligneux en savane protégée des feux.

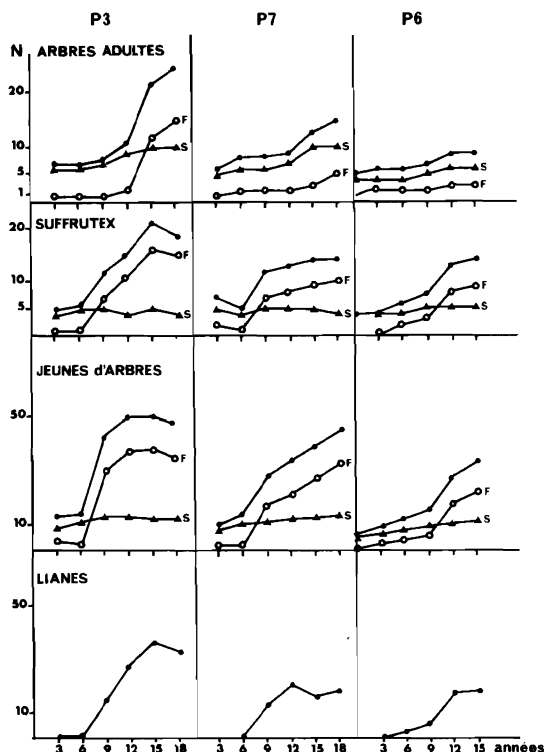


Fig. 10. — Evolution de la richesse spécifique des différentes composantes du peuplement ligneux en savane protégée des feux. F, espèces forestières; S, espèces savaniques.

années sur les trois parcelles. Par la suite, l'accroissement du nombre d'espèces se ralentit; on note même une baisse de la richesse spécifique lors des recensements de la dix-huitième année sur la parcelle 3 et de la quinzième année sur la parcelle 7.

En fait, si l'évolution de la richesse spécifique de l'ensemble du peuplement ligneux suit le même schéma général sur toutes les parcelles protégées, il existe dans l'intensité et la durée du phé-

Evolution de l'équitabilité

L'équitabilité à chaque recensement, ainsi que son évolution au cours du temps, diffèrent nettement d'une parcelle à l'autre (fig. 13). Sur les trois parcelles, cependant, l'équitabilité de l'ensemble du peuplement ligneux augmente dans les premiers stades de la succession pour diminuer ensuite, la première phase du phénomène étant plus longue sur la parcelle 7. Dans l'interprétation de ces observations, il faut considérer qu'un relevé correspond à un "cliché instantané" d'un processus en évolution et que la transformation du spectre de fréquences spécifiques initial — ici celui du peuplement ligneux savanicole — passe nécessairement, au cours de la succession, par un état fugitif où aucune dominance ne peut être observée. C'est dire qu'il n'est pas possible d'interpréter les valeurs fortes de l'équitabilité comme l'indice d'une certaine stabilité de l'écosystème. En revanche, les faibles valeurs de l'équitabilité seront toujours le signe de la dominance d'une ou quelques espèces, ce qui signifie que le milieu favorise le pouvoir compétitif de ces espèces. On notera que les lianes sont responsables de la baisse de l'équitabilité dans les derniers recensements, notamment sur la parcelle 3, ce qui montre bien l'efficacité du comportement compétitif de ce groupe dans la reconstitution forestière (fig. 14).

Par ailleurs la parcelle 7, sur terres noires, se caractérise par une équitabilité faible au départ. Au cours de la succession, cette situation se maintient chez les arbres adultes. On peut rappeler ici l'idée assez généralement admise (HUDSON, 1980; HALL & al., 1976; BAZZAZ & al., 1975; HARCOMBE, 1977) selon laquelle un milieu riche, ce qui est le cas des terres noires, donnerait un avantage compétitif aux espèces à forte potentialité d'expansion et de ce fait serait relativement pauvre en espèces.

L'évolution de la richesse spécifique sur la parcelle 7, en particulier en ce qui concerne les arbres adultes, semble en effet moins importante que sur les autres parcelles, surtout si on la compare à l'évolution des effectifs.

W de Kendall ou diversité beta

Le coefficient de concordance des rangs, à l'instar des effectifs, différencie bien les trois parcelles et montre que pendant les dix-huit premières années de la succession, la parcelle 3 a subi les plus fortes modifications des rapports de dominance entre espèces et la parcelle 6 les plus faibles (tabl. 2).

Par ailleurs, sur chaque site, les plus fortes valeurs du coefficient, parmi différentes combinaisons de relevés successifs, indiquent les séquences de relevés entre lesquels les rangs des espèces ont le moins varié. C'est le cas entre les trois premiers relevés sur toutes les parcelles et entre les relevés 3, 4 et 5 sur la parcelle 3, puis entre les relevés 4, 5 et 6 sur la parcelle 7 (tabl. 2). Ces périodes correspondent, nous l'avons vu, à une baisse de l'équitabilité; on peut donc penser que, globalement, ce sont les mêmes espèces qui, d'un stade à l'autre, accentuent leur dominance. Sur la parcelle 6, la valeur forte du "W" pour les quatre premiers relevés confirme l'évolution lente du peuplement ligneux au début de la succession.

Le coefficient de corrélation de Spearman indique qu'il y a dans tous les cas similitude entre les rangs des relevés successifs pris deux à deux (tabl. 3). Il existe néanmoins d'un stade à l'autre des modifications assez sensibles de la valeur du coefficient. Il est par exemple relativement peu élevé entre les relevés 4 et 5 sur toutes les parcelles.

Pour déterminer les espèces en cause dans ces variations, et en particulier celles qui présentaient des modifications importantes de leur rang d'un relevé à l'autre, nous avons examiné la place de chacune des espèces dans le plan du nuage de régression.

A cet effet on a calculé sur la droite de régression les intervalles de confiance des valeurs des rangs théoriques dans le second relevé déterminés en fonction de la distribution des espèces dans le premier qui sert ainsi de référence:

$$y'_i \pm t\sigma_i$$

$$\sigma_i = \left[\frac{\frac{\sigma^2 y}{\sigma^2 x} (1 - r^2) \sigma^2 x + (x_i - \bar{x})^2}{n - 2} \right]^{0.5}$$

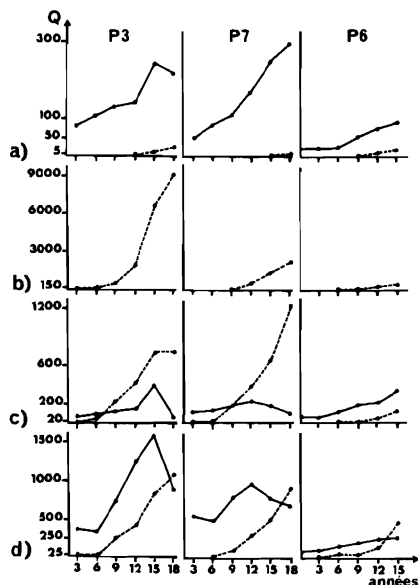
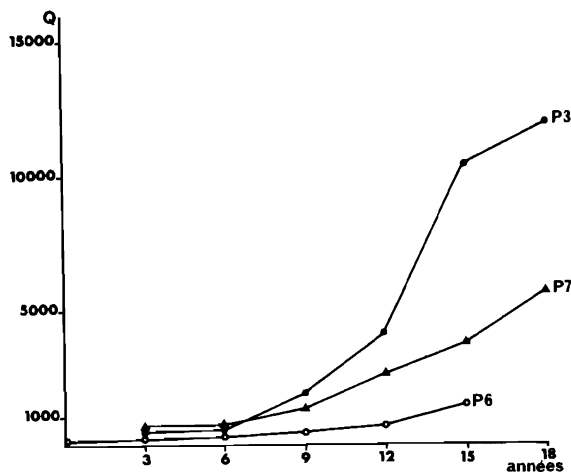


Fig. 11. — Evolution de la densité de l'ensemble du peuplement ligneux en savane protégée des feux.

Fig. 12. — Evolution de la densité des différentes composantes du peuplement ligneux en savane protégée des feux. *a*, arbres adultes; *b*, lianes; *c*, suffrutex; *d*, jeunes arbres.

En tiretés espèces forestières; en trait plein espèces savaniques.

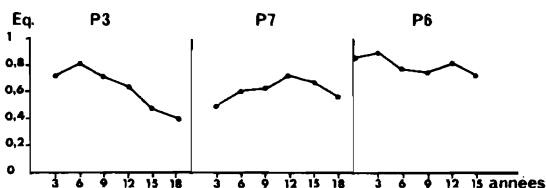


Fig. 13. — Evolution de l'équitabilité de l'ensemble du peuplement ligneux en savane protégée des feux.

Parcelle 3		Parcelle 6		Parcelle 7	
R _{1,2,3}	= 0,793	R _{1,2,3}	= 0,895	R _{1,2,3}	= 0,899
R _{1,2,3,4}	= 0,695	R _{1,2,3,4}	= 0,859	R _{1,2,3,4}	= 0,728
R _{1,2,3,4,5}	= 0,574	R _{1,2,3,4,5}	= 0,754	R _{1,2,3,4,5}	= 0,623
R _{1,2,3,4,5,6}	= 0,444	R _{1,2,3,4,5,6}	= 0,601	R _{1,2,3,4,5,6}	= 0,522
R _{2,3,4}	= 0,736	R _{2,3,4}	= 0,875	R _{2,3,4}	= 0,736
R _{2,3,4,5}	= 0,612	R _{2,3,4,5}	= 0,763	R _{2,3,4,5}	= 0,638
R _{2,3,4,5,6}	= 0,485	R _{2,3,4,5,6}	= 0,605	R _{2,3,4,5,6}	= 0,551
R _{3,4,5}	= 0,748	R _{3,4,5}	= 0,770	R _{3,4,5}	= 0,680
R _{3,4,5,6}	= 0,610	R _{3,4,5,6}	= 0,614	R _{3,4,5,6}	= 0,634
R _{4,5,6}	= 0,657	R _{4,5,6}	= 0,652	R _{4,5,6}	= 0,779

Tableau 2. — Variation ordinale des espèces au cours de la succession, appréciée par le "w" de Kendall et calculée à partir des espèces représentant 93% des effectifs ou plus.

où: y' = valeur du rang théorique de chaque espèce dans le second relevé; r = coefficient de corrélation. La valeur de t est lue dans une table de Student, au seuil de sécurité choisi, avec deux degrés de liberté. On peut ainsi, sur un graphique, tracer deux courbes qui, de part et d'autre de la droite de régression, limitent un espace de confiance et qui, par conséquent, isolent les espèces dont les rangs réellement occupés dans le deuxième relevé ne sont pas le fait du hasard (MAYRAT, 1959).

L'analyse a été réalisée entre les relevés 3 et 4, 4 et 5, 5 et 6 sur les trois parcelles (fig. 15 à 23).

Certaines espèces ont bénéficié d'une ascension particulièrement rapide dans la hiérarchie; c'est le cas, selon les parcelles, de *Diospyros mespiliformis*, *Psychotria obscura*, *Diospyros ferrea*, *Canthium hispidum*, *Erythroxylum emarginatum*, *Eupatorium odoratum*, *Phoenix reclinata*. D'autres espèces au contraire ont fortement rétrogradé, telles *Pseudarthria hookeri*, *Terminalia glaucescens*, *Cochlospermum planchoni*; à côté de ces espèces de savane on note aussi le déclin d'espèces qui font partie du cortège des pionnières forestières: *Allophylus spicatus*, *Ficus capensis*, *Azelia africana*, *Leea guineensis*. Un tel déclin, si les relevés futurs le confirment, peut marquer le terme d'un stade d'implantation qu'on pourrait nommer à *Azelia africana* si l'on prend en compte la signification phytogéographique des espèces. A cet égard, il est intéressant de noter l'émergence à sa suite de *Diospyros mespiliformis*. Ce *Diospyros* et l'*Azelia* sont caractéristiques respectivement des forêts denses sèches et des forêts claires sub-soudanaises du nord du pays.

Si l'on compare les deux groupes d'espèces cités plus haut, on remarque que le premier comporte des espèces plus tolérantes au couvert que le second. *Psychotria obscura* et *Erythroxylum emarginatum* notamment sont des nanophanérophytes fréquents dans les sous-bois des galeries forestières avoisinantes. On peut donc penser que le double mouvement enregistré dans la hiérarchie des espèces traduit l'augmentation des sites d'accueil à microclimat plus forestier.

D'autres espèces encore ont un comportement fluctuant c'est-à-dire qu'ayant progressé lors d'un relevé elles régressent — ou vice-versa — lors du ou des relevés suivants. C'est le cas en particulier de *Jasminum dichotomum* et de *Cissus arguta*. L'explication d'un tel comportement nécessiterait une meilleure connaissance de la biologie de ces espèces.

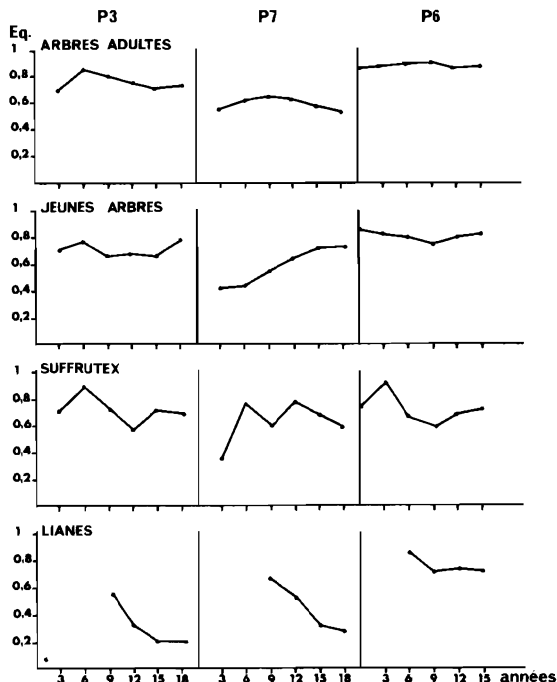


Fig. 14. — Evolution de l'équitabilité pour les différentes composantes du peuplement ligneux en savane protégée des feux.

	R1	R2	R3	R4	R5	R6	R1	R2	R3	R4	R5	R6	R1	R2	R3	R4	R5	R6	
R1																			
R2	905						955						942						
R3	523	640					757	817					774	831					
R4	319	334	838				769	816	804				299	392	588				
R5	27	54	473	555			457	509	575	595			152	261	411	622			
R6	-281	-334	103	265	639		9	12	111	172	662		-197	-114	95	495	808		
	(seuil 0.95 = 0.320)						(seuil 0.95 = 0.340)						(seuil 0.95 = 0.340)						

Tableau 3. — Matrice de similitude entre les relevés au cours de la succession (coefficient de corrélation de rang de Spearman calculé avec les espèces représentant 93% des effectifs ou plus).

		Motomura	Mandelbrot	Pareto	Preston	Mac Arthur (en probab.) (X ²)
Parcelles 3	R1	-0,990	-0,937	-0,935	-0,969	<0,001
	R2	-0,983	-0,882	-0,886	-0,973	<0,001
	R3	-0,971	-0,957	-0,957	-0,947	<0,001
	R4	-0,968	-0,970	-0,980	-0,953	<0,001
	R5	-0,968	-0,964	-0,969	-0,948	<0,001
	R6	-0,973	-0,957	-0,969	-0,964	<0,001
Parcelles 6	R1	-0,968	-0,869	-0,878	0,989	0,976
	R2	-0,924	-0,816	-0,822	0,971	0,490
	R3	-0,969	-0,870	-0,894	0,926	<0,001
	R4	-0,979	-0,947	-0,934	0,947	<0,001
	R5	-0,961	-0,933	-0,945	0,950	<0,001
	R6	-0,989	-0,863	-0,864	0,978	<0,001
Parcelles 7	R1	-0,963	-0,974	-0,982	0,959	<0,001
	R2	-0,974	-0,952	-0,958	0,983	<0,001
	R3	-0,953	-0,977	-0,981	0,938	<0,001
	R4	-0,989	-0,946	-0,958	0,969	<0,001
	R5	-0,980	-0,944	-0,963	0,988	<0,001
	R6	-0,975	-0,948	-0,970	0,984	<0,001

Tableau 4. — Ajustement à divers modèles. Coefficients calculés lors de chaque relevé (le calcul des coefficients du modèle de Preston a été effectué sur les points octaves).

Ajustements à différents modèles

Sauf très rares exceptions, les peuplements ligneux de savane brûlée ne s'ajustent à aucun des modèles utilisés habituellement alors que, pour les peuplements ligneux de savane protégée, l'ajustement au modèle de Motomura est possible dès les premiers stades de la succession, ce qui souligne la rapidité de la réaction du peuplement à la suppression des feux (tabl. 4).

Puisqu'il a été possible d'ajuster chaque étape des trois successions étudiées au modèle de Motomura, chacune de ces successions pourra se décrire par une série de droites de la forme: $\log q_i = \log q_0 - b_i$ (q : effectifs; i : rangs des espèces; b : pente de la droite) ou encore, en conservant la notation de Motomura: $\log q_i = \log q_0 - \log m_i$ (m : constante de milieu de Motomura).

Le passage d'une droite à l'autre se fait par translation et par rotation. Les suites de ces mouvements successifs pourront donc caractériser les successions. Les figures 24, 25 et 26 indiquent que ces suites sont très semblables sur les trois sites étudiés. On peut en effet toujours y distinguer trois phases.

La première phase se caractérise par des translations et des rotations d'ampleur moyenne, ce que montre aussi l'évolution de la constante de milieu de Motomura (fig. 27). La seconde se distingue par une rotation très importante traduite par une forte modification de la constante de milieu de Motomura. La troisième présente des translations importantes et des rotations faibles ou nulles: la constante de milieu de Motomura évolue peu ou reste identique.

Indépendamment du nombre d'espèces présentes, qui peut varier, une rotation ascendante autour de l'espèce de rang 1, c'est-à-dire celle dont l'effectif est le plus grand, traduit une augmentation proportionnellement de plus en plus importante des effectifs des espèces de rang inférieur. C'est en fait la traduction d'un resserrement de plus en plus important de la hiérarchie des espèces. Ce mouvement peut aller jusqu'à la position horizontale de la droite, c'est-à-dire jusqu'à l'équirépartition des effectifs entre toutes les espèces, cas infiniment peu probable. A richesse spécifique constante, il correspond à un accroissement de la diversité spécifique, mais aussi de l'effectif total et, par conséquent, de la densité globale des peuplements. La rotation ascendante de la droite peut

Fig. 15 à 23. — Intervalles de confiance des rangs des espèces entre les relevés des parcelles 3, 6 et 7 (seuil 0.999) et espèces ayant fortement progressé (P) ou rétrogradé (R).

Fig. 15. — Parcelle 3. P = 59: *Secamone afzelii*; 16: *Ceiba pentandra*; 70: *Mondia whitei*; 84: *Psychotria obscura*; 89: *Diospyros ferrea*; 37: *Allophylus spicatus*. R = 14: *Pseudarthria hookeri*; 10: *Terminalia glaucescens*; 93: *Cissus arguta*; 57: *Canthium hispidum*; 41: *Erythroxylum emarginatum*; 52: *Sterculia tragacantha*; 18: *Lannea kerstingii*.

Fig. 16. — Parcelle 3. P = 83: *Psidium guajava*; 93: *Cissus arguta*; 60: *Eupatorium odoratum*; 32: *Cola gigantea*; 13: *Annona senegalensis*; 39: *Uvaria ovata*. R = 16: *Ceiba pentandra*; 9: *Vitex doniana*; 1: *Borassus aethiopicum*; 15: *Cochlospermum planchonii*; 89: *Diospyros ferrea*; 45: *Phoenix reclinata*.

Fig. 17. — Parcelle 3. P = 34: *Diospyros mespiliformis*; 41: *Erythroxylum emarginatum*; 84: *Psychotria obscura*; 89: *Diospyros ferrea*; 60: *Eupatorium odoratum*; 7: *Ficus capensis*; 111: *Cassipourea congoensis*. R = 70: *Mondia whitei*; 12: *Psorospermum febrifugum*; 25: *Leea guineensis*; 43: *Azelia africana*; 13: *Annona senegalensis*; 4: *Crossopteryx febrifuga*; 52: *Sterculia tragacantha*.

Fig. 18. — Parcelle 6. P = 48: *Jasminum dichotomum*; 14: *Pseudarthria hookeri*; 34: *Diospyros mespiliformis*; 18: *Lannea kerstingii*; 57: *Canthium hispidum*. R = 39: *Uvaria ovata*; 26: *Paullinia pinnata*; 37: *Allophylus spicatus*.

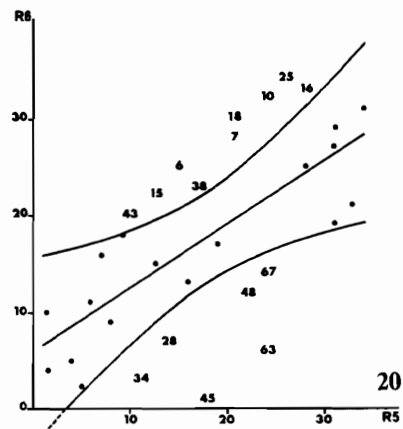
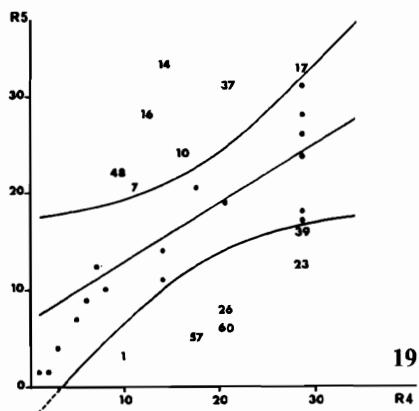
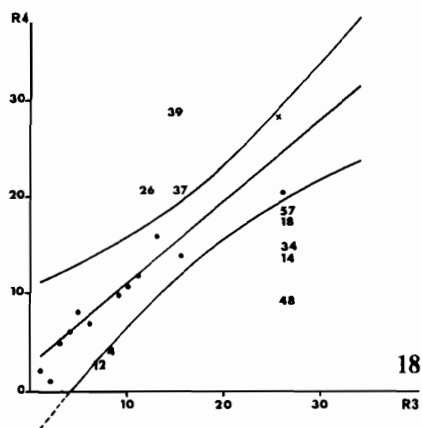
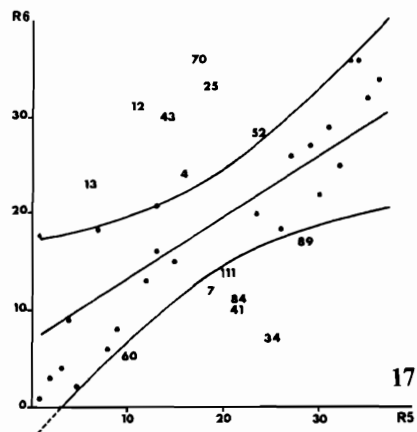
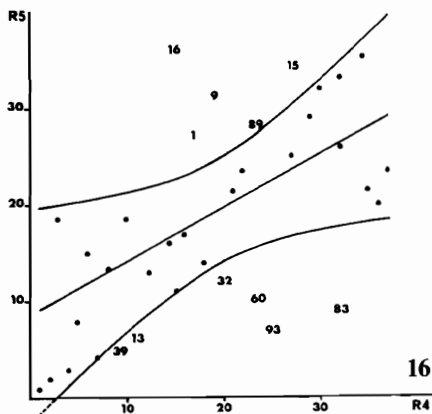
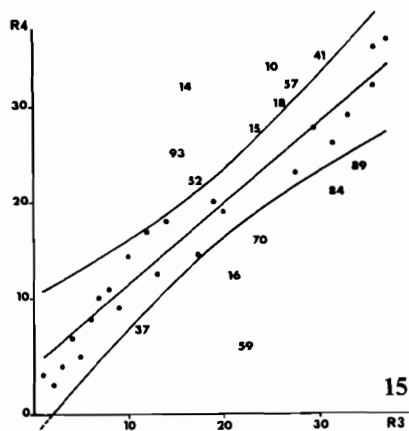
Fig. 19. — Parcelle 6. P = 60: *Eupatorium odoratum*; 26: *Paullinia pinnata*; 57: *Canthium hispidum*; 33: *Antiaris africana*; 1: *Borassus aethiopicum*; 39: *Uvaria ovata*. R = 14: *Pseudarthria hookeri*; 37: *Allophylus spicatus*; 16: *Ceiba pentandra*; 10: *Terminalia glaucescens*; 48: *Jasminum dichotomum*; 7: *Ficus capensis*; 17: *Lecaniodiscus cupanioides*.

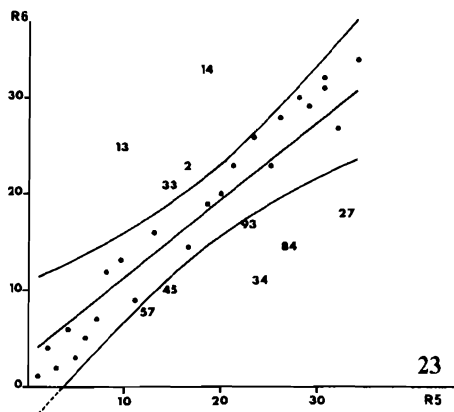
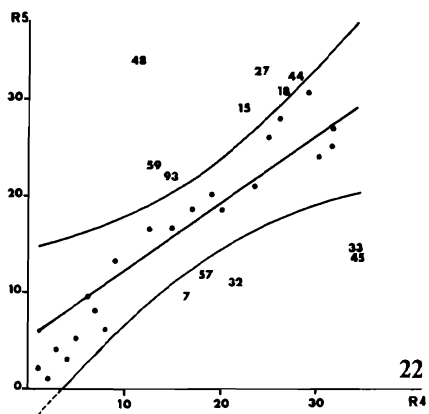
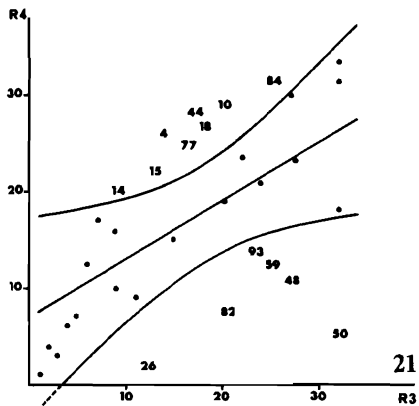
Fig. 20. — Parcelle 6. P = 63: *Dialium guineense*; 45: *Phoenix reclinata*; 34: *Diospyros mespiliformis*; 28: *Fagara zanthoxyloides*; 48: *Jasminum dichotomum*; 67: *Cremsporea triflora*. R = 18: *Lannea kerstingii*; 10: *Terminalia glaucescens*; 25: *Leea guineensis*; 6: *Gardenia ternifolia*; 7: *Ficus capensis*; 15: *Cochlospermum planchonii*; 38: *Holarrhena floribunda*; 43: *Azelia africana*; 16: *Ceiba pentandra*.

Fig. 21. — Parcelle 7. P = 50: *Malacantha alnifolia*; 26: *Paullinia pinnata*; 82: *Xylopi aethiopica*; 48: *Jasminum dichotomum*; 59: *Secamone afzelii*; 93: *Cissus arguta*. R = 84: *Psychotria obscura*; 44: *Elaeis guineensis*; 10: *Terminalia glaucescens*; 18: *Lannea kerstingii*; 4: *Crossopteryx febrifuga*; 15: *Cochlospermum planchonii*; 14: *Pseudarthria hookeri*; 77: *Ficus vallis-choudae*.

Fig. 22. — Parcelle 7. P = 45: *Phoenix reclinata*; 33: *Antiaris africana*; 32: *Cola gigantea*; 57: *Canthium hispidum*; 7: *Ficus capensis*. R = 48: *Jasminum dichotomum*; 27: *Psychotria vogeliana*; 59: *Secamone afzelii*; 93: *Cissus arguta*; 15: *Cochlospermum planchonii*.

Fig. 23. — Parcelle 7. P = 27: *Psychotria vogeliana*; 84: *Psychotria obscura*; 34: *Diospyros mespiliformis*; 57: *Canthium hispidum*; 45: *Phoenix reclinata*. R = 14: *Pseudarthria hookeri*; 13: *Annona senegalensis*; 33: *Antiaris africana*; 2: *Cussonia barteri*.





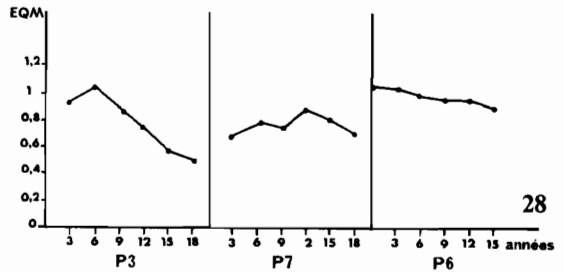
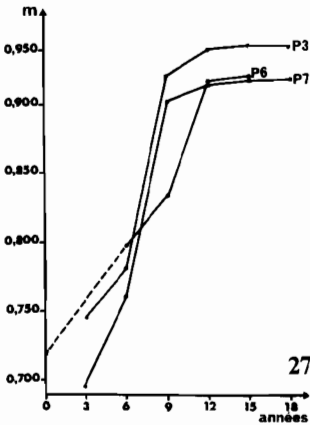
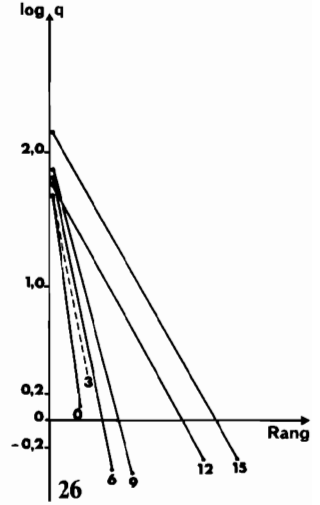
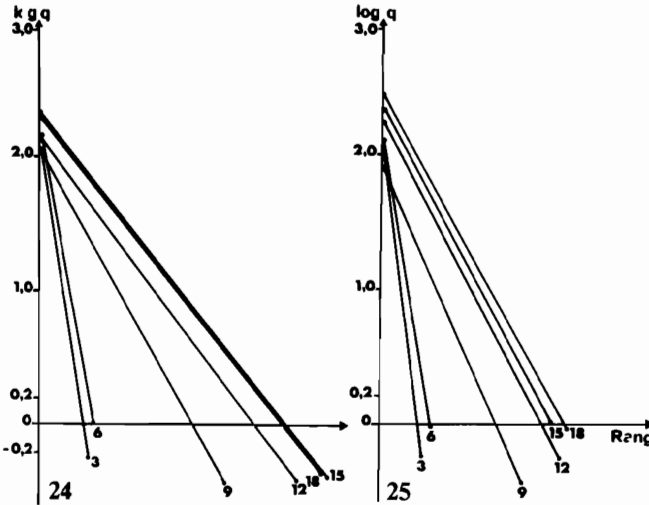


Fig. 24. — Droites de Motomura successivement établies sur la totalité du peuplement ligneux de la parcelle n° 3.

Fig. 25. — Droites de Motomura successivement établies sur la totalité du peuplement ligneux de la parcelle n° 7.

Fig. 26. — Droites de Motomura successivement établies sur la totalité du peuplement ligneux de la parcelle n° 6.

Fig. 27. — Evolution au cours du temps de la constante de milieu de Motomura (ensemble du peuplement ligneux).

Fig. 28. — Evolution au cours du temps du rapport de l'indice de diversité de la distribution observée à l'indice de diversité de la distribution théorique du modèle ajusté. $EQM = Ish \text{ réel} / Ish \text{ ajusté}$.

aussi être envisagée autour de l'espèce de dernier rang. La signification du mouvement serait contraire, sauf en ce qui concerne la densité. Une rotation descendante de la droite autour des espèces de premier ou de dernier rang est concevable dans la mesure où l'effectif de cette espèce le permet. La signification en serait l'inverse du mouvement ascendant, mais la densité ne pourrait que diminuer. Il est théoriquement possible d'envisager que la droite continue sa rotation ascendante — ou descendante si l'effectif de l'espèce de dernier rang est suffisant — au-delà de l'horizontale, mais alors le sens de la pente s'inverse, ainsi que l'ordre de classement des espèces. On obtient un nouvel ensemble de droites représentant une communauté de même structure, mais complètement opposée à la précédente et dont la hiérarchie des espèces a été totalement inversée. Ce serait le cas de deux peuplements ayant le même nombre d'espèces, avec lesquels le coefficient de corrélation de rangs de Spearman prendrait la valeur -1 . Pour revenir dans le champ d'application de la loi de Motomura, il faut procéder à un nouveau classement des espèces composantes selon l'ordre décroissant des abondances. Bien entendu la rotation de la droite peut, en principe, s'effectuer autour d'une quelconque espèce de la seconde à la pénultième incluses. Le mouvement devient alors bien plutôt un mouvement de bascule qu'un mouvement rotatoire. Il ne serait pas difficile, en fonction de ce qui précède, d'en déduire la signification toutefois un peu plus complexe et qui, surtout, oppose les deux segments de la droite.

Dans le cas de la translation, le nombre d'espèces de la communauté peut éventuellement varier. De même le sens peut aussi être ascendant ou descendant si l'effectif de l'espèce de dernier rang le permet. Du fait que les effectifs sont exprimés en logarithmes, ce mouvement traduit un accroissement, exactement dans la même proportion, des effectifs de toutes les espèces par l'application à chacun d'eux d'un même facteur multiplicateur (ou diviseur dans le cas d'une translation descendante) égal à l'antilogarithme de la mesure de la translation sur l'échelle des ordonnées. Bien entendu, à richesse spécifique égale, l'effectif global et par voie de conséquence la densité varient dans les mêmes proportions, mais la diversité spécifique et la hiérarchie des espèces restent strictement inchangées.

Le modèle réel diffère cependant quelque peu du modèle ajusté. Pour rendre compte de cette différence, nous avons comparé la diversité, mesurée à l'aide de l'indice de Shannon, du modèle réel à celle du modèle ajusté à l'aide du rapport I_{Sh} réel/ I_{Sh} ajusté qui, le nombre d'espèces étant égal, est une équitabilité (DAGET, 1976). La figure 28 montre que, durant la troisième phase de la succession, la dominance de certaines espèces s'accroît bien plus que ne le voudrait la conformité au modèle. C'est le cas de *Paullinia pinnata* sur les trois parcelles, d'*Uvaria ovata* sur la parcelle 3, de *Bridelia ferruginea* dans les relevés 4 et 5 de la parcelle 3 et de la parcelle 6 et de *Leea guineensis* sur la parcelle 7 (tabl. 5).

Conclusion

Les parcelles témoins brûlées tous les ans paraissent relativement stables, mais avec des fluctuations importantes, d'une année à l'autre, des effectifs de certaines petites espèces ligneuses ou des très jeunes individus d'espèces de grande taille ("germinations" de rôniers), fluctuations dues probablement à l'action de feux plus ou moins violents.

Ces parcelles présentent néanmoins dans l'ensemble une augmentation faible mais sensible de la densité du peuplement ligneux. Plusieurs hypothèses sur les causes de cette augmentation peuvent être envisagées. VUATTOUX (1976) suggère qu'elle traduit peut-être un phénomène d'emboîssement général des savanes du V baoulé (voir par exemple SPICHIGER & al., 1981). Elle pourrait être aussi la conséquence de l'installation d'un régime de feux réguliers allumés à date fixe (fin janvier) qui supprime l'effet des feux tardifs et des sur-feux dont la fréquence n'est pas négligeable dans les zones de savane brûlées selon les modes traditionnels, ce qui était le cas avant la création de la station expérimentale en 1962 sur les sites étudiés.

L'expérience de Kokondekro en moyenne Côte-d'Ivoire, rapportée en détail par MONNIER (1981), montre bien en effet l'importance de la date des feux — systématiquement précoces (mi-décembre) ou systématiquement tardifs (fin mars) — sur l'évolution du peuplement ligneux.

Sur les parcelles de savane de Lamto soustraites à l'action des feux de brousse, la richesse spécifique et la densité du peuplement ligneux ont constamment augmenté durant les dix-huit premières années de protection. La parcelle 3 seule a montré une diminution de la richesse spécifique

PARCELLE 3 Relevé 4 (12 ans)					PARCELLE 3 Relevé 5 (15 ans)					PARCELLE 3 Relevé 6 (18 ans)				
i	Espèce	q	q'	q'/q	i	Espèce	q	q'	q'/q	i	Espèce	q	q'	q'/q
1	<i>Paullinia pinnata</i>	1417	264	0,19	1	<i>Paullinia pinnata</i>	5698	585	0,10	1	<i>Paullinia pinnata</i>	7415	689	0,09
2	<i>Bridelia ferruginea</i>	554	249	0,45	2	<i>Bridelia ferruginea</i>	893	552	0,62	2	<i>Uvaria ovata</i>	1095	649	0,59
3	<i>Leea guineensis</i>	338	234	0,69	3	<i>Fagara zanthoxyloides</i>	395	521	1,32	3	<i>Bridelia feffuginea</i>	359	643	1,71

PARCELLE 7 Relevé 4 (12 ans)					PARCELLE 7 Relevé 5 (15 ans)					PARCELLE 7 Relevé 6 (18 ans)				
i	Espèce	q	q'	q'/q	i	Espèce	q	q'	q'/q	i	Espèce	q	q'	q'/q
1	<i>Piliostigma thonningii</i>	545	228	0,42	1	<i>Paullinia pinnata</i>	119	326	0,27	1	<i>Paullinia pinnata</i>	2171	475	0,22
2	<i>Paullinia pinnata</i>	401	209	0,52	2	<i>Piliostigma thonningii</i>	413	300	0,73	2	<i>Leea guineensis</i>	583	438	0,75
3	<i>Bridelia ferruginea</i>	249	191	0,77	3	<i>Leea guineensis</i>	348	274	0,79	3	<i>Eupatorium odoratum</i>	446	402	0,90

PARCELLE 6 Relevé 4 (9 ans)					PARCELLE 6 Relevé 5 (12 ans)					PARCELLE 6 Relevé 6 (15 ans)				
i	Espèce	q	q'	q'/q	i	Espèce	q	q'	q'/q	i	Espèce	q	q'	q'/q
1	<i>Annona senegalensis</i>	100	87	0,87	1	<i>Bridelia ferruginea</i>	80	69	0,86	1	<i>Paullinia pinnata</i>	580	183	0,32
2	<i>Bridelia ferruginea</i>	89	73	0,82	2	<i>Annona senegalensis</i>	80	63	0,79	2	<i>Phoenix reclinata</i>	134	167	1,26
3	<i>Psorospermum febrifugum</i>	50	61	1,23	3	<i>Borassus aethiopum</i>	78	58	0,74	3	<i>Canthium hispidum</i>	118	157	1,32

Tableau 5. — Comparaison des effectifs observés à ceux prévus par le modèle ajusté pour les trois espèces les plus abondantes.

i, rang; *q*, effectif réel; *q'*, effectif du modèle ajusté.

lors du dernier relevé. Une telle diminution marque très certainement la fin, sur cette parcelle, de ce qui peut être défini comme une période de colonisation des anciens sites de savane par les espèces forestières.

Le processus de colonisation ne s'est cependant pas déroulé à vitesse constante. On remarque en particulier de brusques accélérations dans l'évolution de la richesse spécifique et dans celle de la densité. Durant les six premières années, les modifications de la richesse spécifique et de la densité du peuplement restent relativement modestes. VUATTOUX (1970) souligne néanmoins qu'au tout début de la succession la mise en protection contre les feux a une conséquence importante pour de nombreux individus des espèces de savane qui, étant mutilés tous les ans, ont gardé jusque là une taille discrète. Dès qu'une zone est mise en protection, ces pieds prennent un développement considérable et leur croissance contribue fortement à augmenter le recouvrement de la strate arborée et arbustive. Le simple dénombrement des individus sur lequel est fondée notre étude rend assez mal compte de ce phénomène qui est important car la majeure partie des jeunes ligneux se trouvent sous le couvert des anciens et colonisent difficilement les plages restées herbeuses. De plus, l'augmentation du couvert multiplie les perchoirs et rend le milieu plus attractif pour des espèces animales fréquentant habituellement des faciès relativement fermés, ce qui contribue à augmenter l'apport des diaspores d'espèces forestières.

Cette première phase "facilite" (CONNELL & al., 1977) l'apparition de la seconde où, entre six et douze ans, l'évolution de la richesse spécifique est extrêmement rapide. La hiérarchie des distributions d'abondances spécifiques se transforme brusquement, comme en témoigne l'amplitude de la variation de la constante de milieu de Motomura, phénomène très net sur les parcelles 3 et 7 entre la sixième et la neuvième année et sur la parcelle 6 entre la neuvième et la douzième année. Les espèces arrivées à cette époque sont à 85% des zoochores. VUATTOUX (1976) note: "la majorité des espèces installées sont des espèces à fruits de grande taille, soit charnus, soit à graine ou arille, soit à revêtement farineux ou mucilagineux comestibles, c'est-à-dire qu'ils sont consommés par des oiseaux ou des mammifères (rongeurs, mégachiroptères, certains viverridés, primates)".

On peut, sur les trois parcelles, fixer à la douzième année le début de la troisième phase. Elle se caractérise par une très forte augmentation de la densité du peuplement ligneux, alors que la richesse spécifique augmente moins. La constante de milieu de Motomura augmente peu, ou même se stabilise.

Une hypothèse peut être formulée ici. L'évolution des modèles ajustés de Motomura, durant la succession, permet de caractériser cette troisième phase par l'établissement d'une hiérarchie acquise immédiatement après l'arrivée massive des espèces sur les sites et son maintien au cours du temps. On peut penser que cette hiérarchie est imposée à l'origine de manière prépondérante par la hiérarchie du flux — complexe — des diaspores susceptibles de s'implanter sur les sites disponibles. Ce flux sera opérant tant que les sites d'accueil ne seront pas saturés. S'il reste constant, la hiérarchie ajustée au modèle de Motomura et observée au temps $t + 1$ se déduira par simple translation de celle observée au temps t ; de plus, les espèces garderont le même rang. Les résultats du test sur la concordance des rangs (W de Kendall) fournissent le deuxième élément nécessaire en faveur de cette hypothèse; ils indiquent en effet que, pendant la troisième phase, les modifications dues aux rangs des espèces sont relativement faibles.

Dès que les sites d'accueil seront saturés, la translation sera terminée. Ce processus peut être observé dans son ensemble sur la parcelle 3, mais il ne semble pas achevé sur les deux autres.

S'il s'agit là du phénomène principal, il faut néanmoins observer d'une part que les translations observées ne sont pas absolument parfaites et que, d'autre part, le modèle réel n'est pas identique au modèle ajusté théorique. Des phénomènes qui paraissent secondaires au vu des tests employés peuvent préparer le terrain à l'évolution future. C'est ainsi que l'évolution du couvert modifie la nature des sites d'accueil et par là l'efficacité du flux des diaspores. Par ailleurs l'évolution de l'équité contredit apparemment ce que traduit l'évolution des droites ajustées. En effet, la translation observée devrait entraîner, d'un relevé à l'autre, l'égalité de l'équité. Or celle-ci diminue. L'évolution du rapport de l'indice de diversité de la distribution observée à l'indice de diversité de la distribution théorique du modèle ajusté confirme ce phénomène et montre que la dominance de certaines espèces évolue plus fortement que ne le laissent prévoir les ajustements au modèle de Motomura.

Annexe 1. – Espèces recensées lors des relevés successifs sur la parcelle 3.

Ad = arbres classés adultes ou sub-adultes; J = arbres classés jeunes

Parcelle 3	20.12.65		08.10.68		21.12.71		06.01.75		20.03.78		02.02.81	
	Ad	J	Ad	J	Ad	J	Ad	J	Ad	J	Ad	J
<i>Borassus aethiopium</i> Mart.	8	7	8	26	8	35	8	39	7	38		41
<i>Elaeis guineensis</i> Jacq.		1		0		1		7	1	1	1	5
<i>Cussonia barkeri</i> Seeman	46	88	31	71	38	83	39	77	61	40	65	28
<i>Bridelia feruginea</i> Benth.	6	64	34	35	42	353	43	511	60	833	40	287
<i>Ptilosugma thonningii</i> (Schum.) Milne-Redhead	6	100	6	109	6	129	20	131	38	56	41	48
<i>Azelia africana</i> Sm.		2		14		41		45	12	75	19	59
<i>Crossopterys febrifuga</i> (Afzel ex G. Don) Benth.	12	22	17	27	12	36	15	35	14	57	14	29
<i>Gardenia ternifolia</i> Schum. & Thonn.		2		2	1	1			2		2	
<i>Ficus capensis</i> Thunb.	1	25	14	20	24	42	29	60	29	43	28	23
<i>Terminalia glaucescens</i> Planch. ex Benth.		11		13	3	11	4	9	4	14	7	5
<i>Lannea kerstingii</i> Engl. & K. Krause	1	5	1	4	2	10	3	15	4	29	4	15
<i>Vitex doniana</i> Sweet		3		3		24	1	37	2	33	2	26
<i>Cola gigantea</i> A. Chev.						26		35	1	107	1	109
<i>Sterculia tragacantha</i> Lindl.		1		8		28	1	29	1	54	1	32
<i>Ceiba pentandra</i> (Lindl.) Gaertn.						21		64		16		
<i>Psorospermum febrifugum</i> Spach.		14		13	1	27	1	49	4	108	4	11
<i>Lippia multiflora</i> Moldenke		1		2								7
<i>Pseudarthria hookeri</i> Wight & Arn.				27		29		15		24		
<i>Annona senegalensis</i> Pers.		44		32		59		68		249		47
<i>Cochlospermum planchonii</i> Hook. f.		17		20		13		21		19		6
<i>Leea guineensis</i> G. Don		3		45	34	118	88	250	21	51	9	
<i>Diospyros mespiliformis</i> Hochst ex A. DC.						7		21		52		184
<i>Antiaris africana</i> Engl.						4		19		40		38
<i>Allophylus africanus</i> P. Beauv.						45		127	4	325	5	126
<i>Phyllanthus discoideus</i> (Baill.) Müll. Arg.						5		6		45		20
<i>Holarrhena floribunda</i> (G. Don) Dur. & Schinz						42		65		94		64
<i>Fagara zanthoxyloides</i> Lam.			1		129		270		395			310
<i>Erythroxylum emarginatum</i> Thonn.						6		7	2	54	2	113
<i>Nauclea latifolia</i> Sm.			1			1		4	1	3	1	2
<i>Paullinia pinnata</i> L.					2	262	24	1393	68	5630	70	7345
<i>Cissus arguta</i> Hook. f.			1	1	35	1	26	35	154	1	57	
<i>Phoenix reclinata</i> Jacq.						5		22	1	35	1	45
<i>Albizia adianthifolia</i> (Schum.) W. F. Wight						2		4	2	6	2	6
<i>Erythrophleum guineense</i> G. Don						1		3	1		1	
<i>Dialium guineense</i> Willd.						7		9		10		19
<i>Lonchocarpus sericeus</i> HB. & K.						2		1				
<i>Cynometra megalophylla</i> Harms						1						
<i>Anthocleista nobilis</i> G. Don						1		2				
<i>Pseudospondias microcarpa</i> (A. Rich.) Engl.						1				1		
<i>Mangifera indica</i> L.						1		9		16		22
<i>Bombax bunopozense</i> P. Beauv.						2		3				
<i>Antidesma venosum</i> Tul.						9		21	2	22	1	27
<i>Drypetes floribundum</i> (Müll. Arg.) Hutch.						4		11	1	18	2	23

<i>Diospyros ferrea</i> (Willd.) Bakh.	3	28		44	3	75
<i>Holoptelea grandis</i> (Hutch.)	1	2				
<i>Mimusops kummel</i> Bruce ex A. DC.	1	4	1	54	2	67
<i>Cassipourea congoensis</i> R. Br.	2	5		63	1	94
<i>Psidium guajava</i> L.	2	15	3	141	7	145
<i>Xylopia aethiopica</i> (Dunal) A. Rich.	1					
<i>Xylopia parvifolia</i> (A. Rich.) Benth.	1	1	1	1	1	3
<i>Uvaria ovata</i> (Dunal) A. DC.	52	103	8	299	13	1082
<i>Smeathmannia pubescens</i> Soland. ex. R. Br.	2	4		2		2
<i>Azadarichta indica</i> A. Juss.				1		1
<i>Cnestis ferruginea</i> DC.	2	7	1	11	1	6
<i>Teclea verdoorniana</i> Exell & Mendonça	10	9		4	1	13
<i>Citrus</i> sp.	1	2		1		
<i>Eugenia salacioides</i> Laws. ex Hutch. & Dalz.	1	3	1	4	1	10
<i>Psychotria obscura</i> Benth.	5	33	36	20	5	109
<i>Psychotria vogeliana</i> Benth.	4	1	1	3	1	4
<i>Cissus doeringii</i> Guild. & Brandt	1			2		
<i>Cissus populnea</i> Guill. & Perr.	2	1	1	12	1	
<i>Adenia cissampeloides</i> (Planch. ex Benth.) Harms		7	2	26	2	11
<i>Adenia lobata</i> (Jacq.) Engl.	1		1			1
<i>Microglossa pyrifolia</i> (Lam.) O. Ktze	1	3	1			
<i>Eupatorium odoratum</i> L.	8	–	28	–	133	–
<i>Usteria guinneensis</i> Willd.	1	1	2	2	6	3
<i>Dioscorea multiflora</i> Engl.	1		1		1	1
<i>Canthium hispidum</i> Benth.	8	15	8	41	6	62
<i>Entada manii</i> (Oliv.) Tisse- rant	1	1		1		1
<i>Premna lucens</i> A. Chev.	3	15	2			
<i>Secamone afzelii</i> (Schultes) K. Schum.	16	7	166	38	120	41
<i>Pergularia daemia</i> (Forsk.) Chiov.	1	4	1			
<i>Tylophora oculata</i> N. E. Br.	2	2	7			
<i>Mondia whitei</i> (Hook. f.) Skeels	15	49	7	67	1	5
<i>Albizia zygia</i> (DC.) J. F. Macbr.					1	1
<i>Albizia ferruginea</i> (Guill. & Perr.) Benth.					1	1
<i>Erythrina senegalensis</i> DC.			1	1		
<i>Ficus vallis-choudae</i> Del.			1	1		
<i>Celtis brownii</i> Rendle				1		1
<i>Funtumia elastica</i> (Preuss) Stapf			1	3		1
<i>Lecaniodiscus cupanioides</i> Planch. ex Benth.			3	3		18
<i>Blighia sapida</i> König			1	1		1
<i>Bersama abyssinica</i> Frees.			1	1		1
<i>Diospyros soubreana</i> F. White				2		
<i>Malacantha alnifolia</i> (Bak.) Pierre			1	7		13
<i>Clausena anisata</i> (Willd.) Hook. f. ex. Benth.			2	1		
<i>Sorindeia warneckei</i> Engl.				8	1	6
<i>Rytigynia</i> sp.						
<i>Turrea heterophylla</i> Sm.			7	16		26
<i>Psychotria psychotrioides</i> (DC.) Roberty			1	2		

Annexe 2. – Espèces recensées lors des relevés successifs sur la parcelle 6.

Parcelle 6	26.11.65		16.10.68		28.12.71		16.12.74		14.12.77		22.12.80	
	Ad	J	Ad	J	Ad	J	Ad	J	Ad	J	Ad	J
<i>Borassus aethiopum</i> Mart.	3	8	3	10	3	12	4	11	2	76	2	74
<i>Cussonia barkeri</i> Seeman	4	20	6	32	6	29	18	20	24	12	25	9
<i>Bridelia ferruginea</i> Benth.	2	11	2	13	2	62	6	83	11	69	18	21
<i>Crossopteryx febrifuga</i> (Afzel. ex G. Don) Benth.	9	3	8	6	8	10	9	40	10	8	15	9
<i>Piliostigma thonningii</i> (Schum.) Milne-Redhead		19		28		37		40	17	23	18	21
<i>Ficus capensis</i> Thunb.		6	1	6	2	6	7	5	8	3	8	11
<i>Ficus platyphylla</i> Del.		1		1		1		1		1		1
<i>Terminalia glaucescens</i> Planch. ex Benth.		1		2		2		4		6	3	2
<i>Psorospermum febrifugum</i> Spach		5		10	1	23	2	48	8	50	9	77
<i>Annona senegalensis</i> Pers.		40		30		60		100		80	4	65
<i>Pseudarthria hookeri</i> Wight & Arn		3		9		3		5	1	1	1	6
<i>Cochlospermum planchonii</i> Hook. f.		27		26		29		33		26		26
<i>Azelia africana</i> Sm.				9		31		23		28	11	17
<i>Leea guineensis</i> G. Don										5		2
<i>Elaeis guineensis</i> Jacq.										3	1	5
<i>Phoenix reclinata</i> Jacq.										93		134
<i>Ficus tessellata</i> Warb.												
<i>Antiaris africana</i> Engl.										26		46
<i>Allophylus africanus</i> P. Beauv.								1		2		27
<i>Antidesma venosum</i> Tul.						3						1
<i>Erythrophleum guineense</i> G. Don						1		1				
<i>Ceiba pentandra</i> (Linn.) Gaertn.						5		7		3		4
<i>Fagara zanthoxyloides</i> Lam.						1		5		20		80
<i>Erythroxylum emarginatum</i> Thonn.						1		1		12	2	35
<i>Uvaria ovata</i> (Dunal) A. DC.						1				16		52
<i>Gardenia ternifolia</i> Schum. & Thonn.								1		1		1
<i>Paullinia pinnata</i> Linn.						3		1		37		58
<i>Tetracera alnifolia</i> Willd.						1		4		7		8
<i>Jasminum dichotomum</i> Vahl.								20		7		54
<i>Mimusops kummel</i> Bruce ex A. DC.								1		1		6
<i>Malacantha alnifolia</i> (Bak.) Pierre												13
<i>Diospyros mespiliformis</i> Hochst ex. A. DC.								5		27		108
<i>Holarrhena floribunda</i> (G. Don) Dur. & Schinz										15		25
<i>Lannea kerstingii</i> Engl. & K. Krause								3		11		10
<i>Olax subscorpioidea</i> Oliv.										2		21
<i>Sterculia tragacantha</i> Lindl.										6		
<i>Lecaniodiscus cupanioides</i> Planch. ex Benth.										1		27
<i>Sorindeia warneckei</i> Engl.										2		16
<i>Psychotria psychotrioides</i> (DC.) Roberty										4		5
<i>Cephaelis peduncularis</i> Salisb.										1	1	1
<i>Cissus doeringii</i> Gilg. & Brandt								2		1		
<i>Cissus populnea</i> Guill. & Perr.										3	2	4
<i>Lonchocarpus cyanescens</i> (Schum. & Thonn.) Benth.								3				

<i>Teramnus</i> sp.	2			
<i>Canthium hispidum</i> Benth.	3	47	1	110
<i>Secamone afzelii</i> (Schultes) K. Schum.		2		7
<i>Eupatorium odoratum</i> Linn.	1	41	23	35
<i>Clausena anisata</i> (Willd.) Hook. f. ex Benth.		1		2
<i>Pseudospondias microcarpa</i> (A. Rich.) Engl.		5		8
<i>Cola gigantea</i> A. Chev.		3		24
<i>Teclea verdoorniana</i> Exell & Mendonça		1		24
<i>Spathodea campanulata</i> P. Beauv.		1		
<i>Drypetes floribunda</i> (Müll. Arg.) Hutch.				2
<i>Eugenia</i> sp.		1		2
<i>Anthocleista nobilis</i> G. Don		1		2
<i>Turrea heterophylla</i> Sm.				1
<i>Dialium guineense</i> Willd.		2		83
<i>Adenia cissampeloides</i> (Planch. ex Benth.) Harms				2
<i>Premna lucens</i> A. Chev.		3	1	8
<i>Strychnos</i> sp.				1
<i>Cremaspora triflora</i> (Thonn.) K. Schum.		6		47
<i>Cissus arguta</i> Hook. f.				1
<i>Entada manii</i> (Oliv.) Tisserant		1		1
<i>Tylophora sylvatica</i> Decne.		1		13
<i>Mondia whitei</i> (Hook. f.) Skeels		5		
<i>Merremia hederacea</i> (Burm. f.) Hallier		1		
<i>Canthium</i> sp. 1		1		1
<i>Mikania cordata</i> (Burm. f.) B. L.			1	
<i>Rytigynia canthioides</i> (Benth.) Robyns				1
<i>Canthium</i> sp. 2		2		4
<i>Lippia multiflora</i> Moldenke				1
<i>Campylospermum glaberrimum</i> (P. Beauv.) Farron				2
<i>Diospyros abyssinica</i> (Hiern) F. White				10
<i>Bersama abyssinica</i> Fres.			1	
<i>Psidium guajava</i> L.				1
Indét. 1				1
Indét. 2				1
Indét. 3				1

Annexe 3. – Espèces recensées lors des relevés successifs sur la parcelle 7.

Parcelle 7	21.12.65		09.10.68		13.01.72		23.12.74		23.01.78		12.01.81	
	Ad	J	Ad	J	Ad	J	Ad	J	Ad	J	Ad	J
<i>Borassus aethiopus</i> Mart.	1	25	2	24	2	43	2	35	2	39	2	40
<i>Cussonia barteri</i> Seeman	2	32	12	38	11	37	19	35	22	22	25	5
<i>Philotistigma thonningii</i> (Schum.) Milne-Redhead	35	412	52	338	61	484	96	451	154	259	184	177
<i>Crossopteryx febrifuga</i> (Afzel. ex G. Don) Benth.	1	8	3	10	3	10	4	9	6	5	3	8
<i>Bridelia ferruginea</i> Benth.	6	23	8	32	22	147	28	221	33	230	37	167
<i>Allophylus africanus</i> P. Beauv.		1				8		29		33	4	34
<i>Ficus capensis</i> Thunb.	4	5	4	4	8	27	12	28	13	66	13	51
<i>Ficus vallis-choudae</i> Del.		1		1		10		2	13	5	15	8
<i>Terminalia glaucescens</i> Planch. ex Benth.		6		1		6		1	7	3	5	6
<i>Vitex doniana</i> Sweet		13		30		101		106		1	82	2
<i>Lannea kerstingii</i> Engl. & K. Krause		6		5		9		2	9	5	3	5
<i>Cola gigantea</i> A. Chev.						4		23		75		159
<i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn.						2		3		2		3
<i>Psorospermum febrifugum</i> Spach.		2		6		34		1	76	1	59	2
<i>Annona senegalensis</i> Pers.	109		84		102		108		79		28	
<i>Lippia multiflora</i> Moldenke		1		1		1		1		1		
<i>Pseudarthria hookeri</i> Wight & Arn.			5		33		35		28	10	31	4
<i>Leea guineensis</i> G. Don			1		12		172		75	90	167	181
<i>Cochlospermum planchoni</i> Hook. f.	15		15			15		21		10		10
<i>Ficus ovata</i> Vahl.				2		5		3		3		2
<i>Antidesma venosum</i> Tul.				1		7		13		9	2	6
<i>Gardenia ternifolia</i> Schum. & Thonn.				2		2		2		1		1
<i>Nauclea latifolia</i> Sm.						1		4		5	8	9
<i>Paullinia pinnata</i> Linn.				2		33	2	399	21	1170	34	2137
<i>Elaeis guineensis</i> Jacq.						10		9		6		20
<i>Phoenix reclinata</i> Jacq.										52		113
<i>Sterculia tragacantha</i> Lindl.						7		6		5		
<i>Pseudospondias microcarpa</i> (A. Rich.) Engl.						2		1		1		1
<i>Erythroxylum emarginatum</i> Thonn.						35		67		1	89	7
<i>Diospyros mespiliformis</i> Hochst. ex A. DC.						1		6		23		109
<i>Holarrhena floribunda</i> (G. Don) Dur. & Schinz						6		19		30		30
<i>Anihocleista nobilis</i> G. Don						7		27		30		23
<i>Otax subscorpioidea</i> Oliv.						1		9		1	8	1
<i>Bersama abyssinica</i> Fres.						1		1		8		1
<i>Xylopia aethiopica</i> (Dunal) A. Rich.						8		94		179		247
<i>Uvaria ovata</i> (Dunal) A. DC.						12		41		44	2	61
<i>Teclea verdoorniana</i> Exell & Mendonça						1				2		8
<i>Psidium guajava</i> Linn.						1		4		4	1	8
<i>Turrea heterophylla</i> Sm.						1		11		15		24
<i>Psychotria psychotrioides</i> (DC.) Roberty						3		22	2	19	1	19
<i>Psychotria vogeliana</i> Benth.						1		19		5		45
<i>Psychotria obscura</i> Benth.						2		2		16		63
<i>Hoslundia opposita</i> Vahl.						1						
<i>Canthium hispidum</i> Benth.								35	3	66	9	181
<i>Uncaria africana</i> G. Don						1						
<i>Usteria guineensis</i> Willd.						1		2		7	1	15

Les espèces responsables de ces modifications de dominance sont essentiellement *Paullinia pinnata* (sur toutes les parcelles), *Bridelia ferruginea* (parcelles 3 et 7), *Uvaria ovata* (parcelle 3), *Leea guineensis* (parcelle 7). Ce sont des espèces qui atteignent rapidement la maturité (VUATTOUX, 1970, donne trois ans pour *Bridelia*) ce qui leur permet d'accélérer le flux de leurs diaspores. *Leea guineensis* et *Bridelia ferruginea* semblent en outre présenter une certaine aptitude à la reproduction végétative par marcottage naturel (VUATTOUX, 1976).

Trois stratégies principales d'implantation des espèces ont en fait été observées:

- celle des arbres héliophiles, futurs émergents ou constituants de l'ensemble structural supérieur des premiers stades forestiers matures. Ils ont une croissance rapide qui leur confère une forte aptitude compétitive et ils ne fructifient que tardivement;
- celle de certains petits arbres, arbustes ou nanophanérophyles souvent herbacés, qui fructifient rapidement et gardent une petite taille, ce qui leur donne momentanément un avantage compétitif, mais en revanche les destine à être rapidement surcimés et donc relativement éphémères dans la succession. Toutes proportions gardées — eu égard à leur port ligneux et à leur caractère pérenne — il est intéressant de constater ce comportement "rudéral" (au sens de GRIME, 1979) chez certaines espèces de savane;
- celle enfin des lianes qui, par "l'économie" qu'elles font d'un tronc (HALLÉ & al., 1978), peuvent à la fois produire rapidement des fruits et avoir une forte aptitude de croissance, stratégie nous l'avons vu, particulièrement efficace lors de la colonisation des sites de savane.

Si ce schéma décrit dans leurs grandes lignes les trois successions étudiées, il faut reconnaître qu'il existe entre elles des différences notables qui concernent la densité, la richesse spécifique ou la vitesse d'évolution du peuplement ligneux. Ces différences sont sans doute porteuses pour l'avenir de divergences profondes. Diverses hypothèses ont pu être avancées sur leurs causes. Ces hypothèses se rapportent à la structure de la formation d'origine (importance du couvert), à l'environnement des sites étudiés ou à la nature du substrat pédologique.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BAZZAZ, F. A. (1975). Plant species diversity in old field successional ecosystems in Southern Illinois. *Ecology* 56: 485-488.
- BERTALANFFY, L. VON (1968). *Théorie générale des systèmes*. Traduction Dunod, Paris (1973).
- BLONDEL, J. (1979). *Biogéographie et écologie*. Masson, Paris, 173 pp.
- CÉSAR, J. & J. C. MENAUT (1974). Le peuplement végétal des savanes de Lamto (Côte-d'Ivoire). *Bull. Chercheurs Lamto*, numéro spécial, 161 pp.
- CONNELL, J. H. & R. O. SLATYER (1977). Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Amer. Nat.* 111, 982: 1119-1144.
- DAGET, J. (1976). *Les modèles mathématiques en écologie*. Masson, Paris, 172 pp.
- DEVINEAU, J. L. (1976). Principales caractéristiques phytionomiques et floristiques des formations forestières de Lamto (Moyenne Côte-d'Ivoire). *Ann. Univ. Abidjan, sér. E*, 9: 275-303.
- FRONTIER, S. (1976). Utilisation des diagrammes rang-fréquence dans l'analyse des écosystèmes. *T. Rech. Océanogr.* 1, 3: 35-48.
- GODRON, M. (1971). *Essai sur une approche probabiliste de l'écologie des végétaux*. Thèse, Académie de Montpellier, 247 pp.
- GODRON, M. & A. M. BACOU (1975). Sur les limites "optimales" séparant deux parties d'une biocénose hétérogène. *Ann. Univ. Abidjan, sér. E* 8: 317-324.
- GRIME, J. P. (1979). *Plant strategies and vegetation processes*. Wiley, Chicester, 222 pp.
- GUINCHET, M. (1973). *Phytosociologie*. Masson, Paris, 228 pp.
- HALL, J. B. & M. D. SWAINE (1976). Classification and ecology of closed canopy forest in Ghana. *J. Ecol.* 64: 913-951.
- HALLÉ, F., R. A. A. OLDEMAN & P. B. TOMLINSON (1978). *Tropical trees and forests*. Springer Verlag, 441 pp.
- HARCOMBE, P. A. (1977). The influence of fertilization on some aspects of succession in a humid tropical forest. *Ecology* 58: 1375-1383.
- HARPER, J. L. (1977). *Population biology of plants*. Academic Press, 892 pp.
- HIERNAUX, P. (1975). *Etude phyto-écologique des savanes du pays Baoulé méridional (Côte-d'Ivoire centrale)*. Thèse, Académie de Montpellier, 306 pp.
- HUSTON, M. (1980). Soil nutrient and tree species richness in Costa Rican forest. *J. Biogeogr.* 7(2): 147-157.
- LECORDIER, C. (1974). Le climat. In: Analyse d'un écosystème tropical humide: la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire). I. Les facteurs physiques du milieu. *Bull. Liaison Chercheurs Lamto*, numéro spécial 1: 45-103.

- MARGALEF, R. (1968). *Perspectives in Ecological Theory*. Univ. Chicago Press, Chicago, 111 pp.
- MAYRAT, A. (1959). Nouvelle méthode pour l'étude comparée d'une croissance relative dans deux échantillons. Application à la carapace de *Penaeus herathurus* (Forsk.) *Bull. IFAN*, XXI, 17, 1: 21-59.
- MENAUT, J. C. (1977). *Evolution of plots protected from fire since 13 years in a Guinea savanna of Ivory Coast*. Proceedings of the fourth International Symposium of Tropical Ecology, Panama City, Panama.
- MONNIER, Y. (1981). *La poussière et la cendre*. Agence de coopération culturelle et technique, Paris, 252 pp.
- OLDEMAN, R. A. A. (1974). L'architecture de la forêt guyanaise. *Mém. ORSTOM* 13: 204 pp.
- PACE, P. & R. CLUZEL (1968). *Statistique et probabilité*. Librairie Delagrave, édit., 125 pp.
- PEET, R. K. (1974). The measurement of species diversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5: 285-307.
- PEET, R. K. (1978). Forest of the Colorado front range: pattern of species diversity. *Vegetatio* 37: 65-78.
- PIELOU, E. C. (1966). Species diversity and pattern diversity in the study of ecological succession. *J. Theoret. Biol.* 10: 370-383.
- PIELOU, E. C. (1975). *Ecological diversity*. John Wiley & Sons, New York, 165 pp.
- PORTÈRES, R. (1966). *Florale du Centre d'études écologiques de Lamto-Pakobo (Baoulé-Côte-d'Ivoire)*. Lab. Ethnobot. Mus. Hist. Nat. Paris, 83 pp.
- ROLLET, B. (1974). *L'architecture des forêts denses humides sempervirentes de plaine*. CTFT, Nogent-sur-Marne, France, 298 pp.
- SCHMIDT, W. (1973). Vegetationkundliche Untersuchungen im Savannen-Reservat Lamto (Elfenbeinküste). *Vegetatio* 28(3-4): 145-200.
- SIEGEL, S. (1956). *Non parametric statistics for the behavioral sciences*. Mc Graw Hill, N. Y., 312 pp.
- SOUCHÈRE, P. DE LA & L. BADARELLO (1969). *Carte physionomique des faciès savaniens de Lamto au 1/5000*. ORSTOM, Adiopodoumé, Côte-d'Ivoire.
- SPICHTER, R. (1977). Contribution à l'étude du contact entre flore sèche et humide sur les lisières des formations forestières humides semi-décidues du V Baoulé et de son extension nord-ouest (Côte-d'Ivoire centrale). *Bull. Liaison Chercheurs Lamto*, numéro spécial. Thèse, Genève. 261 pp.
- SPICHTER, R. & C. PAMARD (1973). Recherches sur le contact forêt-savane en Côte-d'Ivoire: étude du recrû forestier sur des parcelles cultivées en lisière d'un filot forestier dans le sud du pays Baoulé. *Candollea* 28: 21-37.
- SPICHTER, R. & V. LASAILLY (1981). Recherches sur le contact forêt-savane en Côte-d'Ivoire: note sur l'évolution de la végétation dans la région de Beoumi (Côte-d'Ivoire centrale). *Candollea* 36: 145-153.
- VUATTOUX, R. (1970). Observations sur l'évolution des strates arborée et arbustive dans la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire). *Ann. Univ. Abidjan, sér. E*, 3(1): 285-315.
- SPICHTER, R. (1976). Contribution à l'étude de l'évolution des strates arborée et arbustive dans la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire). Deuxième note. *Ann. Univ. Abidjan, sér. C* 7(1): 35-63.
- WHITTAKER, R. H. (1965). Dominance and diversity in land plant communities. *Sciences* 147: 250-260.
- WHITTAKER, R. H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21, 2-3: 213-251.
- WHITTAKER, R. H. (1977). Evolution of species diversity in land communities. *Evol. Biol.* 10: 1-67.
- WHITTAKER, R. H. & G. M. WOODWELL (1973). Retrogression and coenocline distance. In: WHITTAKER, R. H., *Ordination and classification of communities. Handbook of vegetation science* 4: 53-73. W. Junk (ed.), The Hague.
- WOODWELL, G. M. (1967). Radiation and the pattern of nature. *Science* 156: 461-470.